Taphonomie des restes ingérés par les petits carnivores

Christiane Denys[1], David Cochard[2]

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

[2] UMR 5199 PACEA, UFR « Sciences de la Terre et environnement », Université de Bordeaux

1 Introduction

Comme leur nom l'indique les petits mammifères carnivores sont des grands consommateurs de viande qu'ils prélèvent sur des proies dont la taille varie en fonction du mode d'acquisition employé (chasse, chapardage, charognage). Par opposition aux grands prédateurs (félins, ours), cette catégorie comporte des animaux de petite à moyenne taille (belette à loup) qui représentent l'essentiel de la biodiversité de l'ordre des Carnivora. Comme ils sont plus abondants et moins emblématiques que les grands félins, leur écologie est souvent moins bien connue et leur rôle en tant qu'accumulateurs d'assemblages fossiles peu étudié.

Or, les petits mammifères carnivores peuvent ingérer entièrement ou partiellement leurs proies qui, après digestion sont rejetées sous forme de fèces dans lesquelles des restes osseux peuvent être identifiés. C'est Mellett en 1974 qui le premier a mis en évidence l'origine scatologique d'accumulations de petits vertébrés fossiles en décrivant les traces laissées par l'action des sucs digestifs sur les os et les dents de rongeurs. Il nomme ce type d'accumulations des coprocoenoses [1]. Elles peuvent former des assemblages riches et denses en ossement en particulier lorsque le prédateur, à l'exemple de la genette ou de la mangouste, utilise certains endroits comme latrines ou crottiers pour marquer son territoire (Figure 1). Ces premières observations de Mellett ont été complétées par Andrews et Nesbit Evans en 1983. Ils décrivent l'état des os digérés provenant de Viverridae (*Ichneumia albicauda*, *Genetta genetta*), de Canidae (*Otocyon megalotis, Canis latrans*, *Vulpes vulpes*, *Alopex lagopus*), de Mustelidae (*Mustela* spp., *Martes martes*) et de Felidae indéterminés. Selon ces auteurs la digestion la plus faible est observée chez la Genette et l'Otocyon et, la plus forte, chez les Felidae

[2]. En 1990, Andrews intègre ces résultats dans une classification générale des altérations digestives produites par les petits prédateurs (oiseaux et mammifères) et met au point la méthode d'étude taphonomique d'étude des accumulations fossiles de petits vertébrés [3].

Si les petits mammifères carnivores peuvent consommer leur proie sur place après l'avoir tuée ils peuvent également transporter leurs proies dans un abri ou leur terrier, sans les ingurgiter afin de nourrir leurs petits ou de mettre en réserve de la nourriture (*cf.* caches de Canidae et de certains Mustelidae). Ces comportements tendent à complexifier la caractérisation des coprocénoses fossiles d'autant plus que des travaux récents ont montré que les tanières de renards ou les terriers de blaireaux ont une organisation spatiale particulière et que des restes osseux peuvent être dispersés sur un rayon de plusieurs mètres autour du terrier. De plus, chacun des sites exploités par le renard roux contient des éléments osseux différents et montrant des particularités taphonomiques (Tableau 1) [4, 5, 7]. En outre, les tanières peuvent être utilisées simultanément par plusieurs espèces de prédateurs ou être utilisées par plusieurs générations d'un même prédateur [5]. Par conséquent, si l'écoéthologie des petits carnivores est favorable à la production d'accumulations fossiles à haute densité d'ossements de microvertébrés, l'identification de l'agent responsable de ces accumulations exige l'établissement de référentiels actualistes précis et une analyse taphonomique détaillée des vestiges osseux fossiles de micro et mésovertébrés. Dans ce chapitre, nous allons, d'une part, passer en revue les référentiels actualistes existants afin de dégager les caractéristiques des assemblages résultant de l'ingestion de proies mammaliennes par les petits mammifères carnivores (*cf.* coprocénoses *sensu stricto*) et, d'autre part, présenter des exemples d'applications archéologiques.



Figure 1 – Accumulation de crottes de genette (Espagne).

Tableau 1 – Exemple de l'organisation spatiale des éléments osseux retrouvés dans une tanière de renard roux et de leurs caractéristiques (d'après les références 5 à 9).

Terrier	**Sortie du terrier**	**Périphérie du terrier**	**Crottier**
Accumulation concentrée	Accumulation concentrée	Accumulation diffuse	Accumulation concentrée
> Juvéniles	> Juvéniles	> Adultes	> Juvéniles
> Scapula et pelvis	> Pelvis et crânes	> Membre antérieur et postérieur	Axial, crâne, basipode
Fracturation modérée	Fracturation modérée	Fracturation faible	Fracturation forte
% digestion élévé	% digestion modéré	% digestion faible	% digestion élévé
% morsure modéré	% morsure élévé	% morsure élévé	% morsure faible

2 Référentiels néotaphonomiques sur les petits mammifères carnivores

Un premier bilan des différents référentiels taphonomiques disponibles existant pour tous les prédateurs aviens et mammaliens susceptibles de fournir former des sites paléontologiques à petits vertébrés avait été effectué [10]. Après une mise à jour des données de la littérature, on compte actuellement 49 référentiels (Tableau 2). La plupart de ces travaux concerne les Canidae et les Felidae. En dépit de leur abondance, les Mustelidae et les Viveridae sont relativement peu étudiés et les accumulations de nombre d'entre eux ne sont pas documentées malgré leur possible rôle dans la formation des assemblages osseux microfossiles (*e.g.* Dhole [11-13] ; raton-laveur : Lenoble, comm. pers.). Par ailleurs, hormis pour le renard (*Vulpes vulpes*), le coyote (*Canis latrans*) et le Serval *(Felis serval*), le nombre de référentiels par prédateur est réduit. Les petits mammifères carnivores de type genettes, petits félidés sont mal représentés. On est donc loin de couvrir de manière statistique et géographique les aires de distribution de chaque espèce. De fait la variabilité taphonomique des assemblages liés aux adaptations comportementales et aux conditions environnementale est mal connue. Ce flou est accentué par l'utilisation d'animaux captif ou sauvage dans la création des référentiels et une fréquente imprécision dans la constitution des échantillons, la localisation spatiale et la nature (fèces *vs* portions non ingérées) des prélèvements n'étant pas toujours précisés. Par ailleurs, très peu d'études s'intéressent aux comparaisons intra-échantillon des modifications en fonction de l'appartenance taxinomique des proies et de leur âge. La non prise en compte de ces paramètres est regrettable car ils influent de manière importante sur les critères taphonomiques [4, 5,14]. Enfin, les auteurs font des observations macroscopiques sur la fragmentation et les dégradations subies par les restes squelettiques sans forcément observer, ni quantifier, les traces de digestion au microscope.

Les petits carnivores ne sont pas les seuls à consommer des petits mammifères. En ce qui concerne les Hyaenidae, il existe une littérature abondante portant sur le régime alimentaire de ces animaux, indiquant notamment qu'il leur arrive de consommer des petits vertébrés. Mais, malgré les études taphonomiques sur les fèces de Hyaenidae, aucun travail ne porte à notre connaissance sur la représentation, la fragmentation ou la digestion des ossements de petits vertébrés consommés par ces prédateurs [15-1]. Les études sur le loup (*Canis lupus*) montrent que ce dernier est spécialisé dans les

ongulés et qu'il consommerait à a priori peu de microfaune, excepté les marmottes dans certaines zones géographiques. Cependant, quelques travaux montrent les effets de la digestion par le loup sur la représentation et la fragmentation squelettique [20-23].

Tableau 2 – Liste non exhaustive des référentiels taphonomiques (incluant au moins une analyse de la représentation squelettique) publiés par taxons de petits et mésocarnivores captifs et sauvages.

Espèce	**Famille**	**N**	**Références bibliographiques**
Alopex lagopus	*Canidae*	1	[3]
Vulpes vulpes	*Canidae*	8	[3-9, 14, 24-25]
Vulpes rueppelli	*Canidae*	1	[26]
Pseudalopex griseus	*Canidae*	2	[27-28]
Canis latrans	*Canidae*	4	[3, 29-30]
Canis lupus	*Canidae*	2	[20-23, 31-32]
Canis mesomelas	*Canidae*	2	[33]
Otocyon megalotis	*Canidae*	1	[3]
Felis serval	*Felidae*	5	[33-34]
Caracal caracal	*Felidae*	3	[33-35]
Felis catus, F.wiedii	*Felidae*	2	[3]
Felis sylvestris	*Felidae*	1	[36]
Puma concolor	*Felidae*	2	[37,38]
Lynx pardinus	*Felidae*	2	[39-41]
Leopardus geoffroyi	*Felidae*	1	[42, 43]
Meles meles	*Mustelidae*	2	[3, 5, 44]
Martes martes	*Mustelidae*	1	[3]
Lutra lutra	*Mustelidae*	2	[45,46]
Lontra longicaudis	*Mustelidae*	1	[47]
Genetta genetta	*Viverridae*	3	[3, 34, 48]
Ichneumia albicauda	*Herpestidae*	1	[3]
Coneptus chinga	*Mephitidae*	1	[49]

3 Caractéristiques des coprocoenoses de petits mammifères carnivores

3.1 Liste faunique

Comme pour les grands carnivores, l'une des premières caractéristiques des accumulations produites par les petits carnivores concerne la forte diversité des proies consommées que ce soit au niveau de la taille des proies ou du nombre de taxons [50]. Si dans l'ouest de l'Europe les micromammifères sont les proies de prédilection, d'autres ressources viennent compléter la diète. Ainsi, par exemple, la Genette commune consomme environ 50 % des rongeurs mais également des Oiseaux, des reptiles, des batraciens, des insectes et des fruits dont les proportions varient suivant les saisons [51]. Le régime alimentaire du renard roux a également été beaucoup étudié. Il se compose de soricomorpha (musaraignes), d'erinaceomorpha (hérissons), de rongeurs, de lagomorphes, d'oiseaux et parfois d'ongulés de plus grande taille acquis par chapardage au contact des habitations [52]. L'analyse d'un échantillon de terriers de renards dans des grottes du Jura montre l'importance de cet agent dans la formation d'assemblages fossiles tant en nombre de spécimens (NR = 419 en une année)

qu'en diversité des proies (25 espèces) [7]. La loutre (*Lutra lutra*) est consommatrice de poissons de taille variable mais également de crustacés, amphibiens, oiseaux et mammifères [53]. Le chat sauvage apprécie les rongeurs, les musaraignes, les amphibiens, les poissons, les oiseaux et ne dédaigne pas les charognes d'animaux de plus grande taille [54]. Le blaireau accumule quant à lui dans son terrier une grande quantité d'ossements dont 70 % de microfaune (rongeurs, amphibiens, reptiles, taupes) auxquels s'ajoutent que des lagomorphes, des oiseaux, et quelques restes de chats, et de renards ainsi que de restes humains charognés [5, 44].

3.2 Altérations des restes osseux retrouvés dans les crottes

3.2.1 Représentation squelettique

Une seconde caractéristique concerne la représentation et la fragmentation des éléments osseux retrouvés dans les fèces de petits mammifères carnivores. C'est Andrews qui le premier a figuré ces caractéristiques [3]. Il montre ainsi que la perte en éléments osseux mesurée par l'abondance relative (% RA) des os identifiables retrouvés dans les fèces ou Pourcentage de représentation moyen [55] est importante dans tous les groupes et notamment chez les Viverridae et les Canidae (Tableau 3) [3]. Par contre en ce qui concerne les Mustelidae comme la martre, les belettes, le vison et les Felidae (chat margay et chat domestique) les éléments osseux sont très peu abondants et les pertes très importantes.

Tableau 3 – Proportion des restes osseux (NRD) versus le nombre minimum d'individus (NMI) et l'abondance relative pour quelques prédateurs.

Prédateur	**Famille**	**Location, référence**	**NRD**	**NMI**	**% RA**
Otocyon sp	*Canidae*	Kenya, [3]	2 469	13	40,9
Canis latrans	*Canidae*	USA, [3]	2 015	7	47,3
Vulpes vulpes	*Canidae*	GB, [3]	938	4	37,1
Vulpes vulpes	*Canidae*	Espagne, [14]	265	5	26
Vulpes rueppelli	*Canidae*	Egypte, [26]	59	4	24,5
Alopex lagopus	*Canidae*	Canada, [3]	186	3	28,0
Canis latrans	*Canidae*	USA, [30]	3 571	10	60,5
Felis serval	*Felidae*	Afrique du Sud, [34]	564	15	52,4
Caracal caracal	*Felidae*	Afrique du Sud, [34]	169	11	12,5
Caracal caracal	*Felidae*	Afrique du Sud, [35]	223	10	10
Lynx pardinus	*Felidae*	Espagne, [39]	1 515	>18	51,1
Leopardus geoffroyi	*Felidae*	Argentine, [42]	17 387	326	41,7
Martes martes	*Mustelidae*	GB, [3]	301	3	34,6
Genetta genetta	*Viverridae*	Afrique du Sud, [3]	5 205	87	37,0
Genetta genetta	*Viverridae*	Afrique du Sud, [34]	376	14	41
Genetta genetta	*Viverridae*	France, [48]	978	45	33
Ichneumia albicauda	*Herpestidae*	Kenya, [3]	2135	11	49,3

Dans l'ensemble, la plupart des éléments squelettiques sont préservés. On observe cependant de grandes disparités entre certains Canidae comme *C. latrans* qui montre une bonne préservation des os longs et le renard arctique pour lequel aucune incisive, pelvis, calcaneum n'ont été retrouvés (Figure 2).

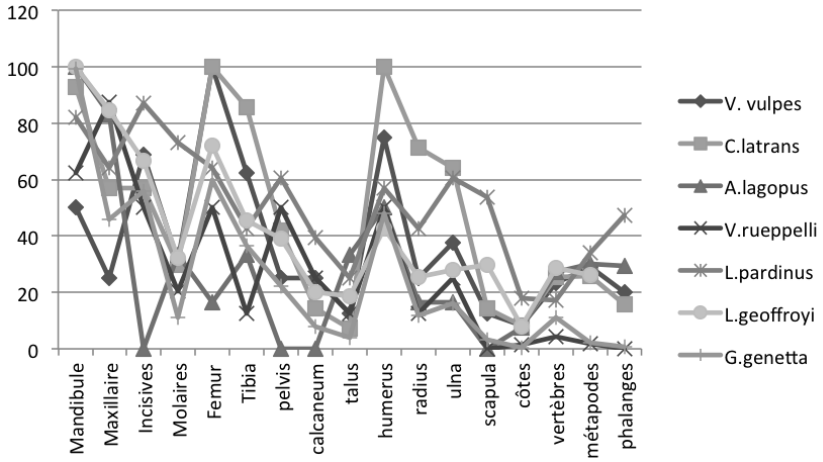


Figure 2 – Pourcentages de représentation des os longs, d'après [3, 26, 39, 43].

La représentation des éléments crâniens est plutôt bonne pour les mandibules et plus faible pour les maxillaires ainsi que pour les incisives et molaires isolées car les crânes sont souvent fragmentés lors de la mastication. Les éléments crâniens sont mieux représentés dans l'ensemble que les éléments postcrâniens (Tableau 4). Cependant la proportion des éléments les plus robustes du squelette sur ceux du crâne montre une forte variabilité. Les pertes en éléments distaux des membres sont fortes dans tous les cas. Ceci étant peut-être lié à leur faible valeur nutritive et/ou à leur plus faible densité.

Tableau 4 – Proportion du nombre de restes d'éléments crâniens (Ncr) et postcrâniens (Npc), d'éléments postcrâniens / crâniens (rapport fémur + humérus / mandibule + maxillaire), des éléments distaux des membres (tibia + radius / fémur + humérus) dans les fèces de différentes espèces de carnivores d'après [3, 14, 26, 30, 35, 39, 42, 48].

Prédateur	**Famille**	**Npc**	**Ncr**	**F+H/MD+MX**	**T+R/F+H**
Otocyon megalotis	*Canidae*	68	61	0,92	0,25
Canis latrans	*Canidae*	59	46	1,33	0,79
Canis latrans	*Canidae*	1677	477	0,61	0,69
Vulpes vulpes	*Canidae*	24	21	2,33	0,50
Vulpes vulpes	*Canidae*	235	30	2,83	0,47
Vulpes rueppelli	*Canidae*	29	30	0,67	0,25
Alopex lagopus	*Canidae*	8	23	0,36	0,75
Felis geoffroyi	*Felidae*	14511	3 326	0,62	0,62
Lynx pardinus	*Felidae*	1114	408	0,76	0,59
Caracal caracal	*Felidae*	171	52	0,24	0,42
Martes martes	*Mustelidae*	14	22	1,14	0,25
Genetta genetta	*Viverridae*	306	372	0,76	0,44
Genetta genetta	*Viverridae*	833	145	1,13	0,77
Ichneumia albicauda	*Herpestidae*	65	96	1,38	0,30

3.2.2 Fragmentation squelettique

Nous récapitulons dans le Tableau 5 les principaux schémas de fracturation des divers types d'ossements par prédateur d'après les données de la littérature. On distingue ici les os ingérés de ceux non ingérés, les os longs des membres (humérus, radius, ulna, fémur, tibia) par rapport à ceux des ceintures scapulaires et pelviennes (scapula et coxal), les métapodes et acropodes (métacarpiens, métatarsiens, phalanges) et les vertèbres. Le pourcentage de fragmentation est obtenu en divisant le nombre d'os complets sur le nombre total d'os préservés.

Tableau 5 – Pourcentage de fragmentation des os pour différents prédateurs carnivores mammaliens. Proies : R = rongeur ; L = lagomorphe ; Ty = types de restes T ; I = ingérés ; NI = non ingérés ; T = tanière ; MD = mandibules ; n = nombre de restes total ; % = pourcentage de fragmentation, ceintures ; Metapode et acropode = métapodes et acropodes, vertèbres ; PRM = pourcentage de fragmentation moyen calculé sur tous les types de restes ; Réfs. = références bibliographiques ; [1] = fracturation des os longs basé sur fémur, tibia, humérus et ulna ; [2] = non prise en compte des phalanges ; [3] = pas de données sur le radius.

Taxons	Proies	TY	MD		Os longs membres		Ceintures		Métapode et acropode		Vertèbre		PRM	Réfs.
			%	n	%	n	%	n	%	n	%	n		
Alopex lagopus	R+L	I	0	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[2-3]
Canis latrans	R	I	25	12	36	72	28	39	-	-	-	-	-	[29]
Canis latrans	L	I	0	78	0	103	0	48	14	109	1	158	3	[29]
Canis latrans[2]	L	I	0	93	0	274	0	95	26	174	0	184	6	[30]
Canis latrans[2]	R	I	1,6	64	0,5	184	0	87	46,3	177	5,3	226	13	[30]
Canis latrans[3]	R+L	I	0	12	0-25	-	-	-	-	-	-	-	-	[2-3]
Canis mesomelas[1]	R	I	-	-	0	5	-	-	-	-	-	-	-	[33]
Otocyon megalotis[3]	R	I	0	15	3-57	-	-	-	-	-	-	-	-	[2-3]
Pseudalopex griseus[1]	R	I	0	14	13	24	-	-	-	-	-	-	-	[28]
Vulpes rueppelli	R	I	0	5	0	12	0	4	-	-	-	-	-	[26]
Vulpes vulpes	L	I	0	3	0	53	0	18	7	55	3	70	3	[14]
Vulpes vulpes[3]	R+L	I	0	4	0	-	-	-	-	-	-	-	-	[2-3]
Vulpes vulpes	L	NI	0	2	5	37	-	-	47	434	100	29	-	[14]
Vulpes vulpes	L	T	29	31	37	235	50	50	89	171	49	109	55	[25]
Caracal caracal	L	I	0	7	0	12	0	8	67	9	1	83	6	[35]
Felis serval[1]	R	I	-	-	5	83	-	-	-	-	-	-	-	[33]
Leopardus geoffroyi[1]	R	I	0	651	23	1225	-	-	-	-	-	-	-	[43]
Lynx pardinus	L	I	0	45	3	154	0	71	72	465	7	215	37	[39]
Puma concolor[1]	R	I	0	78	11	125	-	-	-	-	-	-	-	[37]
Caracal caracal	L	NI	0	5	89	9	0	1	100	261	-	0	97	[35]
Leopardus geoffroyi	L	NI	21,4	14	15,0	60	9,5	21	90,0	160	72,2	18	63	[42]
Lynx pardinus	L	NI	31	124	38	668	63	135	99	3871	79	725	87	[40]
Lynx pardinus	L	NI	0	3	0	43	-	-	78	496	100	82	-	[40]
Lynx pardinus	L	NI	62	29	45	164	67	24	99	1476	96	627	94	[41]
Lynx pardinus	L	NI	62,1	29	44,5	164	66,7	24	99,1	1476	96,3	627	94	[41]
Conepatus chinga[1]	R	I	0	4	0	52	-	-	-	-	-	-	-	[49]
Lontra longicaudis[1]	R	I	12	74	4	94	-	-	-	-	-	-	-	[47]
Martes martes[3]	R	I	8,2	6	0-25	-	-	-	-	-	-	-	-	[2-3]
Meles meles	L	T	13,0	23	41,3	126	30,4	46	81,8	187	56,4	101	58	[5,44]
Meles meles	I	T	8,2	98	14,3	553	9,9	131	100	229	0,0	25	32	[5,44]
Genetta genetta	R	I	0	15	12	75	4	28	-	-	-	-	-	[48]
Genetta genetta[3]	R	I	0	91	12-57	-	-	-	-	-	-	-	-	[2-3]
Ichneumia albicauda[3]	R	I	0	20	8-37	-	-	-	-	-	-	-	-	[2-3]

Il apparaît des différences dans les modalités de comptage de ce pourcentage de fragmentation et tous les auteurs ne prennent pas forcément en compte l'ensemble des os du squelette (Tableau 5). Dans la plupart des cas, les mandibules sont très fragmentées sauf chez le coyote, lynx, le blaireau, la martre. Les os longs des membres sont également fortement fragmentés puisque le maximum d'os préservés ne dépasse pas 57 % chez certaines genettes et l'otocyon. Les restes non ingérés sont souvent un peu moins fragmentés surtout en ce qui concerne le caracal. Les os des ceintures sont relativement bien préservés chez les proies du lynx et du blaireau. Les métapodes non ingérés sont pratiquement tous complets chez le lynx. Les vertèbres sont parfois complètes chez certains renards et le lynx. Enfin, les pourcentages de fragmentation moyens sont compris entre 0 et 97 %. Ils varient de 6 à 97 % chez les Felidae (caracal, serval, puma, lynx), de 0 à 73 % pour les Canidae (renard, coyote), de 32 à 58 % chez les Mustelidae, son étendue n'est pas connue pour les Viverridae.

3.2.3 Traces liées à la digestion (restes ingérés)

Enfin, l'étude de la digestion montre que cette dernière est assez intense pour la plupart des petits mammifères carnivores qui sont dans les catégories forte (*Genetta*, *Otocyon*, *Martes*) à extrême pour *Vulpes*, *Canis*, *Alopex*, *Ichneumia*, *Felis*, *Lynx*, *L. geoffreyi* (Tableau 6 et Figure 3) [3].

Tableau 6 – Caractéristiques de la digestion des petits mammifères carnivores d'après [3, 14, 28, 33, 39 (molaires + incisives), 43, 35] (* pas de détail valeur globale incluant toutes les dents).

Prédateur	**% digestion molaires**	**% digestion incisives**	**% digestion postcrânien**	**Catégorie de digestion**
Ichneumia albicauda	10	40	75	Extrême
Genetta genetta	15	35	58	Forte
Otocyon megalotis	10	20	71	Forte
Canis latrans	26	70	67	Extrême
Vulpes vulpes	70	90	50	Extrême
Vulpes vulpes	100	100	99	Forte
Alopex lagopus	48	100	75	Extrême
Martes martes	24	28	50	Forte
Pseudalopex griseus	100	100	77	Extrême
Felis serval	97	100	--	Extrême
Caracal caracal	100	100	95	Forte
Lynx pardinus	98*	--	97	Extrême
Leopardus geoffroyi	100	100	100	Forte

L'appartenance à l'une ou l'autre catégorie de digestion ne signifie pas que tous les restes squelettiques sont forcément digérés suivant le même grade. Ainsi par exemple pour la genette, qui appartient à une catégorie de digestion forte, 43 % des incisives présentaient une digestion légère, 34 % modérée, 15 % forte et 2 % extrême [34].

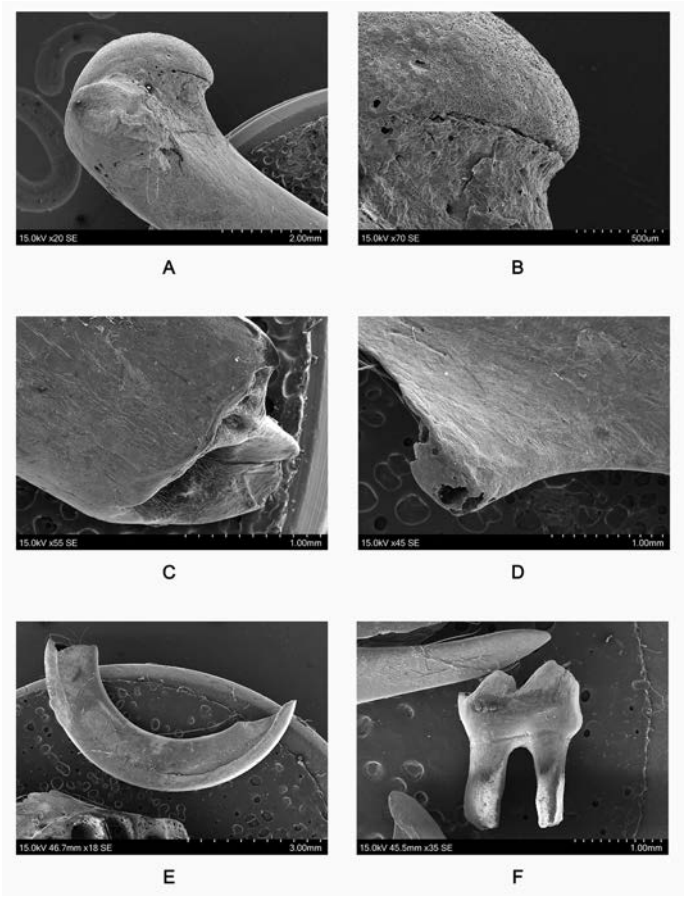


Figure 3 – Digestion sur des éléments squelettiques provenant de crottes de *Genetta genetta* du Malawi. (a) extrémité proximale d'humérus montrant une digestion légère ; (b) détail de la photo a de la zone de l'épiphyse ; (c) cassure en biseau montrant du polissage ; (d) digestion légère sur l'apophyse angulaire d'une mandibule de rongeur ; (e) incisive de rongeur montrant une digestion légère de l'émail ; (f) molaire de rongeur en vue latérale montrant une digestion modérée de l'émail. (Photos MEB.)

De même pour les os longs qui ne présentent pas tous le même grade de digestion (Figure 3).

3.2.4 Altérations sur les restes non ingurgités.

Les traces les plus communes en dehors de la fragmentation des restes sont les traces de dents, souvent de canines, liées aux morsures pour la consommation de la viande, et des traces de griffes. Ces dernières sont visibles aussi parfois sur les restes ingérés (Tableau 7).

Pour le blaireau, 90 % des restes ne montrent pas de traces de dents. Par contre les tanières de Bettant I et II ont livré des traces de manducation sur 9,1 % et 9,5 %

des petits vertébrés examinés [5]. Pour *Felis geoffroyi*, aucune trace de dents n'a été observée contre 1,6 % lors d'une étude expérimentale sur ce même prédateur [42-43].

En ce qui concerne le renard, les empreintes de dents laissées sur les os sont de taille variée et affectent fortement les os d'oiseaux. Environ 41 % des restes de méso- et macrofaune ne porte aucune trace de morsure dans le site de Pouetta Raisse [7]. On distingue dans la littérature les traces laissées par les dents à la surface d'un os, des enfoncements liés aux dents coupantes et tranchantes (punctures). Pour ces types de marques d'autres référentiels ont pu être établis (Tableau 7).

3.2.5 Catégories de digestion et de modification des mammifères carnivores

Lorsque l'on regroupe tous les critères, on peut définir la catégorie de digestion à laquelle appartient le prédateur [3,55]. Dans l'ensemble les petits mammifères carnivores appartiennent soit à la catégorie forte notée 5 (Canidae, Viverridae) soit à une catégorie extrême notée 6 (Felidae).

4 Exemple d'étude néotaphonomique : *Vulpes rueppelli*, Bir Tarfawi (Égypte)

Les restes squelettiques provenant du renard des sables du site Holocène de Bir Tarfawi en Égypte on fait l'objet d'une étude taphonomique [26]. La méthode d'étude suit celle préconisée pour tous les types d'accumulations de petits vertébrés [3,55].

4.1 Liste faunique

La liste faunique des proies consommées par le renard des sables montre que les éléments les plus fréquemment retrouvés dans les crottes étaient les dattes (63,4 %), les insectes (77,3 % dont coléoptères et orthoptères) et 67,2 % de vertébrés dont des reptiles (4,6 %, lézards et serpents indéterminés), oiseaux (plumes et os, 57,6 %) et un rongeur (11,3 % *Gerbillus gerbillus*) (poils, os) [59]. De plus, il faut signaler la présence de restes provenant de poubelles humaines (papier, corde, pastèque, orange, vigne) et des graines indéterminées. Ces détritus et la présence de dattes dans une zone aride dépourvue de végétation indiquent que *V. rueppellli* est capable de se déplacer sur de longues distances loin de son terrier. Le régime alimentaire de *V. rueppelli* est opportuniste tout comme les autres membres du genre *Vulpes* [59].

4.2 Représentation squelettique

Le Tableau 8 récapitule les pourcentages de représentation osseux trouvés dans les crottes de *V. rueppelli* et leur comparaison avec ceux d'autres Canidae, Viverridae, Felidae [26]. On observe que les pourcentages de représentation moyens des os sont inférieurs à 50 %. Ils varient de 24,5 (*V. rueppelli*) à 49,2 (*L. pardinus*). Chez *V. rueppelli*, *V. vulpes*, *A. lagopus*, les nombres d'individus sont très faibles, ce qui semble indiquer une forte destruction des restes osseux pendant la digestion chez ces espèces de renards. Chez *V. rueppelli*, aucune phalange et aucune scapula n'ont été retrouvés, et chez *A. lagopus* les scapula manquaient également tout comme les incisives isolées, les pelvis et calcanéum. Chez les autres carnivores tous les os du squelette ont été retrouvés.

Tableau 7 – Pourcentages d'altérations (traces de dents et punctures) laissées sur les os de nature différentes d'après les données de la littérature. R = rongeurs ; L = lagomorphes ; O = ongulés ; M = mammifères indet ; C = carnivores indet ; I = soricomorpha ; NI = non ingérés ; I = ingérés ; T = terrier ; NRD = nombre de restes.

Taxons	**Proies**	**Nature**	**NRD[1]**	**Traces de dents**		**Punctures**		**Réf.**
				NRD	%	NRD	%	
Vulpes vulpes	L	I	247	10	4,0	-	-	[14]
Canis latrans	L	I	3327	146	4,4	21	0,6	[30]
Canis latrans	R	I	2457	38	1,5	2	0,1	[30]
Canis latrans	L	NI	306	11	3,6	1	0,3	[30]
Canis latrans	R	NI	72	0	0	0	0	[30]
Canis lupus	M	NI	129	43	33,3	23	17,8	[23]
Lycalopex culpaeus	M	NI	178	36	20,2	-	-	[56]
Lycalopex gymnocercus	L	NI	639	84	13,2	64	10,0	[57]
Vulpes vulpes	L	NI	631	60	9,5	-	-	[14]
Vulpes vulpes	O, L	T	576	243*	42,2	-	-	[24]
Vulpes vulpes	L	T	777	48	6,2	23	3,0	[25]
Vulpes vulpes	O	T	104	48	46,2	7	6,7	[6]
Vulpes vulpes	O	T	730	224	30,7	45	6,2	[9]
Caracal caracal	L	I	194	55	28,4	8	4 ,1	[35, 58]
Leopardus geoffroyi	R	I	12058	0	0	0	0	[43]
Lynx pardinus	L	I	1218	4	0,3	4	0,3	[39]
Leopardus geoffroyi	L	NI	511	94	18,5	76	14,9	[57]
Leopardus geoffroyi	L	NI	380	81	21,3	40	10,5	[42]
Lynx pardinus	L	NI	8480	89	1,0	31	0,4	[40]
Lynx pardinus	L	NI	3004	58	1,9	21	0,7	[41]
Lynx pardinus	L	NI	3004	58	1,9	21	0,7	[41]
Puma concolor	M	NI	236	54	22,9	-	-	[56]
Lontra longicaudis	R	I	1695	2	0,1	2	0,1	[47]
Mellivora capensis	L	I	384	167	43,5	8	2,1	[58]
Meles meles	L	T	694	89	12,8	37	5,3	[5,44]
Meles meles	O	T	178	38	21,3	31	17,4	[5,44]
Meles meles	I, (R)	T	1334	62	4,6	42	3,1	[5,44]
Meles meles	M	T	78	26	33,3	22	28,2	[5,44]
Genetta genetta	R	I	978	0	0,0	0	0,0	[48]

Tableau 8 – Représentation des éléments squelettiques retrouvés dans les fèces de petits carnivores Canidae, Viverridae et Felidae (d'après les références [3, 26, 14, 39, 48]).

Élément squelettique	*V. rueppelli*	*C. latrans*	*V. vulpes*	*A. lagopus*	*G. genetta*	*L. pardinus*
Mandibule	62,5	92,8	50	100	99,4	82,1
Maxillaire	87,5	57,1	255	83,3	45,9	64,3
Incisives	50	57,1	68,8	0	55,9	86,9
Molaires	20,3	29,8	31,3	33,3	11,3	85,1+61,4
Fémur	50	100	100	16,6	59,7	64,3
Tibia	12,5	85,7	62,5	33,3	36,7	42,8
Pelvis	50	42	25	0	22,4	60,7
Calcanéum	25	14,3	25	0	8	39,3
Astragale	12,5	7,2	12,5	33,3	4	25
Humérus	50	100	75	50	48,2	57,1
Radius	12,5	71,4	25	16,6	12	42,8
Ulna	25	64,3	37,5	16,6	16	60,7
Scapula	0	14,3	12,5	0	3,4	53,6
Côtes	1,6	8,4	8,3	7,5	0,4	17,9
Vertèbres	4,4	25,4	23,4	27,1	11,2	17,1
Métapodes	1,9	25,7	23,8	30	2	41,4+26,8
Phalanges	0	15,7	20	29,4	0,8	36,8+57,9
MNI	4	7	4	3	87	1 087
N crottes	634	27	24	10		33
PR moyen	**24,5**	**47,3**	**37,1**	**28**	**37,0**	**49,2**

4.3 Fragmentation

Chez le renard et la martre les os longs sont tous cassés (0 % d'éléments complets), chez la genette ces proportions vont de 12 % de fémurs complets à 54 % d'ulna complètes [3]. Pour *V. rueppelli*, presque tous les os étaient cassés à l'exception d'un humérus d'oiseau intact [26]. Aucun maxillaire n'est complet et les pertes de molaires dépassent les 38 % et vont de 69 à 100 % pour les incisives [3] Pour tous les carnivores mammaliens aucune mandibule n'est complète.

Les cassures liées à la fragmentation par les dents des petits mammifères carnivores et leur passage dans le tube digestif sont caractéristiques. Ainsi on observe un aspect biseauté de la cassure avec les feuillets de structure osseuse montrant des bords irréguliers et des petites cassures (Figure 4).

4.4 Digestion

Lors de l'étude taphonomique, la digestion n'a pas été quantifiée en suivant la méthode d'Andrews [26]. Cependant la plupart des incisives et des molaires montraient des signes de corrosion parfois forte, la dentine avait pris une teinte brune caractéristique et l'émail était blanc parfois translucide avec des enlèvements irréguliers. Des craquelures visibles sur l'émail et la dentine peuvent être dues à la digestion mais également au *weathering* [26].

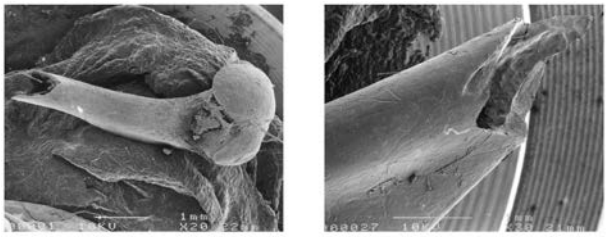


FIGURE 4 – Exemple de cassures générées lors de l'ingestion et la digestion par *V. rueppelli*. (A) extrémité proximale d'humérus de rongeur montrant une cassure biseautée ; (B) détail d'une cassure sur un autre os de rongeur.

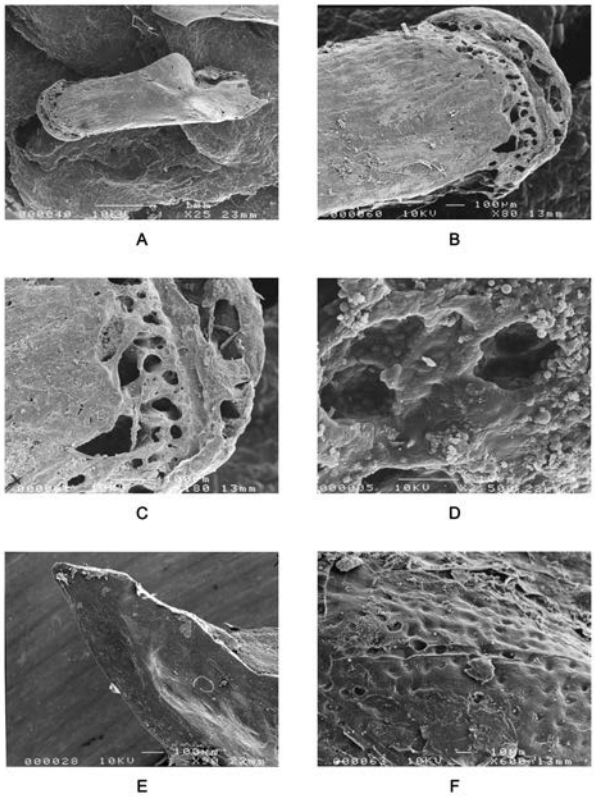


FIGURE 5 – Figures de digestion observées sur les os et les dents de restes osseux provenant de fèces de *V. rueppelli* de Bir Tarfawi. (a) vue d'ensemble d'un calcanéum de rongeur montrant de la digestion sur les zones articulaires ; (b) extrémité proximale du calcanéum montrant des traces de digestion forte dans la zone articulaire ; (c) détail de la photo précédente ; (d) détail de la surface osseuse montrant les ostones agrandis et le polissage de l'os digéré ; (e) pointe d'incisive digérée montrant la couche d'émail r absente, digestion extrême ; (f) détail de la surface articulaire d'un os de rongeur montrant une digestion légère et la patine caractéristique de l'os.

5 Conclusions

Les petits mammifères carnivores appartiennent à une catégorie de prédateurs plutôt destructeurs et provoquant de grosses pertes dans les os digérés de leurs proies. Ils laissent des figures de digestion importantes et nombreuses sur les éléments osseux. Cependant par leurs habitudes alimentaires opportunistes et l'organisation spatiale du terrier et de ses abords ils peuvent représenter d'excellents accumulateurs d'ossement de micro- et méso-faune et contribuer à la formation d'assemblages archéologiques et paléontologiques. Plusieurs études taphonomiques ont montré que des niveaux de sites paléontologiques plio-pléistocènes sont le résultat d'accumulations de petits mammifères carnivores comme à Westbury (GB) [3], Atapuerca (Espagne) [60-61], Olduvai Bed I (Tanzanie) [62], ou Tighenif (Algérie) [63]. Cette démonstration a été également faite pour quelques sites archéologiques que nous ne citerons pas de manière exhaustive dont l'Amérique du Sud [64-65], l'Espagne et le Sud de la France [66-67].

La signature taphonomique des petits mammifères carnivores est relativement aisée à distinguer de celle des rapaces nocturnes. Par contre, il semble plus délicat de la différencier de celle des rapaces diurnes qui peuvent posséder des taux de digestion élevés et appartenir aux mêmes catégories que certains prédateurs mammaliens [3]. L'utilisation du régime alimentaire n'est pas non plus toujours un critère. Par exemple, les lagomorphes sont consommés à la fois par les renards, les lynx et les rapaces diurnes ainsi que le hibou grand-duc. Les restes non ingurgités montrent en général plus de perforations chez les petits carnivores que chez les rapaces aviens et les traces de dents sont spécifiques aux premiers. Enfin, dans la plupart des cas les assemblages de pelotes de rapaces sont localisés sur de faibles surfaces (au pied des perchoirs ou dans un nid) et souvent ces prédateurs nichent en sortie de grotte. Les petits mammifères carnivores exploitent des surfaces plus importantes sur des territoires plus ou moins grands, à la fois en plein air (crottiers, caches) et/ou en grottes ou dans le sol (terriers). Les coprolithes de petits mammifères carnivores peuvent se fossiliser plus facilement que les pelotes de régurgitation de rapaces. Enfin, dans beaucoup d'assemblages archéologiques, notamment les abris et les grottes il est possible que plusieurs carnivores mammaliens se relayent au cours du temps pour utiliser une tanière et que les interventions humaines viennent brouiller le signal. Pour cela, nous préconisons d'augmenter le référentiel néotaphonomique ainsi que les travaux taphonomiques sur les sites livrant des petits et moyens mammifères.

Références

[1] J.S. Mellett, Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. Science. 185, 349-350, 1974.

[2] P. Andrews, E. M. N. Evans, Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. Paleobiology. 9 (3), 289-307, 1983.

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

[4] D. Cochard, Discussion sur la variabilité intraréférentiel d'accumulations osseuses de petits prédateurs. Annales de Paléontologie. 94, 89–101, 2008.

[5] J.B. Mallye, D. Cochard, V. Laroulandie, Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores : les stigmates de prédation et de fréquentation. Annales de Paléontologie. 94, 187–208, 2008.

[6] H. Monchot, D. Gendron, « Les restes osseux d'une tanière de renard en milieu périglaciaire (îles Digges, rive sud du détroit d'Hudson, Canada) » dans Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles, eds. V. Laroulandie, J.B. Mallye, C. Denys, British Archaeological Reports, International Series, 2269, p. 65-76, 2011.

[7] J.C. Castel, J.B. Mallye, J. Oppliger, « Les petits carnivores dans leurs abris temporaires : choix des espèces et caractéristiques taphonomiques. Implication pour l'archéologie » dans Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles, eds. V. Laroulandie, J.B. Mallye, C. Denys, British Archaeological Reports, International Series, 2269, p. 77-91, 2011.

[8] 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, 31–50, 2000.

[9] D. Cochard, « Étude taphonomique des os de léporidés d'une tanière de renards roux actuelle : apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques ». Revue de Paleobiologie 23, 659–673, 2004.

[10] C. Denys, « Des référentiels en Taphonomie des petits vertébrés : bilan et perspectives » dans Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles, eds. V. Laroulandie, J.B. Mallye, C. Denys, British Archaeological Reports, International Series, 2269, 7-22, 2011.

[11] D. Cochard, « Caractérisation des apports de Léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologiques à la couche VIII de la grotte Vaufrey » dans Congrès du centenaire : Un siècle de discours scientifique en Préhistoire, XXVIè congrès préhistorique de France, Avignon, 21-25 septembre 2004, Société Préhistorique Française, Paris, p.467-480, 2007.

[12] J.B. Mallye, S. Costamagno, M. Boudadi-Maligne, A. Prucca, V. Laroulandie, C. Thiébaut, V. Mourre, Dhole (*Cuon alpinus*) as a bone accumulator and new taphonomic agent ? The case of Noisetier Cave (French Pyrenees). Journal of Taphonomy. 10, 317-347, 2012.

[13] M. Pérez Ripoll, J.V. Morales Pérez, A. Sanchis Serra, J.E. Aura Tortosa, I. Sarrión Montañana, Presence of the genus *Cuon* in upper Pleistocene and initial Holocene sites of the Iberia Penninsula : new remains identified in archaeological contexts of the Mediterranean region. Journal of Archaeological Science. 37(3), 437-450, 2010.

[14] L. Lloveras, M. Moreno-Garcia, J. Nadal, Feeding the Foxes : An Experimental Study to Assess Their Taphonomic Signature on Leporid Remains. International Journal of Osteoarchaeology, 22, 577-590, 2012.

[15] R. S. Lacruz, G. Maude, Bone accumulations at brown hyaena (*Parahyaena brunnea*) den sites in the Makgadikgadi Pans, northern Botswana : taphonomic, behavioral and palaeoecological implications. Journal of Taphonomy. 3, 43-54, 2005.

[16] B. F. Kuhn, L. R. Berger, J. D. Skinner, Examining criteria for identifying and differentiating fossil faunal assemblages accumulated by hyenas and hominins using extant hyenid accumulations. International Journal of Osteoarchaeology. 20, 1, 15-35, 2010.

[17] A.G. Egeland, C. P. Egeland, H. Bunn, Taphonomic analysis of a modern spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den from Nairobi, Kenya. Journal of Taphonomy. 6, 275-289, 2008.

[18] J.T. Pokines, J.C. Kerbis Peterhans, Spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den use and taphonomy in the Masai Mara National Reserve, Kenya. Journal of Archaeological Science. 34, 1914-1931, 2007.

[19] M.E. Prendergast, M. Dominguez- Rodriguo, Taphonomic analysis of a Hyena den and a natural-death assemblage near Lake Eyasi, Tanzania. Journal of Taphonomy. 6, 301-335, 2008.

[20] E. Campmas, C. Beauval, Consommation osseuse des carnivores : résultats de l'étude de l'exploitation de carcasses de boeufs (*Bos taurus*) par des loups captifs. Annales de Paléontologie. 94 (3), 167- 186, 2008.

[21] M. Esteban-Nadal, I. Cáceres, P. Fosse, Characterization of a current coprogenic sample originated by *Canis lupus* as a tool for identifying a taphonomic agent. Journal of Archaeological Science. 37, 2959-2970, 2010.

[22] W.E. Klippel, L.M. Snyder, P.W. Parmalee, Taphonomy and archaeologically recovered mammal bone from southeast Missouri. Journal of Ethnobiology. 7, 155-169, 1987.

[23] P. Fosse, N. Selva, W. Smietana, H. Okarma, A. Wajrak, J.B. Fourvel, S. Madelaine, M. Esteban-Nadal, I. Cáceres, J. Yravedra, J.P. Brugal, A. Prucca, G. Haynes, Bone Modification by Modern Wolf (*Canis lupus*) : A Taphonomic Study From their Natural Feeding Places. Journal of Taphonomy. 10 (3-4) 197-217, 2012.

[24] M.T. Krajcarz, M. Krajcarz, The Red Fox (*Vulpes vulpes*) as an Accumulator of Bones in Cave-like Environments. International Journal of Osteoarcheaology. 24, 459-475, 2014.

[25] A. Sanchis Serra, J. Pascual Benito, Análisis de las acumulaciones óseas de una guarida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón) : implicaciones arqueológicas. Archaeofauna. 20, 47–71, 2011.

[26] C. Denys, K., Kowalski, Y. Dauphin, Y., Mechanical and chemical alterations of skeletal tissues in a recent Saharian accumulation of faeces from *Vulpes rueppelli* (Carnivora, Mammalia). Acta Zooologica Cracoviensis. 35 (2), 265-283, 1992.

[27] M. Mondini, Tafonomı´a de abrigos rocosos de la Puna. Formacio´n de conjuntos escatolo´ gicos por zorros y sus implicaciones arqueologicas. Archaeofauna. 9, 151–164, 2000.

[28] G.N. Gomez, C.A. Kaufmann, Taphonomic Analysis of *Pseudalopex griseus* (Gray, 1837) Scat Assemblages and their Archaeological Implications. Journal of Taphonomy. 5, 59-70, 2007.

[29] D. N. Schmitt, K. E. Juell, Toward the identification of Coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. Journal of Archaeological Science. 12, 249–262, 1994.

[30] A. Amstrong, Eagles, owls, and coyotes (oh my !) : taphonomic analysis of rabbits and guinea pigs fed to captive raptors and coyotes. Journal of Archaeological Science Reports. 5,135–155, 2016.

[31] A. Prucca, « Caractérisation de l'impact des loups sur des ossements d'herbivores (cerfs de virginie, orignaux, bisons) : étude des modifications infligées par des loups captifs et sauvages nord-américains », Mémoire de DEA de l'Université de Provence, 2003.

[32] J.C. Castel, L'influence des canidés sur la formation des ensembles archéologiques. Caractérisation des destructions dûes au Loup. Revue de Paléobiologie. 23(2), 675-693, 2004.

[33] T. Matthews, South African micromammals and predators : some comparative results. Archaeometry. 44, 363-370, 2002.

[34] T. Matthews, Taphonomic characteristics of micromammals predated by small mammalian carnivores in South Africa : Application to fossil accumulations. Journal of Taphonomy. 4, 143-161, 2006.

[35] B.F. Cohen, J.M. Kibii, Experimental study of bone modification by captive caracal (*Caracal caracal*) ; a model for fossil assemblage analysis. Journal of Archaeological Science. 62, 92–104, 2015.

[36] L. Lloveras, R. Thomas, A. Cosso, C. Pinyo, J. Nadal, When wildcats feed on rabbits : an experimental study to understand the taphonomic signature of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). Archaeol Anthropol Sci. doi :10.1007/s12520-016-0364-6, 2016.

[37] C.I. Montalvo, M.E. Pessino, V. González, Taphonomic analysis of remains of mammals eaten by pumas (*Puma concolor* Carnivora, Felidae) in central Argentina. Journal of Archaeological Science. 34, 2151-2160, 2007.

[38] M. Mondini, A.S. Munoz, Pumas as taphonomic agents : A comparative analysis of actualistic studies in the Neotropics. Quaternary International. 180, 52–62, 2008.

[39] L. Lloveras, M. Moreno-Garcia, J. Nadal, Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. Journal of Archaeological Science. 35 (1), 1–13, 2008.

[40] A. Rodríguez-Hidalgo, L. Lloveras, M. Moreno-García, P. Saladié, A. Canals, J. Nadal, Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian lynx (*Lynx pardinus*). Journal of Archaeological Science. 40, 3031-3045, 2013.

[41] A. Rodríguez-Hidalgo, P. Saladié, J. Marín, A. Canals, Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian lynx. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 418, 1-11, 2015.

[42] M.C. Álvarez, C.A. Kaufmann, A. Massigoge, M.A. Gutiérrez, D.J. Rafuse, N.A. Scheifler, M.E. González, Bone modification and destruction patterns of leporid carcasses by Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) : An experimental study. Quaternary International. 278, 71-80, 2012.

[43] C. I. Montalvo, S. Bisceglia, M. S. Kin, R.A. Sosa 2012 Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*, Carnivora, Felidae) in Central Argentina. Journal of Archaeological Science 39, 1933-1941, 2012.

[44] J.B. Mallye, « Les restes de Blaireau en context archéologique : Taphonomie, Archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques ». Unpublished PhD Thesis Université Bordeaux 1, Talence, 2007.

[45] R.A. Nicholson, « Otter (*Lutra lutra* L.) spraint : an investigation into possible sources of small fish bones at coastal archaeological sites » dans Taphonomy and Interpretation, eds. J. P. Huntley and S. Stallibrass, Oxford, Oxbow. p.55-64, 2000.

[46] E. Guillaud, P. Béarez, C. Denys, S. Raimond,New data on fish diet and bone digestion of the Eurasian otter (Lutra lutra) (Mammalia : Mustelidae) in central France. European Journal of Zoology, 84 :1, 226-237.

[47] C. I. Montalvo, R. I. Vezzosi, M. S. Kin, Taphonomic analysis of rodent bones from Lontra longicaudis (mustelidae, carnivora) scats In fluvial environments. Mastozoología Neotropical. 22(2), 319-333, 2015.

[48] D. Cochard, « Étude taphonomique d'une accumulation actuelle d'un petit carnivore : la genette », Mémoire de maîtrise, Université de Bordeaux I, 1997.

[49] C.I. Montalvo, M.E. Pessino, F.C. Bagatto, F. C., Taphonomy of the bones of rodents consumed by Andean hog-nosed skunks (*Conepatus chinga*, Carnivora, Mephitidae) in central Argentina. Journal of Archaeological Science. 35, 1481-1488, 2008.

[50] R.G. Klein, C. Cruz-Uribe, The Analysis of Animal Bones from Archeological Sites, The University of Chicago Press, Chicago, London, 273 pages, 1984.

[51] D. Le Jacques, T. Lodé, L'alimentation de la genette d'Europe, *Genetta genetta*, L., 1758, dans un bocage de l'ouest de la France. Mammalia, 58, 383-389, 1984.

[52] H. G. Lloyd HG, The red fox, London : B.T. Batsford Ltd, 1980.

[53] R. Libois, Régime et tactique alimentaire de la loutre (*Lutra lutra*) en France : synthèse. Cahiers d'Ethologie. 15, 251-274, 1995.

[54] B. Condé, Nguyen-Thi-Thu-Cuc, F. Vaillant, P. Schauenberg, Le régime alimentaire du Chat forestier (*Felis silvestris*, Schreber) en France. Mammalia. 36, 112–119, 1972.

[55] 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, Paris, p. 101-122, 2014.

[56] A. Nasti, « Predadores cañoneros y huesos : la acción del puma y el zorro como agentes modificadores de esqueletos de ungulados en la Puna Meridional, Argentina » dans Reunión de tafonomía y fosilización, eds. G. Meléndez Hevia, M. F Blasco Sancho, I. Pérez Urresti, Zaragoza.p. 265-269, 1996.

[57] D. J. Rafuse, M. E. González, C. A. Kaufmann, M. C. Álvarez, M. A. Gutiérrez, A. Massigoge, Comparative analysis of bone modification patterns produced by two South American Carnivores : the geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) and the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*). Contributions to the identification of the action of small carnivores in the archaeological record, Magallania. 42(1), 165-184, (en espagnol), 2014.

[58] B.F. Cohen, « Actualistic investigation of bone modification on leporids by caracal (*Caracal caracal*) and honey bagder (*Mellivora capensis*) ; an insight to the taphonomy of Cooper's cave, South Africa ». Master thesis University of the Witwatersrand, RSA, 160 pages, 2013.

[59] K. Kowalski, The food of the sand fox *Vulpes rueppelli* Schinz, 1825 in the Egyptian Sahara. Folia Biologica. 36, 89–94, 1988.

[60] 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.

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

[62] Y. Fernandez-Jalvo, C. Denys, P. Andrews, T. Williams, Y. Dauphin, L. Humphrey, L. Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-1 (Pleistocene, Tanzania). Journal of Human Evolution. 34, 137-172, 1998.

[63] C. Denys, D. Geraads, J.J. Hublin, H. Tong, Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Aplication au site Pléistocène de Tighenif (Algérie). Archeozoologia. II, 53-82, 1987.

[64] D. Elkin, M. Mondini, « Human and small carnivore gnawing damage on bones. An exploratory study and its archaeological implications » dans Ethnoarchaeology of Andean South America : Contributions to Archaeological Method and Theory, ed. L. A. Kuznar, International Monographs in Prehistory, Ethnoarchaeological Series 4, Ann Arbor, p. 255-265, 2001.

[65] M. Mondini, Carnivore Taphonomy and the Early Human Occupations in the Andes. Journal of Archaeological Science. 29, 791–801, 2002.

[66] 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.

[67] E. Desclaux, C. Hanquet, K. El Guennouni, « Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques su pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale » dans Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles, eds. V. Laroulandie, J.B. Mallye, C. Denys, British Archaeological Reports, International Series, 2269, 101-118, 2011.