Accumulations par les prédateurs non humains

Jean-Baptiste Fourvel

Central University of Technology (CUT), Free State, Department of Communication Sciences, Faculty of Humanities, Bloemfontein – UMR 5608 TRACES, Université de Toulouse – Jean-Jaurès

1 Introduction

Les carnivores sont des composants essentielles des communautés animales de divers écosystèmes, et leur restes osseux et dentaires forment une part parfois non négligeable des faunes fossiles des sites Pléistocènes ou Paléolithiques. L'implication de prédateurs non humains dans la formation et la modification des assemblages osseux de gisements paléontologiques ou archéologiques est relativement fréquente. Leur rôle au sein des assemblages ostéologiques quaternaires est largement discuté depuis le début du XIX^{e} siècle. Il existe une grande diversité d'espèces de tailles diverses : petite (renard roux, renard polaire, blaireau), grande (loup, hyène, lion), à très grande (ours, félins à dents de sabre). Les restes osseux, support principal des études archéozoologiques, taphonomiques et paléontologiques, ne sont pas les seuls témoins de la présence et de l'occupation des sites par les Carnivores. D'autres types de vestiges, tels que les bioglyphes (traces du passage des animaux telles que les bauges, les griffades ou encore les polis de paroi) ou les coprolithes (excréments fossilisés) constituent d'autres indices de leur présence. Comme les hommes, ce sont des « mangeurs de viande » ; l'importance de la carnivorie au cours de l'évolution des homininés est un facteur déterminant, qu'il convient de préciser dans les sites anciens (stratégie d'acquisition notamment). De fait, les ressources exploitées par les carnivores sont larges, depuis la viande mais aussi les viscères et également les ossements (graisse, moelle) ; le degré de consommation et de destruction osseuse peut être important suivant les taxons ainsi que les comportements de transport et d'accumulation dans les lieux de vie (terrier / tanière, cavité / repaire, nourrissage des petits). De nombreux travaux détaillent l'historique de ces recherches, et leurs diversités, en relation avec le changement de paradigmes soulevé par des approches taphonomiques [1]. L'observation et la caractérisation d'assemblages propres aux prédateurs fossiles (grottes à

ours ou repaires d'hyènes) fournissent différents critères de leur impact. Parallèlement, l'étude d'assemblages ostéologiques modernes sur un large éventail d'espèces a mis en évidence les spécificités des taxons à consommer et à accumuler des restes osseux. La confrontation des données actualistes à celles provenant de séries fossiles a d'ailleurs largement contribué de ces actions de prédation, de transport voire de « stockage ».

Ce chapitre propose un bilan des connaissances des études taphonomiques des prédateurs non humains, avec différents questionnements sur la variabilité de ces comportements.

2 Historique des recherches

Les interactions entre communautés humaines paléolithiques et grands prédateurs sont fréquemment attestées ou évoquées, depuis le XIX^{e} siècle [2, 3, 4]. Les carnivores sont en effet des agents importants et la reconnaissance de leurs activités sur les ensembles fossiles alimente de nombreux débats et études. De plus, outre l'aspect strictement taphonomique, ces questions rejoignent des évaluations d'ordre (paléo)écologiques impliquant des processus d'interactions et de compétitions entre carnassiers, mais aussi avec les groupes humains.

Des études anciennes présentent l'hyène comme un consommateur et un accumulateur d'ossements [5, 6] bien que d'autres chercheurs aient refusés cette idée et plaident en faveur d'une formation des assemblages par des phénomènes abiotiques [7, 8]. Pourtant, les multiples découvertes de gisements renfermant des restes de grands prédateurs, de coprolithes et d'os rongés imposent peu à peu la capacité de ces espèces à former de véritables stockes osseux (Fouvent [9], Peyre [10], Robin Hood [11]).

Au début du XX^{e} siècle, Zapfe [12, 13] s'intéresse plus particulièrement aux traces de consommation produites par l'hyène, en effectuant des nourrissages expérimentaux (zoos) et confrontant les morphotypes osseux observés à ceux retrouvés dans le fossile. Brunner [14] puis Thenius [15] reprennent ces observations et précisent l'impact de l'hyène sur les accumulations pléistocènes. Simultanément, le développement des recherches sur les sites à Homininés africains favorise l'émergence d'autres hypothèses. Les travaux de Dart [16, 17, 18] sur le gisement de Makapansgat (Afrique du Sud) privilégient un impact plus important des hommes sur la constitution des ensembles osseux au dépend d'un rôle minime des Carnivores. Ces théories trouvent un écho en Europe : Kitching [19] développe des hypothèses similaires suite à l'examen du matériel de Pin Hole (Angleterre). Ces interprétations cependant, n'empêchent pas la publication de nombreux sites identifiés comme véritables repaires d'hyènes [20, 15].

L'impact des Carnivores prend toute son ampleur avec les approches de la Taphonomie et les travaux fondateurs en Écologie entre les années 1970 et 1980. La définition du rôle de chaque intervenant (hommes / carnivores) dans la formation des assemblages osseux pléistocènes motive le développement d'études actualistes et le recours à l'éco-éthologie [21] avec les premières analyses néo-taphonomiques [22, 23, 24]. Brain [25] décrit l'impact taphonomique des grands prédateurs (hyène, léopard, guépard) africains tandis que Binford [26] observe celui des canidés nord-américains (loup). Ces travaux proposent plusieurs de grilles de lecture avec des critères variées. Néanmoins

aucun de ces travaux, même les plus récent, ne synthétise les caractérisations développées antérieurement et ne discute réellement chaque critère. Alors que la grille définie par Fosse [27] est principalement utilisée en Europe de l'Ouest (en France en particulier), la typologie de Cruz-Uribe [28] est privilégiée par les auteurs anglophones. Pourtant, l'ensemble de ces critères présentent de nombreux points communs (Tableau 1).

Tableau 1 – Synthèse des critères de caractérisation d'un repaire d'hyène fossile.

	Buckland, 1822	Cruz-Uribe, 1991	Fosse, 1994	Pickering, 2002	Kuhn et al., 2008
NRD/NRT			+		
Faune			Diversifié		
Carnivore	Diversifié	Diversifié	Diversifié		
Ongulé dominant			Taille moyenne		
Ratio Carn/Ong		20% (NMI)	+	>20% (NMI)	Variable
Mortalité des proies	U	U			
Acropodes	Fréquent	Rare			
Traces	+	15,00%	+	38-100%	+
Os complet			Courant		
Cylindre		+	Nombreux	Nombreux	Fréquent
Fragmentation		Faible		Faible	
Morphotypes			+		
Hyènes (Ad/Juv)	Juv. +		Juv. +		Juv./Sub-ad.
Coprolithes	+		Abondant		+

3 Diversité des assemblages

Les carnivores sont fréquents dans la grande majorité des assemblages pléistocènes et paléolithiques. Qu'il s'agisse des gisements anthropiques, de repaires de carnivores *stricto sensu* ou des sites naturels de type aven-pièges, leur impact est visible et semble assez récurrent. Différents éléments (taphonomiques, topographiques, ostéologiques / archéozoologiques) semblent pouvoir les distinguer (Tableau 2).

Certains types de gisements en Europe montrent des activités très significatives de prédateurs non humains [27, 29] et correspondent généralement à des cavités horizontales avec des galeries plus ou moins développées. Deux catégories sont reconnues : les sites à hivernation d'ours et les repaires d'hyènes, présentant des spécifiques : représentation des espèces (aussi bien carnivore qu'ongulé), distribution squelettique, structure de mortalité, occurrence de certaines traces de dents, bioglyphes [30, 31, 32, 33]. Les recherches récentes mettent en évidence toute la complexité de ces occupations (compétition inter- et intra-spécifique [34, 35, 36] ainsi que l'utilisation des grottes et abris-roches par d'autres espèces telles que le léopard [37], le dhole [38, 39], le loup [40], ou le renard [41, 42].

Si l'impact des prédateurs non humains sur les assemblages naturels de type aven-pièges semble moins fréquent, il n'en reste pas moins présent [43, 44, 45]. Dans ces contextes, les questions demeurent sur l'identification des acteurs et leurs influences sur les stocks osseux.

Les sites de plein-air, de type site de mort naturelle ou de mort en masse, présentent quant à eux toute la complexité des réseaux trophiques et des écosystèmes passés.

Fréquents dans les phases anciennes du Quaternaire (transition Plio-Pléistocène et Pléistocène inférieur), ces gisements recèlent une importante diversité d'Ongulés et de Carnivores associée des traces de consommation, et parfois des coprolithes : ex. Untermassfeld (Allemagne [46]) ; Venta Micena (Espagne [47]) ; Ceyssaguet (France [48, 49]).

Tableau 2 – Caractères distinctifs des différents types d'assemblages accumulés / modifiés par les prédateurs non humains.

	Repaire	**Aven-piège**	**« Site de mort en masse »**
Chronologie	Pléistocène moyen-supérieur	Pléistocène moyen-supérieur	Pléistocène inférieur-moyen
Topographie	Cavité horizontale	Cavité verticale	Site de plein-air
Carnivore	Présent	Présent / Absent	Présent
Diversité	Surreprésentation d'une espèce	Variable	Importante diversité
Traces de dent	Relatif au prédateur	Relatif au prédateur	Relatif au prédateur
Coprolithes	Fréquent (hyène)	Variable/Absent	Variable
Proies	Abondants / Diversifiés	Variable	Abondants / Diversifiés
Distribution squelettique	Relatif à la taille de la proie	Individus sub-complets	Individus sub-complets

4 Rôle et potentialité taphonomiques des grands prédateurs

Si les familles des hyénidés et ursidés ont fait l'objet de nombreuses études depuis plus d'un siècle, les recherches plus récentes montrent clairement les potentialités propres à l'ensemble des taxons « mangeur de viande et d'os ». Par ailleurs, soulignons qu'il existe des constantes dans la séquence de consommation. De manière générale, les carnivores mâchonnent et mangent les ossements en fonction de leur apport nutritif. Ainsi les extrémités des os longs (tissu spongieux riche en graisse) sont fréquemment consommées, ce faisant les plus petits os bordant ces épiphyses (os courts, carpiens, tarsiens, phalanges, patella) sont régulièrement avalés et retrouvés dans les fèces ou les régurgitations.

La consommation des ossements induit la présence de marques de dents. Celles-ci sont nombreuses et diversifiées : les traces (sub-)circulaires (*pitting* et *puncture*), les encoches de fracturation (*lunate-scars* ou *fracturation pit*), les bords crénelés (*crenulated edges*), les traces de raclement (*furrowing* et *scoring*), le mâchonnement (*chewing*) et les os digérés (*ingested*). En plus d'être communes à tous les prédateurs, on les retrouve tout aussi bien dans le registre fossile que dans le registre moderne (Figure 1). Seule la fréquence de ces marques diffère d'un prédateur à l'autre (*cf. infra*).

Nous présenterons ici un état des lieux des recherches propres à chaque famille de grands carnivores (hyénidé, canidé, félidé, ursidé) et nous cherchons à mettre en évidence les éléments qui nous permettent de discriminer l'impact des différents prédateurs sur les ensembles osseux.

4.1 Les hyénidés

Le rôle taphonomique des hyénidés est certainement le mieux reconnu et le plus étudié. Diverses espèces partagent des comportements ostéophage et accumulateur, en

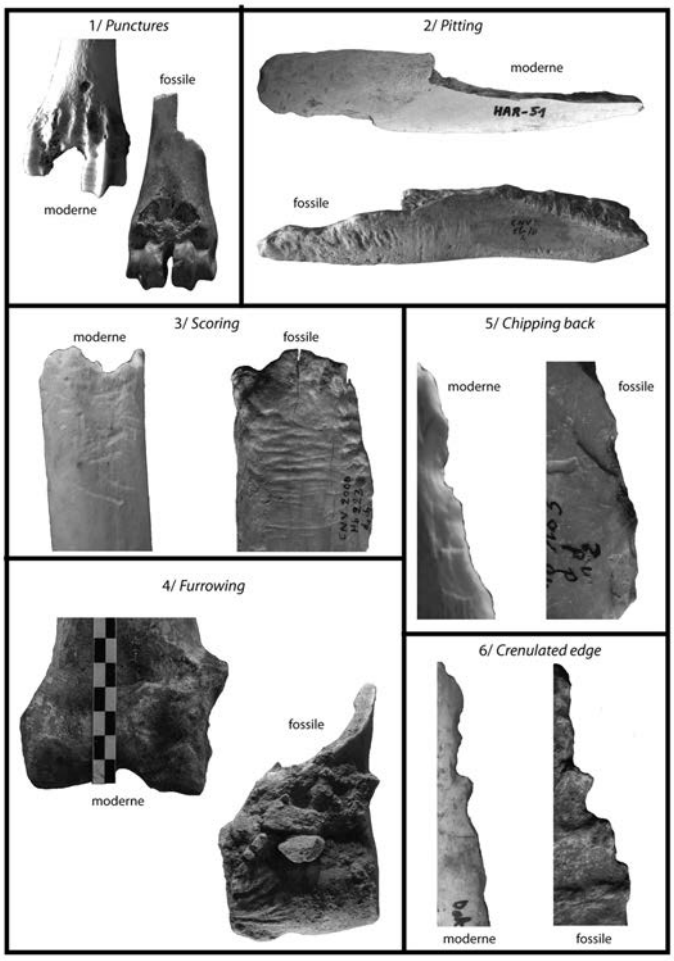


Figure 1 – Typologie des marques de dents reconnues sur les restes osseux. Comparaison entre le registre moderne et fossile. (Photos J.-B. Fourvel.)

grande partie à l'origine des questionnements sur les interactions homininés-carnivores ainsi qu'à l'implication des prédateurs non humains dans la formation même des assemblages osseux.

Les nombreuses études taphonomiques (espèces fossiles) et néo-taphonomiques (espèces modernes) ont généré plusieurs grilles de lecture caractérisant les repaires d'hyène (*cf. supra* et Tableau 1). De nombreux critères sont communs à chacune de ces caractérisations. Les morphotypes issu de la consommation osseuse sont ainsi tout à fait diagnostics et récurrents (Figure 2).

Pour autant, il est surprenant de noter une relation inverse, entre un faible taux de fragmentation osseuse (abondance des os partiellement complets et des cylindres) alors même que l'hyène est reconnue pour sa grande capacité à fracturer les os grâce

à une denture puissante (adaptation des prémolaires ; Figure 3). Les travaux récents ont finalement souligné la variabilité de ce taux de fragmentation relatif à la phase chrono-climatique considérée (périodes glaciaire *vs* interglaciaire), la disponibilité en proies et leurs classes de taille ainsi que les dimensions des repaires et du nombre d'hyènes impliquées [29, 50]. De plus, il est possible de reconnaître au moins deux types de gisements occupés activement par l'hyène des cavernes (*Crocuta crocuta spelaea*) : le repaire « communautaire » (*Communal den*) regroupant l'ensemble du clan avec à la fois des restes du carnivore et une importante accumulation osseuse ; l'autre site, dit de mise-bas (*birth den* ou *nursery den*) se distingue principalement par l'abondance des juvéniles. Peyre (Aveyron, OIS5) en est un parfait exemple avec plus de 70 % d'os des membres et 45 % de dents lactéales (soit 12 individus) rapportés à des hyénons de moins d'un an, découverts dans une cavité de petite dimension. Ces éléments nous éclairent sur la paléoécologie des hyénidés fossiles et illustrent la complexité des interactions prédateur-proie et prédateur-stock osseux ; tout autant que certaines modalités de 'réduction' d'ossements par rongements.

Ces informations semblent pouvoir s'appliquer à des espèces plus anciennes. *Pachycrocuta brevirostris*, l'hyène géante, est relativement fréquente durant la première moitié du Quaternaire européen [51]. Ses capacités ostéophagiques sont clairement reconnues et reproduisent les même morphotypes osseux que chez les formes plus récentes du genre *Crocuta* [52, 53]. Une large majorité des sites à *P. brevirostris* correspond à des gisements de plein-air avec une grande diversité de prédateurs primaires et secondaires ; ex. Untermassfeld, Venta Micena ou Ceyssaguet (déjà cités). Le Vallonet (Alpes-Maritimes, France) est à notre connaissance, le seul que l'on pourrait qualifier de repaire de *P. brevirostris* [54, 55, 56]. L'importante population d'hyène (NR=53, NMI=12), dont de nombreux juvéniles, l'abondance des traces de dents et la fragmentation osseuse sont tout à fait typique du repaire tel qu'il est connu chez l'hyène des cavernes.

Il semble malgré tout délicat de figer le comportement d'une espèce fossile, ici l'hyène, à partir d'une grille de caractérisation. Les comportements varient au cours du temps et selon différents facteurs écosystémiques, avec des répercussions sur les modalités de formation des assemblages osseux. Pour autant, deux éléments signent le passage et l'activité de l'hyène dans les gisements paléolithiques : les coprolithes et les os digérés. Même si nous savons l'ostéophagie relativement courante chez plusieurs espèces prédatrices (dont les canidés), les hyènes sont seules d'ingérer et assimiler une quantité importante de matière osseuse favorisant la conservation des fèces sous la forme de coprolithes [57, 58]. Leurs variations métrique et morphologique commencent à être cernée [59, 60] (Figure 4a) et ils sont attestés dans la majeure partie des sites à hyènes. De plus, ils sont régulièrement associés à des os digérés (par régurgitations ou par excrétion : on parle alors de coprocénoses). S'ils sont identifiés chez de nombreuses espèces (canidé [61, 62] ; félidé [63]), leurs diversités et fréquence, la portion anatomique, les tailles de proies concernées aussi bien que le degré de fonte (« digestion ») osseuse participent à la reconnaissance de la signature taphonomique de l'hyène [29] (Figure 4b).

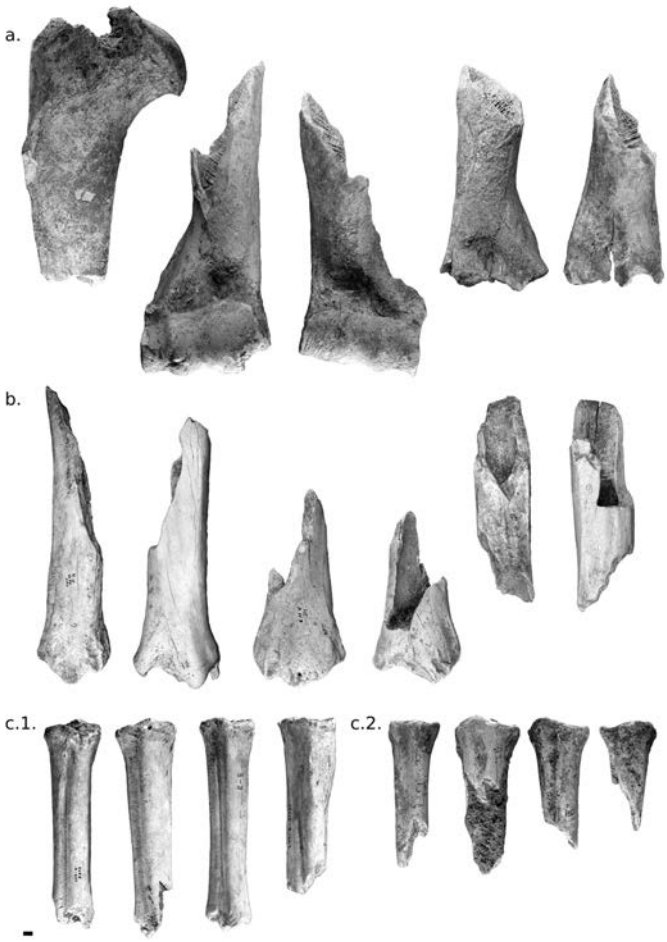


Figure 2 – Morphotypes osseux issus de repaires d'hyènes pléistocènes. (a) humérus de Bovidé (Conives, Indre, OIS3) ; (b) tibia de Bovidé (Conives, Indre, OIS3) ; (c) métatarses de Bovidé, (c.1) Lunel-Viel I (Hérault, OIS9-11), (c.2) Artenac couche 10 (Charente, OIS5). Échelle 10 mm. (Photos JBF hors Lunel-Viel I, P. Jugie MNP.)

.



Figure 3 – Crâne d'hyène tachetée *Crocuta crocuta*. De haut en bas et de gauche à droite : vue dorsale, vue ventrale, vue latérale, détail du maxillaire droit. (Photo C. Triat [M. Requien, Avignon].)

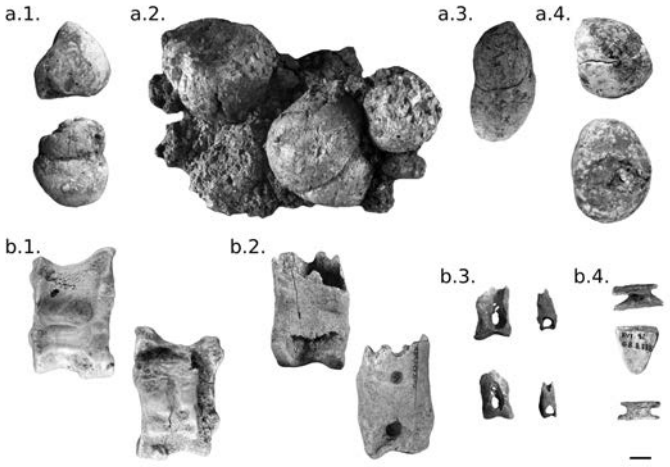


Figure 4 – Coprolithes et ossements digérés issus de repaires d'hyènes pléistocènes. (a) coprolithes, (a.1) Lunel-Viel I (Hérault, OIS9-11), (a.2) Artenac couche 10 (Charente, OIS5), (a.3) Peyre (Aveyron, OIS5e ?), (a.4) Conives (Indre, OIS3) ; (b) restes digérés, (b.1) talus de cerf élaphe (Fouvent, Haute-Saône, OIS3), (b.2) phalange 1 de bovidé (Les Plumettes, Charente, OIS3), (b.3) phalanges de cervidé (Peyre, Aveyron, OIS5e ?), (b.4) lamelle de dent de lait de mammouth (Fouvent, Haute-Saône, OIS3).

4.2 Les canidés

Le rôle des Canidés dans la formation ou la modification des ensembles osseux est de plus en plus suspecté. Deux groupes de Canidés semble avoir eu une influence : les canidés de grande taille (loup) et ceux de taille moyenne (dhole, lycaon). Signalons que le chien domestique montre les mêmes dispositions que leur *alter ego* sauvages. Les formes de petite taille (renard, chacal) jouent un rôle moins prégnant dans les ensembles, bien que peut-être non anodins.

4.2.1 Les canidés de grande taille (Canis lupus)

Les études portant sur les altérations taphonomiques produites par les canidés concernent principalement le loup [64, 26, 65, 66, 67, 31, 68]. En effet, le loup a la capacité de chasser des proies de grande taille (chasse en meute) et de consommer en partie les ossements. La présence fréquente du loup dans les assemblages osseux pléistocènes soulève la question de son rôle dans les accumulations et modifications osseuses. Les études actualistes cherchent à définir le contexte d'intervention du loup (*kill site*, *feeding place*, site de Rendez-Vous, repaire) sur la base du type de proie, des distributions squelettiques, des altérations osseuses (fragmentation, traces) ainsi que sur la répartition spatiale (sélection, transports) en relation avec des informations écologiques (temps d'accès aux carcasses). D'autres analyses tentent d'identifier la signature des loups à partir de la description des os digérés et du contenu coproscopique [61]. Néanmoins, la comparaison avec d'autres prédateurs est peu fréquente [69, 68, 70].

À ce jour, l'influence du loup est suspecté *via* différents indices tracéologiques (ichnologie : empreintes de pattes, taille des cops de dents sur les os, coprolithes) associés à une présence importante de leurs restes. Une cinquantaine de gisements est actuellement dénombré [68]. La synthèse de ces sites met en évidence la variabilité des assemblages potentiellement modifiés par l'action lupine : sites de plein-air (Bottrop, Allemagne [71]), grottes à ours (Balme-à-Collomb, France [72]), aven-pièges (Igue-du-Gral, France, [44] Castel *et al.*, 2010), repaires d'hyènes (Tornewton, Angleterre [73]) et aussi sites anthropiques (Gabasa, Espagne [74]). Cette diversité de sites placerait le loup non pas comme un prédateur primaire (« *top-predator* ») mais comme un collecteur / compétiteur secondaire qui intervient des assemblages osseux préexistants. Les sites rapportés strictement à des repaires de loups sont rares ou mal définis (Sant Agostino, Italie [75, 76] ; Thomas Quarry 1 (unit 4), Maroc [77]).

4.2.2 Les canidés de taille moyenne (Cuon priscus / alpinus, Canis [Xenocyon] ssp.)

Binford [38] est le premier a souligné le rôle taphonomique des canidés de taille moyenne, et plus particulièrement par le dhole *Cuon alpinus*. Suite à son analyse archéozoologique et taphonomique du matériel osseux de la couche VIII de la grotte Vauffrey (Dordogne), il conclut à son influence notable sur la mise en place du dépôt osseux. Si son interprétation n'est pas retenue par tous [78], il n'en demeure pas moins que les travaux récents indiquent la fréquente occurrence du dhole en association avec certains éléments particuliers (ossements digérés). En Europe de l'Ouest, l'implication de cette espèce sur des assemblages fossiles est supposée dans une cinquantaine de gisement [39]. À la grotte du Noisetier (Hautes-Pyrénées), l'association de dents lactéales de dhole avec de nombreux os digérés plaide en faveur de l'utilisation de la cavité comme repaire [39]. À Zafarraya (Andalousie, Espagne), plusieurs carnivores sont présents, panthère, loup, dhole, avec une plus forte action de ce dernier [79, 80]. La séquence de la grotte de l'Observatoire (Monaco) livre également de nombreux carnassiers (pas moins de 15 espèces) dont le dhole largement présent, associé au loup et d'autres félidés [81, 82]. On peut d'ailleurs noter ici que *Cuon* est régulièrement associé à d'autres taxons, en particulier le léopard *Panthera pardus*, mais aussi renard ou loup. Ces associations diversifiées limitent d'autant la bonne caractérisation de l'impact taphonomique réel du dhole.

Durant les phases plus anciennes du Quaternaire, d'autres canidés de taille moyenne existent, proches du chien sauvage (« *Wild dog* », *Lycaon pictus*). *Canis (Xenocyon)* est un prédateur avec une denture très sécante et certainement un comportement de chasseur spécialisé et très social (hyperprédateur). Les données sur la paléoécologie de ces anciens lycaons et leurs potentialités d'accumulations et de modifications osseuses sont quasi inexistantes. Une seule étude expérimentale démontre l'impact de l'espèce actuelle sur des ossements d'équidés, en condition de parc-réserve [83].

4.3 Les félidés

L'impact et le rôle des félidés ont longtemps été sous-estimés. Leur denture, adaptée à la découpe et à la consommation de chair, a longtemps exclu cette famille de prédateurs du groupe des consommateurs / accumulateurs d'ossements. L'association des

Primates et des grands félins (notamment le léopard *Panthera pardus*) et d'ossements rongés dans les sites anciens à homininés d'Afrique du Sud (Swartkrans, Kromdraai, Sterkfontein [25]) est à l'origine du développement d'analyses taphonomiques portant sur les félidés actuels et fossiles. Ceux-ci sont nombreux : félins à dents de sabre (Machairodontes, strictement fossiles), lion, léopard, jaguar, lynx jusqu'aux plus petits félins.

En dépit de plusieurs travaux spécifiques assez récents, la pluralité des méthodes d'analyses et des aspects étudiés n'autorise pas de synthèse sur cette famille. Par conséquent, alors qu'il est démontré qu'ils peuvent interagir avec un stock osseux, il est encore peu évident de définir la/les signature(s) taphonomique(s) des félins. Néanmoins, le registre fossile dispose de nombreux assemblages où l'impact des félins de moyenne (léopard, jaguar) et grande taille (lion, Machairodonte) est suspecté ou avéré.

En outre, la guilde des félidés est l'une des plus diversifiées, en particulier durant les phases anciennes du Pléistocène, associant des animaux de petites (*Felis*), moyenne (*Lynx*, *Puma*), grande (*Acinonyx*, *Panthera*, *Megantereon*) et très grande taille (*Homotherium*). Si plusieurs travaux tendent à modéliser le statut paléoécologique de ces félidés et restituer leurs positions au sein de réseaux trophiques complexe [84, 85, 86].

4.3.1 Les panthérinés (Panthera leo ssp., P. gombaszoegensis, P. pardus)

Parmi les Panthérinés, trois espèces semblent avoir joué un rôle plus ou moins important dans la mise en place ou la modification d'assemblages osseux : le lion *sensu lato*, le jaguar européen et le léopard. En dépit d'une denture sécante, d'un régime alimentaire hypercarnivore et de comportements ostéophage et accumulateur marginaux chez les espèces modernes [87], les représentants fossiles ont *a priori* joués un rôle sur les ensembles fossiles (*e.g.*, léopard à Swartkrans [25]).

Jusqu'à il y a quelques années encore, les recherches néo-taphonomiques portant sur le lion étaient rares [88, 89, 90]. Cependant, des recherches récentes soulignant les potentialités de consommation propre à chaque prédateur, de nouveaux travaux traitent de l'implication du lion sur les restes osseux. Ces études sont généralement menées dans le registre actuel [91] ou dans un cadre expérimental [92]. Il reste difficile de modéliser l'impact du lion en raison de l'absence d'accumulations osseuses modernes.

Le jaguar européen *P. gombaszoegensis* est une espèce de taille intermédiaire entre le léopard et le lion : il semble remplir une fonction de collecteur opportuniste (charognard). Des analyses taphonomiques d'assemblages du Pléistocène moyen soulignent la part importante du charognage d'ours dans le régime alimentaire du jaguar fossile (Artenac I et II [3, 50, 36] ; Château *in* Fourvel et Argant, en cours).

Le rôle taphonomique du léopard *P. pardus* est sûrement le mieux connu parmi les félidés. L'implication du léopard dans la formation des assemblages plio-pléistocènes d'Afrique australe et les interactions homininés-léopards sont à l'origine des recherches sur cette espèce [25]. Dans le registre fossile, les gisements reconnus comme repaire de léopard sont relativement nombreux aussi bien en Europe (certains niveaux de Zafarraya, Espagne [80]) qu'en Afrique (Swartkrans Mb 3 [93]. Différents critères distinctifs

se dégagent de ces travaux, en particulier pour les gisements du Pléistocène européen. Les repaires, ou tanières, de léopard semblent se développer préférentiellement dans les escarpements rocheux. Par conséquent, les caprinés rupicoles (particulièrement le bouquetin) composent une grande partie des proies exploitées. À titre d'exemple, *Capra pyrenaica* représente près de 60 % de la faune du repaire de Los Rincones en Espagne [37]. Le taux de fragmentation osseuse est faible et les traces sont largement confinées au mâchonnement des extrémités ; les os digérés sont absents. Le gisement de Zafarraya fait écho à cette représentation avec un léopard abondant (NR = 245) et un bouquetin dominant (NR = 2 660) [80]. La grotte de l'Observatoire à Monaco pourrait potentiellement répondre à ces critères avec le félidé représenté par 9 individus (NR = 109 [82]) associé à une importante population de bouquetin [94, 95, 96]. Notons cependant que de nombreux autres prédateurs sont présents dans ces assemblages limitant par extension les possibilités d'identification d'un impact du félidé.

Les analyses néo-taphonomiques sur le léopard sont relativement abondantes mais se concentrent largement sur la caractérisation entre Primates-Léopards [97, 98, 99] dans le but de modéliser les interactions entre les Homininés anciens et les communautés de félins. L'essentiel des études d'accumulations osseuses en contexte naturel sauvage sont issu des travaux de Brain [25] et d'une publication récente [87].

Notons également que d'autres études ont mis en avant les potentialités taphonomiques d'espèces de taille moyenne telles que le puma *Puma concolor* [100, 63]. La prédation d'ongulés de taille moyenne (*Odocoileus hemionus* [63]) et l'intensité de la consommation osseuse suggèrent une implication de ces félidés plus importante qu'il n'a pu être suspecté jusque-là (soulignons à ce sujet la présence régulière de *Puma pardoides* dans les gisements du Pléistocène ancien ; Untermassfeld [46], ou Saint-Vallier, France [101]).

4.3.2 Les félinés (Lynx pardina spelaea, L. pardina pardina, L. lynx)

Le genre lynx recouvre des félidés de taille moyenne (hauteur au garrot de 40 à 75 cm, poids de 6 à 35 kg selon les espèces [102]). Le régime alimentaire des lynx, disposant d'une denture très sécante, est strictement une consommation de viande. Le lynx boréal chasse et consomme des proies diversifiées avec une part importante d'ongulés de taille moyenne tels que le chevreuil ou le chamois. Il peut occasionnellement consommer les juvéniles d'herbivores de plus grande taille comme le cerf [103]. Le lynx pardelle se distingue des autres espèces par une chasse et une consommation préférentielle de lagomorphes (lièvres et lapins) [104].

En outre, en raison de l'alimentation très carnée de ces « moyens » félinés et en l'absence de gisements fossiles strictement reconnus comme tanière de lynx, leurs potentialités comme agents taphonomiques sont assez délicates à mettre en évidence. Il existe de rares études actualistes sur le lynx ibérique et des proies mésofauniques, en parie liées à l'existence de sites paléolithique et épipaléolithique montrant une grande abondance des restes de lagomorphes, et dont l'origine demeure difficile à identifier [105, 106]. Ces travaux démontrent toutefois que les lynx ont la capacité d'altérer un stock osseux ainsi que de produire de nombreuses traces de dents et des os digérés.

Ces analyses restent ponctuelles et ne s'intéressent guère à la consommation de proies de plus grande taille (cervidé, capriné)

Dans le registre fossile, l'action du lynx ne peut être que suggéré à partir notamment de leur abondance. À ce titre la grotte de l'Observatoire (Monaco) livre une importante population de lynx (11 individus) mais distribué dans un dépôt épais [81, 82]. L'implication du lynx serait plus clairement identifiée dans la grotte de Bucara Escura (Portugal) daté de la fin du Pléistocène. Le nombre de sujet (n = 3), dont des jeunes et des plus âgés, associés à de nombreux restes de bouquetins également jeunes, adultes et vieux montrant quelques traces de dents pourraient signifier l'utilisation de la cavité comme lieu de vie avec une spécialisation dans la prédation de caprinés [107].

4.4 Les ursidés

La consommation d'ours au sein des sites à ours (site d'hivernation) semble être le résultat de deux principaux intervenants : l'ours lui-même et d'autres carnivores (félidé, canidé, hyénidé) intervenant secondairement [108, 109, 110, 36].

Le statut de l'ours issus d'assemblages paléontologique ou archéologique est depuis longtemps largement questionné. Tantôt prédateur aux mœurs cannibales [111], tantôt proie des hommes [112] ou d'autres carnivores [36], voire objet de « culte » [113], la place et le rôle de l'ours ne sont pas si évidents, et dépassent parfois de simples occupations des cavités pour l'hivernation.

Le cannibalisme est un fait reconnu chez les ours fossiles. Parmi les cas les plus typiques, les gisements du Mont-Ventoux (MV4 et MV6, Vaucluse) présentent d'impressionnantes accumulations d'ours bruns (*Ursus arctos* près de 40 000 os et 190 individus de tous âges) formées par leurs chutes récurrentes et sur une longue période (s'étalonnant sur près de 4 000 ans, du Néolithique au Moyen-Âge) dans un puits au fond des cavités [114]. Les individus qui ont survécu à la chute ont, avant leur mort, consommé les restes de leurs congénères morts avant eux [43, 50] (Figure 5a). La Balme-à-Collomb (Savoie) est une grotte occupée par des générations d'ours des cavernes. Ce gisement atteste du cannibalisme chez l'ours des cavernes (*Ursus spelaeus* près de 12 000 os et une centaine de sujets), avec la présence abondante d'os rongés [111]. Un cas tout à fait similaire en Espagne a fait l'objet d'une analyse détaillée : le gisement de Coro Tracito, Huesca, Espagne [115, 116]. Ce site mono-spécifique (présence unique de l'ours des cavernes, près de 4 000 pour 43 individus) a permis de préciser un peu plus le comportement cannibale des ursidés et de caractériser précisément les marques laissées lors de la consommation des ours par les ours eux-mêmes [35]. Si ce trait comportemental semble fréquent chez l'ours des cavernes, il n'en reste pas moins que cette espèce possédait un régime alimentaire essentiellement omnivore et végétivore, comme l'ont clairement avancées les analyses isotopiques [117, 118, 119].

D'autres travaux plus ponctuels mettent en évidence les interactions entre ours et hyènes en contexte de grotte-repaire où l'ours devenait proie [108, 109, 110, 36] ; la cavité constituant une zone de forte compétition interspécifique. Dans le cas des hyènes, on trouve surtout des os longs des membres avec de nombreuses traces de per-

forations (*puncture*), de cupules (*pit*) et, secondairement des traces de mâchonnement (*chewing*).

Mais l'hyène n'est pas le seul compétiteur, et il faut souligner la présence fréquente dans ces « sites à ours » d'autres espèces parmi lesquelles les Canidés et les Félidés. La synthèse proposée par R. Musil [120] sur l'ours des cavernes en Europe – *Der Höhlenbär* – confirme la présence d'hyène, loup ou lion dans une très large majorité de ces sites. La grotte d'Azé en Bourgogne illustre l'incursion de grands carnivores (lion) dans la cavité en vue de cette exploitation ursine [34] (Fourvel et Argant, en cours) ; 52 restes d'ours présentent des traces de dents évidentes (dont des perforations de grande taille, Figure 6) ; qui concernent l'ensemble des éléments osseux (crâniens et postcrâniens) et des classes d'âges (juvéniles jusqu'aux séniles). En revanche la consommation des os longs se limite généralement aux extrémités (riches en graisse) et sont rarement fragmentés. Les ensembles I et II d'Artenac (Charente) constitue un exemple similaire à Azé, mais ici ce sont des jaguars européens *Panthera gombaszoegensis* qui ont chassé ou charogné des ours de Deninger (*Ursus deningeri*) [3, 50, 36] (Figure 5b). Près de 20 % des restes osseux (114 des 603 éléments hors dents isolées) ont été consommé par les prédateurs. Tout comme à Azé, les traces, principalement des perforations et des zones mâchonnées, affectent tous les éléments squelettiques et classes d'âge et le degré de fragmentation est globalement assez faible.



FIGURE 5 – Morphotypes osseux issus de repaires d'hyènes pléistocènes. (a) humérus d'ours bruns (*Ursus arctos*) du Mont-Ventoux (MV4, Vaucluse) (photos P. Fosse) ; (b) humérus d'ours de Deninger (*Ursus deningeri*) d'Artenac (ens. I ert II, Charente) (photos J.-B. Fourvel). Échelle 10 mm. Modifié d'après Fourvel *et al.*, 2012.

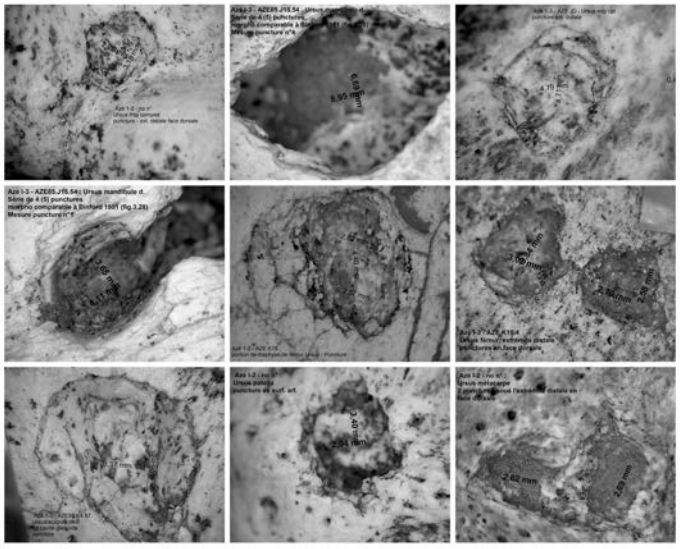


Figure 6 – Exemples de perforations observées sur les restes d'ursidés de la grotte d'Azé (Bourgogne). (Photos J.-B. Fourvel.)

5 Conclusion

Si l'implication des carnivores dans la formation et modifications des dépôts osseux est connue depuis près de deux siècles, leurs actions spécifiques ne sont pas toujours clairement identifiées. Depuis quelques années, les recherches taphonomiques et les travaux actualistes ont permis de disposer de plusieurs modèles et grilles de lecture sur l'impact des différents grands prédateurs (canidé, félidé, hyénidé, ursidé) sur les ensembles osseux. Cependant, ces études n'autorisent pas encore de fournir une synthèse précise en raison de leurs caractères trop ponctuels, sans réelle confrontation entre elles.

Ce chapitre aura été l'occasion de faire un court bilan des connaissances en matière de prédation et de consommation par des prédateurs non humains et de dresser une première grille synthétisant les données propres aux principales familles de carnivores (Tableau 3). S'il existe de nombreux caractères communs, le taux de fragmentation osseuse, en rapport avec le type de dentition et la taille des proies, apparaît comme un élément significatif d'une « signature taphonomique ». Par ailleurs, la digestion osseuse (os ingérés et dissous), participe à la discrimination du rôle de l'hyène par rapport aux autres carnivores chez lesquels ces éléments sont rares ou absents. Les analyses taphonomiques (fossile et moderne) prenant en compte l'éco-éthologie des espèces, l'écomorphologie (adaptation fonctionnelle dans l'acquisition et la consommation de proies) et la reconnaissance des contextes (topographique, climatique, écosystémique) sont de facteurs à considérer pour, à terme, mieux définir l'impact des différentes espèces prédatrices sur les ensembles osseux fossiles. Ces connaissances sont essentielles pour envisager les interactions entre groupes humains et les carnivores au cours

du temps, et leurs importances dans les mécanismes évolutifs et comportementaux propres de la lignée humaine.

Tableau 3 – Synthèse des critères taphonomiques retenus définissant l'impact de chaque grand prédateur (hyénidés modernes et fossiles, canidés, félidés, ursidés).

		Hyènes fossiles	Hyènes modernes		Autres prédateurs		
			C. crocuta	*H. hyaena / P. brunnea*	Felidé	Canidé	Ursidé
Contexte	Fonction	Repaire	Kill site / Feeding place	Repaire	Scavenging site	Kill site repaire	Grotte à ours
	Mode	Chasse Charognage	Chasse Charognage	Charognage	Charognage	Chasse	Charognage
Proie	Taille	Moyen + Grand	Moyen		Grand	Moyen + Grand	Grand
	Age	Adult dominant	Toutes classes		Juvénile / Adulte	Sub-adulte / Adulte	Adulte +
	Distrib. squel.	Appendiculaire (moyen/grand)	Kill site : variable Repaire : appendiculaire +		Sub-complet	Axial + appendiculaire	Sub-complet
Taphonomie	Séq. de conso.	Séquence de consommation commune : os complet > éclat diaphysaires Morphotypes osseux similaires					
	Traces	Diversité des altérations			Puncture Pitting	Pitting Scores	Puncture Scores
	Os digérés	Régurgitation Coprocénose	Régurgitation	N/A	N/A	Rare (NRD)	N/A
Os longs	Fragmentation	Forte	Moyenne	Forte	Moyenne	Faible	Faible
	Portion	Eclat diaph. Cylindre	Ext. + diaph. Cylindre	Eclat diaph.	Ext. + diaph.	Complet Cylindre	Complet Cylindre

Remerciements

Nos remerciements vont en premier lieu à J.-Ph. Brugal pour nous avoir invité à participer à cet ouvrage ainsi que pour l'ensemble des discussions et échanges qui ont largement enrichie nos connaissances de la taphonomie et de la prédation. Nous adressons notre gratitude à MM. Ph. Fosse et M. Philippe pour nos échanges sur les ursidés. Nous remercions ici les différentes institutions nous ayant autorisé et facilité l'accès aux collections dont ils ont la charge : M. P. Simon, conservateur, et M^{me} E. Rossoni-Notter du musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco ; M. A. Argant et M^{me} J. Argant, ainsi que l'ensemble de l'équipe des grottes d'Azé (Bourgogne) ; M. J.-F. Tournepiche, conservateur du musée des Beaux-Arts d'Angoulême ; M^{me} E. Crégut-Bonnoure, conservatrice du musée municipal d'Histoire naturelle Esprit-Requien d'Avignon ; M. J. Detrey et l'ensemble de son équipe pour l'ensemble des travaux menés sur le site de Fouvent, ainsi qu'au Muséum d'histoire naturelle de Dijon et à l'ensemble de son équipe pour avoir facilité les démarches, l'accès et le prêt du matériel osseux de la collection 1842 de Fouvent.

Références

[1] P. Fosse, Le rôle de l'hyène dans la formation des assemblages osseux : 150 ans de controverses. Paleo n°7 (L'apport des anciens textes de préhistoire et de paléontologie du Quaternaire aux études taphonomiques actuelles). 49-84, 1995.

[2] J.-F. Tournepiche, Un néandertalien dévoré par des hyènes ? La grotte de Rochelot (Saint-Amand de Bonnieure, Charente). Paléo. 6, 319-321, 1994.

[3] J.-F. Tournepiche, Les grands mammifères pléistocènes de Poitou-Charente. Paléo. 8, 109-141, 1996

[4] M. Philippe, P. Fosse, La faune de la grotte Chauvet (Vallon-Pont-d'Arc) : présentation préliminaire paléontologique et taphonomique. Paléo. 15, 123-140, 2003.

[5] W. Buckland, Account of an Assemblage of Fossil Teeth and Bones of Elephant, Rhinoceros, Hippopotamus, Bear, Tiger, and Hyaena, and Sixteen Other Animals ; Discovered in a Cave at Kirkdale, Yorkshire, in the Year 1821 : With a Comparative View of Five Similar Caverns in Various Parts of England, and Others on the Continent. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 112, 171-236, 1822.

[6] P. Tournal, Considérations générales sur le phénomène des cavernes à ossemens. Annales de Chimie et de Physique. LII, 161-181, 1833.

[7] P. C. Schmerling, Recherches sur les ossements fossiles découverts dans les cavernes de la province de Liège. Liège, 166 pages, 1833.

[8] M. de Serres, Essai sur les Cavernes à ossemens et sur les causes qui les y ont accumulés. Montpellier : 275 pages, 1836.

[9] L. Nodot, Une visite à la grotte de Fouvent (Haute-Saône) : ossements fossiles et débris de l'industrie humaine. Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences. 2ème Série, t.VII, 113-142, 1858.

[10] Rouquette, Lettre de M. l'abbé Rouquette à M. Cérès, sur la grotte de Peyre. Procès-Verbaux des Séances de la Société des Lettres, Sciences et Arts de l'Aveyron. t.VI, du 1er Juillet 1866 au 8 mai 1868, 152-155, 1867.

[11] W. B. Dawkins, On the Mammalia and Traces of Man Found in the Robin Hood Cave. The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland. 6, 95-97, 1877.

[12] H. Zapfe, Die Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyänen. Die urgeschichtliche Bedeutung der Lebensspuren knochenfressender Raubtiere. Forsch. u. Fortschr. 15, 269-270, 1939.

[13] H. Zapfe, Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyäne. Palaeobiologica. 7, 111-154, 1942.

[14] J. Brunner, Beobachtungen zu den Lebensspuren der Hyänen an den Knochen der Huftiere aus dem Unterpliozän von Pikermi. Palaeobiologica. 8, 120-126, 1944.

[15] E. Thenius, Hyänenfraßspuren aus dem Pleistozän von Kärnten. Ein Beitrag zur Frage der sog. "osteodontokeratischen Kultur" des Australopithecinen (Hominidae). Carinthia II, Naturwissenschaftlicher Verein fuer Kaernten. 88-101, 1961.

[16] R. Dart, The Myth of the Bone-Accumulating Hyena. American Anthropologist. 58(1), 40-62, 1956.

[17] R. Dart, The osteodontokeratic culture of Australopithecus prometheus. Transvaal Museum Memoirs. 10, 1-105, 1957.

[18] R. Dart, The Minimal Bone-Breccia Content of Makapansgat and the Australopithecine Predatory Habit. American Anthropologist. 6(5), 923-931, 1958.

[19] J. W. Kitching, Bone, tooth and horn tools of Palaeolithic Man, An account of the osteodontokeratic discoveries in Pin Hole Cave, Derbyshire. University Press, Manchester (UK). 55 pages, 1963.

[20] P. Wernert, Os rongés et brisés par les carnassiers. In : Wernert, P. (ed) Stratigraphie paléontologique et préhistorique des sédiments quaternaires d'Alsace, Achenheim. Université de Strasbourg, Strasbourg. 161-169, 1957.

[21] O. Mwebi, Comparative studies (anatomy, ethology, taphonomy) of two modern hyena species by the analysis of bone accumulation in dens from Kenya. Towards understanding human-carnivore conflict. PhD, Aix-Marseille Université. 2013

[22] A. J. Sutcliffe, Spotted Hyaena : Crusher, Gnawer, Digester and Collector of Bones. Nature. 227, 1110-1113, 1970.

[23] J. D. Skinner, S. Davis, G. Ilani, Bone collecting by striped hyaenas, Hyaena hyaena, in Israel. Paleontologia Africana. 23, 99-104, 1980.

[24] H. T. Bunn, Comparative analysis of modern bone assemblages from a San hunter-gathere camp in the Kalahari Desert, Botswana, and from a spotted hyaena den near Nairobi, Kenya. In : Clutton-Brock, J., Grigson, C. (Ed.) – Animals and Archaeology : 1. Hunters and their Prey. 143-148, 1983.

[25] C. K. Brain, The hunters or the hunted ? An introduction to African cave taphonomy. Chicago. 1981.

[26] L. R. Binford, Bones : Ancient men and modern myths. Academic Press, New York. 319 pages, 1981.

[27] P. Fosse, Taphonomie Paléolithique : Les grands mammifères de Soleilhac (Haute-Loire) et de Lunel-Viel 1 (Hérault). Laboratoire d'Anthropologie et de Préhistoire des Pays de la Méditerranée Occidentale Laboratoire de Géologie du Quaternaire. Université de Provence - Aix-Marseille I. 318 pages, 1994.

[28] K. Cruz-Uribe, Distinguishing Hyena from Hominid Bone Accumulations. Journal of Field Archaeology. 18(4), 467-486, 1991.

[29] J.-B. Fourvel, Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leurs assemblages osseux. Toulouse, Université de Toulouse Le Mirail. Thèse de Doctorat : 609 pages, 2012.

[30] J.-P. Brugal, P. Fosse, J.-L. Guadelli, Comparative study of bones assemblages made by recent and plio-pleistocene Hyaenids (Hyaena, Crocuta). Proceedings of the 1993 Bone Modification Conference (Hot Springs, South Dakota), dir. L. A. Hannus, R. P. Winham, Archeology Lab., Augustana College. occ.publ. 1, 158-187, 1997.

[31] P. Fosse, F. Laudet, N. Selva, A. Wajrak, Premières observations néotaphonomiques sur les assemblages osseux de Bialowieza (N.-E. Pologne) : intérêts pour les gisements pléistocènes d'Europe. Paléo. 16, 91-116, 2004.

[32] J.-B. Fourvel, P. Fosse, P. Fernandez, P.-O. Antoine, La grotte de Fouvent, dit l'Abri Cuvier (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France) : analyse taphonomique d'un repaire du Pléistocène supérieur (OIS3). Paléo. 25, 79-99, 2014.

[33] J.-B. Fourvel, N. Lateur, M. Philippe, L'hyène des cavernes : un carnivore emblématique des gorges de l'Ardèche. Ardèche Archéologie. 33, 3-10, 2016.

[34] A. Argant, Les sites paléontologiques du Pléistocène moyen en Mâconnais. Bulletin de la Société préhistorique française. 97(4), 609-623, 2000.

[35] R. Rabal-Garcés, G. Cuenca-Bescós, J. I. Canudo, T. De Torres, Was the European cave bear an occasional scavenger ? Lethaia. 45, 96-108, 2012.

[36] J.-B. Fourvel, P. Fosse, J.- P., Brugal, E. Crégut-Bonnoure, L. Slimak, J.-F. Tournepiche, Characterization of bear remains consumption by Pleistocene large carnivores (Felidae, Hyaenidae, Canidae). Quaternary International. 339-340, 232-244, 2014.

[37] V. Sauqué, R. Rabal Garcés, C. Sola-Alamgro, G. Cuenca Bescos, Bone accumulation by Leopards in the Late Pleistocene in the Moncayo Massif (Zaragoza, NE Spain). PloS ONE. 9(3), 1-23, 2014.

[38] L. R. Binford, Etude taphonomique des restes fauniques de la Grotte Vauffrey, couche VIII. Ed. J. P. Rigaud, La Grotte Vauffrey, paléoenvironnement, chronologie, activités humaines. Mémoire de la Société préhistorique française. 8, 535-563, 1988.

[39] 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 Cave of Noisetier Cave (French Pyrenees). Journal of Taphonomy. 10(3-4), 317-347, 2012.

[40] M.-H. Moncel, J.-P. Brugal, A. Prucca, G. Lhomme, Mixed occupation during the Middle Palaeolithic : Case study of a small pit-cave-site of Les Pêcheurs (Ardèche, south-eastern France). Journal of Anthropological Archaeology. 27, 382-398, 2008.

[41] J.-C. Castel, Le role des petits carnivores dans la constitution et l'évolution des ensembles archéologiques du Paléolithique supérieur. L'exemple du Solutréen de Combe Saunière, Dordogne, France. Anthropozoologica. 29, 33-54, 1999.

[42] F.-X. Chauvière, J.-C. Castel, Le statut du renard à Combe Saunière (Sarliac-sur-l'Isle, Dordogne) et dans le Solutréen de l'Est aquitain. Eds J.-P. Brugal & J. Desse, Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires. XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. Editions APDCA, Antibes : 137-150, 2004.

[43] E. Crégut-Bonnoure, P. Fosse, Holocene Brown Bears (Ursus arctos L.) in natural traps : exceptional sites of Mont Ventoux (Vaucluse, France). Cadernos. 26, 325-340, 2001.

[44] J.-C. Castel, M.-P. Coumont, M. Boudadi-Maligne, A. Prucca, Rôle et origine des grands carnivores dans les accumulations naturelles. Le cas des loups (Canis lupus) de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France). Revue de Paléobiologie. 29(2), 411-425, 2010.

[45] M.-P. Coumont, J.-P. Brugal, J.-C. Castel, S. Costamagno, J. Jaubert, V. Mourre, Les avens-pièges à faible indice de fréquentations humaines : caractérisation paléoécologique, taphonomique et anthropologique. In Modalité d'occupation et exploitation des milieux au Paléolithique dans le Sud-Ouest de la France : l'exemple du Quercy. Dir. M. Jarry, J.-P. Brugal, C. Ferrier (Actes de la session C67, XVème Congrès mondial de l'UISPP, Lisbonne, sept. 2006), Paléo. Supplément n°4, 181-196, 2013.

[46] R.-D. Kahlke, Untermassfeld. A late Early Pleistocene (Epivillafranchian) fossil site near Meiningen (Thuringia, Germany) and its position in the development of the European mammal fauna. Bar International Series. 1578, 141 pages, 2006.

[48] E. Tsoukala, M.-F. Bonifay, The Early Pleistocene Carnivores (Mammalia) from Ceyssaguet (Haute-Loire). Paléo. 16, 193-242, 2004.

[47] A. Arribas, P. Palmqvist, Taphonomy and Plaeoecology of an Assemblage of Large Mammals : Pleistocene Site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). Geobios. 31(3), 3-47, 1998

[49] P. Fosse, J.-B. Fourvel, S. Madeleine, G. Avery, Hyaena (Pachycrocuta, Crocuta) as a significant predator and/or scavenger on Pleistocene megaherbivores (Elephantidae, Rhinocerotidae, Hippopotamidae) : taphonomic considerations from some French Pleistocene sites. The World of Mammoths : Vth International Conference on Mammoths and their Relatives. From The Pliocene to Present-Day : Biotopes, Evolution and Human Impact, Le Puy-en-Velay, 30/08-4/09/2010. Abstract. 2010.

[50] J.-B. Fourvel, P. Fosse, J.-P. Brugal, J.-F. Tournepiche, E. Crégut-Bonnoure, Consumption of Ungulate Long Bones by Pleistocene Hyaenas : a Comparative Study. Journal of Taphonomy. 10(3-4), 249-276, 2012.

[51] A. Turner, M. Anton, The Giant Hyaena *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). Geobios. 29(4), 455-468, 1996.

[52] P. Palmqvist, B. Martinez-Navarro, A. Arribas, Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. Paleobiology. 22(4), 514-534, 1996.

[53] P. Palmqvist, B. Martinez-Navarro, J. A. Pérez-Claros, V. Torregrosa, B. Figueirido, J. M. Jiménez-Arenac, M. Patrocinio Espigares, S. Ros-Montoya, M. De Renzi, The giant hyena Pachycrocuta brevirostris : Modelling the bone-cracking behavior of an extinct carnivore. Quaternary International. 243, 61-79, 2011.

[54] A. Echassoux, Etude taphonomique, paléoécologique et archéozoologique des faunes de grands mammifères de la seconde moitié du Pléistocène inférieur de la Grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). L'Anthropologie. 108, 11-53, 2004.

[55] P.-E. Moullé, J. Tréguier, Comparaison des dents déciduales de Pachycrocuta brevirostris et de Crocuta crocuta spelaea. Bull. Mus. Anthropol. préhist. Monaco. 46, 21-34, 2006.

[56] P.-E. Moullé, F. Lacombat, A. Echassoux, Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe. L'anthropologie. 110, 837-849, 2006

[57] J.-P. Brugal, P. Fosse, Carnivores et Hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. Revue de Paléobiologie. 23(2), 575-595, 2004.

[58] N. R. Larkin, J. Alexander, M. D. Lewis, Using Experimental Studies of Recent Faecal Material to Examine Hyaena Coprolites from the West Runton Freshwater Bed, Norfolk, U.K. Journal of Archaeological Science. 27, 19-31, 2000.

[59] J.-P. Brugal, Carnivores pléistocènes (Hyénidés, Canidés, Félidés) dans les grottes du Portugal. in : Actas de 1a Reunión cientifica sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnivoros) en los yacimientos arqueológicos de la Peninsula Ibérica. Zona Arqueológica. vol. 13, 92-106, 2010.

[60] M. Sanz, J. Daura, N. Egûez, J.-P. Brugal, Not only hyenids : a multi-scale analysis of Upper Pleistocene carnivore coprolites in Cova del Coll Verdaguer (NE Iberian Peninsula), Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, doi : 10.1016/j.palaeo.2015.11.047. 2015

[61] M. Esteban-Nadal, I. Caceres, 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.

[62] M. Esteban-Nadal, Can Archaeozoology and Taphonomy contribute to knowledge of the feeding habits of the Iberian wolf ? Journal of Archaeological Science. 39(10), 3208-3216, 2012.

[63] M. C. Stiner, N. D. Munro, M. Sanz, Carcass damage and digested bone from mountain lions (Felis concolor) : implications for carcass persistence on landscapes as a function of prey age. Journal of Archaeological Science. 39(4), 896-907, 2012.

[64] G. Haynes, Prey bones and predators : Potential ecologic information from analysis of bone sites. Ossa. 7, 75-97, 1980.

[65] W. E. Klippel, L. M. Snyder, P. W. Parmalee, Taphonomy and archaeologically recovered mammal bone from southeast Missouri. J. Ethnobiol. 7(2), 155-169, 1987.

[66] A. Prucca, « Caractérisation de l'impact des loups sur des ossements d'herbivores (cerf de virgine, orignaux, bisons) : Etude des modifications infligées par des loups captifs et sauvages nord-américains ». UFR civilisations et Humanité, Université de Provence, Aix-en-Provence. 135 pages, 2003.

[67] A. Prucca, Tanières et sites de rendez-vous : exploitation temporaire de sites d'habitat par Canis lupus. Eds J.-P. Brugal, A. Gardeisen, A. Zucker. Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes. 97-112 : 2011.

[68] P. Fosse, G. Avery, N. Selva, W. Smietana, H. Okarma, A. Wajrak, J.-B. Fourvel, S. Madelaine, Taphonomie comparée des os longs d'ongulés dévorés par les grands prédateurs modernes d'Europe et d'Afrique (C. lupus, P. brunnea). Eds J.-P. Brugal, A. Gardeisen, A. Zucker. Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes. 127-156 : 2011.

[69] G. Haynes, A Guide for Differentiating Mammalian Carnivore Taxa Responsible for Gnaw Damage to Herbivore Limb Bones. Paleobiology. 9(2), 164-172, 1983.

[70] P. Fosse, N. Selva, W. Smietana, H. Okarma, A. Wajrak, J.-B. Fourvel, S. Madelaine, M. Esteban-Nadal, I. Caceres, 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), 205-226, 2012.

[71] W. von Koenigswald, P. M. Sander, M. Walders, Jungpleistozäne Tierfährten aus der Emscher - Niederterrasse von Bottrop-Welheim. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A). 27, 5-50, 1995.

[72] R. Ballésio, M. Philippe, Les canidés pléistocènes de La Balme à Collomb (Commune d'Entremont-le-Vieux, Savoie). Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon. 33, 47-68, 1995.

[73] A. Turner, « The palaeoeconomy of British upper Pleistocene large predators and their preys ». Unversity of Sheffield. 1981.

[74] M. F. Blasco Sancho, Hombres, Fieras y Presas. Estudio arqueozoologico y tafonomico del yacimiento del Paleolitico Medio de la Cueva de Gabasa I (Huesca). Monografias Arqueologicas. 38, 1-205, 1995.

[75] M. C. Stiner, Overlapping Species "Choice" by Italian Upper Pleistocene Predators. Current Anthropology. 33(4), 433-451, 1992.

[76] M. C. Stiner, Comparative ecology and taphonomy of spotted hyenas, humans, and wolves in Pleistocene Italy. Revue de Paléobiologie 23(2), 771-785, 2004.

[77] J.-P. Raynal, F.-Z. Sbihi-Alaoui, A. Mohib, M. El Graoui, D. Lefèvre, J.-P. Texier, D. Geraads, J.-J. Hublin, T. Smith, P. Tafforeau, M. Zouak, R. Grün, E. J. Rhodes, S. Eggins, C. Deaujard, P. Fernandes, R. Gallotti, S. Hossini, A. Queffelec, Hominid Cave at Thomas Quarry I (Casablanca, Morocco) : Recent findings and their context. Quaternary International. 223-224, 369-382, 2010.

[78] D. K. Grayson, F. Delpech, The Evidence for Middle Palaeolithic Scavenging from Couche VIII, Grotte Vaufrey (Dordogne, France). Journal of Archaeological Science. 21, 359-375, 1994.

[79] D. Geraads, La grande faune associée aux derniers Néandertaliens de Zafarraya (Andalousie, Espagne) : systématique et essai d'interprétation. Compte Rendu de l'Académie des Sciences. 325, 725-731, 1997.

[80] C. Barroso Ruiz, « El Pleistoceno Superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya ». Arqueología Monografías, 15. Junta de Andalucía., Sevilla : 520 pages, 2003.

[81] M. Boule, L. de Villeneuve, La grotte de l'Observatoire à Monaco. Archives de l'Institut de Paléontologie humaine, Fondation Albert 1er de Monaco, Mémoire 1, Masson et Cie Editeurs, Paris. 113 pages, 1927.

[82] J.-P. Brugal, J.-B. Fourvel, P. Fosse, Premières observations sur les guildes de carnivores de la grotte de l'Observatoire (Principauté de Monaco). Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco. A paraître.

[83] J. Yravedra, M. Andrés, M. Dominguez-Rodrigo, A taphonomic study of the African wild dog (Lycaon pictus). Archaeol Anthropol Sci. 6, 113-124, 2014.

[84] H. Hemmer, Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermassfeld. Ed. R.-D. Kahlke. Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Bonn, Römisch-Germanisches Zentralmuseum. 3, 699-782, 2001.

[85] A. Arribas, P. Palmqvist, On the Ecological Connection Between Sabre-tooths and Hominids : Faunal Dispersal Events in the Lower Pleistocene and a Review of the Evidence for the First Human Arrival in Europe. Journal of Achaeological Science. 26, 571-585, 1999.

[86] M. E. Lewis, L. Werdelin, Chapter 2 : Carnivoron Dispersal Out of Africa During the Early Pleistocene : Relevance for Hominins ? Eds J.G. Fleage *et al.* Out of Africa I : The First Hominin Colonization of Eurasia, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology : 13-26, 2010.

[87] D. De Ruiter, L. R. Berger, Leopards as Taphonomic Agents in Dolomitic Caves-Implications for Bone Accumulations in the Hominid-bearing Deposits of South Africa. Journal of Archaeological Science. 27, 665-684, 2000.

[88] P. R. K. Richardson, Carnivore Damage to Antelope Bones and its Archaeological Implications. Palaeont. Afr. 23, 109-125, 1980.

[89] M. Dominguez-Rodrigo, Flesh avaibility and bone modifications in carcasses consumed by lions : palaeoecological relevance in hominid foraging patterns. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 149, 373-388, 1999.

[90] M. Dominguez-Rodrigo, Hungry Lions. Journal of Taphonomy. (1), 67, 2003.

[91] M. C. Arriaza, M. Dominguez-Rodrigo, J. Yravedra, E. Baquedano, Lions as Bone Accumulators ? Paleontological and Ecological Implications of a Modern Bone Assemblage from Olduvai Gorge. PLoS ONE 11 (5) : e0153797. doi :10.1371/journal.pone.0153797. 2016.

[92] A. Gidna, J. Yravedra, M. Dominguez-Rodrigo, A cautionary note on the use of captive carnivores to model wild predator behavior : a comparison of bone modification patterns on long bones by captive and wild lions. Journal of Archaeological Science. 40, 1903-1910, 2013.

[93] T. R. Pickering, M. Dominguez-Rodrigo, C. P. Egeland, C. K. Brain, Beyond leopards : tooth marks and the contribution of multiple carnivore taxa to the accumulation of the Swartkrans Member 3 fossil assemblage. Journal of Human Evolution. 46, 595-604, 2004.

[94] L. Chaix, J. Desse, Les Bouquetins de l'Observatoire (Monaco) et de Baoussé-Roussé (Grimaldi, Italie). Première partie : cranium, atlas, epistropheus. Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco. 26, 41-74, 1982.

[95] J. Desse, L. Chaix, Les bouquetins de l'Observatoire (Monaco) et des Baoussé - Roussé (Grimaldi, Italie). - Seconde partie : métapodes et phalanges. Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco. 27, 21-49, 1983.

[96] J. Desse, L. Chaix, Les bouquetins de l'Observatoire (Monaco) et des Baoussé - Roussé (Grimaldi, Italie). - Troisième partie : stylopode, zeugopode, calcaneus, talus. Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco. 34, 51-73, 1991.

[97] K. J. Carlson, T. R. Pickering, Intrinsic qualities of primate bones as predictors of skeletal element representation in modern and fossil carnivore feeding assemblages. Journal of Human Evolution. 44, 431-450, 2003.

[98] T. R. Pickering, K. J. Carlson, Baboon taphonomy and its relevence to the investigation of large felid involvement in human forensic cases. Forensic Science International. 144, 37-44, 2004.

[99] T. R. Pickering, J. L. Heaton, S. E. Zwodeski, K. Kuman, Taphonomy of Bones from Baboons Killed and Eaten by Wild Leopards in Mapungubwe National Park, South Africa. Journal of Taphonomy. 9(2), 117-159, 2011.

[100] L. A. Borrero, F. M. Martin, J. Vargas, Tafonomia de la interaccion entre pumas y guanacos en el Parque Nacional Torres del Paine, Chile. Magallania. 33(1), 95-114, 2005

[101] A. Argant, Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France). Geobios. 37, 133-182, 2004.

[102] L. Hunter, P. Barrett, Guide des Carnivores du monde. Delachaux et Niestlé SA, Paris. 240 pages, 2012.

[103] R. Tumilson, Felis lynx. Mammalian Species. 269, 1-8, 1987.

[104] J.-M. Gil-Sánchez, E. Ballesteros-Duperón, J. F. Bueno-Segura, Feeding ecology of the Iberian lynx Lynx pardinus in eastern Sierra Morena (Southern Spain). Acta Theriologica. 51, 85–90, 2006.

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

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

[107] T. Aubry, J.-P. Brugal, F.-X. Chauvière, I. Figueiral, M. H. Moura, H. Plisson, Modalités d'occupations au Paléolithique supérieur dans la grotte de Buraca Escura (Redinha, Pombal, Portugal). Revista Portuguesa de Arqueologia. 4(2), 19-46, 2001.

[108] C. Diedrich, Ice age spotted hyenas ? Hunting or only scavenging the cave bear Ursus spelaeus Rosenmüller at the ice age spotted hyena open air den and prey deposit sit Bad Wildungen-Biedensteg (Hessia, Germany). Scientific Annals, School of Geology Aristote University of Thessaloniki (AUTH). 98, 193-199, 2006.

[109] C. Diedrich, Cave bear killers, scavengers between the Scandinavian and Alpine ice shileds - the last hyenas and cave bears in antagonism - and the reason why cave bears hibernated deeply in caves. Stalactite. 58(2), 53-63, 2008.

[110] C. Diedrich, Late Pleistocene Panthera leo spelaea (Goldfuss, 1810) skeletons from the Czech Republic (Central Europe) ; their pathological cranial features and injuries resulting from intraspecific fights, conflicts with hyenas, and attacks on cave bears. Bulletin of Geosciences. 86(4), 817-840, 2011.

[111] S. Lolliot, M. Philippe, Note préliminaire sur les traces de charognage affectant les ossements d'ours des cavernes, Ursus spelaeus, de la Balme à Collomb (Entremont-Le-Vieux, Savoie) ; en exemple : le cas des fémurs. Actes du 9e Symposium international sur l'ours des cavernes. Cahiers Scientifiques. Hors Série n°2, 115-120, 2004.

[112] N. Cavanhié, L'Ours qui a vu l'Homme ? Etude archéozoologique et taphonomique du site paléolithique moyen de Regourdou (Montignac, Dordogne, France). Paléo. 21, 39-64, 2009-2010.

[113] P. Fosse, M. Philippe, La faune de la grotte Chauvet : paléobiologie et anthropozoologie. Bulletin de la Société Préhistorique Française Travaux. 6, 89-102, 2005.

[114] E. Crégut-Bonnoure, A. Argant, J. Argant, B. Ayache-Donat, D. Billiou, H. Bocherens, C. Boucher, J. Buisson-Catil, E. Debard, P. Fosse, C. Hanni, F. Laudet, C. Mourer-Chauviré, P. Mein, C. Oberlin, L. Orlando, M. Philippe, J. Quilès, M. Thinon, Les cavités karstiques du Mont Ventoux (Vaucluse, France) : des ours brun (Ursus arctos L.) et des milieux d'altitude à l'Holocène. Proceedings of the 10th International Cave Bear Symposium, Mas d'Azil (Ariège, France). 2005.

[115] R. Rabal-Garcés, G. Cuenca-Bescós, Tafonomía del Yacimiento de Osos de las cavernas de Coro Trocito (Tella, Huesca, España). Paleolusitana. I, 397-402, 2009.

[116] R. Rabal Garcés, « Estudio paleontologico de Ursus spelaeus Rosenmüller, 1794 del Pleistoceno Superior de Coro Tracito (Tella, Huesca, Espana »). Universidad de Zaragoza. Tesis Doctoral. 533 pages, 2013.

[117] H. Bocherens, M. Fizet, A. Mariotti, Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry : implications for Pleistocene bears. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,. 107, 213-225, 1994.

[118] H. Bocherens, N. J. Conard, M. Germonpré, M. Hofreiter, S. Münzel, E. Stephan, T. Tütken, Isotopic biogeochemistry and the evolution of cave bear ecology during Marine Oxygen Istopic Stage 3 in Western and Central Europe. Proceedings of the 13th International Cave Bear Symphosium, September 20-24 2007, Brno, Scripta Fac Sci Nat Univ Masaryk Brun. 35, 103-106, 2007.

[119] H. Bocherens, M. Stiller, K. A. Hobson, M. Pacher, G. Rabeder, J. A. Burns, T. Tütken, M. Hofreiter, Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (Ursus spelaeus and Ursus ingressus) and brown bear (Ursus arctos) from Austria : Isotopic evidence from fossil bones. Quaternary International. 245, 238-248, 2011.

[120] R. Musil, Der Höhlenbär. Weimar. 3 vol., 1980.