Comportements de subsistance des hominines au Pléistocène en Afrique et en Europe

Jean-Philip Brugal[1], Olivier Bignon-Lau[2], Camille Daujeard[3], Pierre Magniez[1], Anne-Marie Moigne[3]

[1] Aix-Marseille Université – CNRS – ministère de la Culture et de la Communication, UMR 7269 LAMPEA, Aix-en-Provence

[2] UMR 7041 ArScAn, Nanterre – CNRS

[3] UMR 7194 HNHP, Paris – Muséum national d'Histoire naturelle, Paris – CNRS – Université de Perpignan, IPH

1 Introduction

De nombreuses espèces sont des mangeurs de viande ou d'os, et certaines d'entre elles ont la capacité de tuer, collecter, transporter ou modifier les ossements de leurs proies. Ils sont parfois accumulés, en grand nombre, dans des lieux plus ou moins spécialisés en terme de reproduction, soins aux petits, consommation et partage de ressources, caches, refuges... Ce sont aussi des lieux d'interactions sociales et de pratiques communautaires importantes.

Parmi ces animaux, les carnassiers et les rapaces, mais aussi des rongeurs (porc-épic) ou autres primates [1] montrent de tels comportements, en particulier pour les carnivores sociaux tels que lion, hyène, chien sauvage, loup... considérés comme des « *top-predators* » dans leur milieu. Il en est de même de l'homme qui a peu à peu, au cours de son évolution, intégré une part carnée de plus en plus importante dans son régime alimentaire.

Qu'est-ce qui distingue les espèces carnivores (*i.e.* mangeur-de-viande) entre elles, et comment l'Homme a développé ses capacités dans une nouvelle 'niche écologique' parmi cette guilde de prédateurs ? Quelles sont les stratégies d'acquisition et de consommation des proies, leur sélection et l'importance du transport vers des sites focalisés, voire spécialisés ? Quel est le degré de compétition interspécifique dans cette

recherche de nourriture ? Comment les hommes ont structuré, en fonction des territoires et des ressources, leurs modes de vie et leurs innovations techniques ?

Les sites archéologiques, en cavités ou en plein-air (souvent en bordure de rivière ou de lac)), recèlent des assemblages composés d'industries sur pierre et, si les conditions taphonomiques le permettent, de restes fossiles de vertébrés ; l'ensemble pouvant présenter une structuration spatiale, avec pour les périodes les plus récentes, l'existence de foyers et de zones de concentration préférentielle résultant de la gestion des activités quotidiennes. Les études complémentaires en paléontologie, taphonomie et archéozoologie sont alors nécessaires pour identifier plus précisément l'origine de ces accumulations et mieux déterminer les pratiques socio-économiques des espèces humaines qui se sont succédées depuis plus de 3 millions d'années (Ma).

L'apport des études taphonomiques dans l'appréhension de ces accumulations est primordial, permettant d'identifier et de préciser les comportements propres à notre lignée. Dans les chapitres qui suivent, quelques illustrations de ces problématiques seront présentées dans le cadre chronoclimatique du Pléistocène (Paléolithique), depuis le plus ancien en Afrique, jusqu'au plus récent en Europe.

2 Hominines du Plio-Pléistocène d'Afrique (J.-Ph. B.)

Les plus anciens hominines se trouvent en Afrique avec une grande diversité de taxons : depuis le genre *Ardipithecus* (5 Ma), jusqu'aux genres *Australopithecus*, *Paranthropus*, *Kenyanthropus* à partir de 4 Ma... et *Homo*. Le plus vieux représentant de notre genre provient d'un site éthiopien daté de 2,8 Ma [2] et seule une poignée de sites archéologiques sont datés de plus de 2 Ma en Éthiopie et au Kenya en particulier [3]. Le plus vieux site livrant des outillages en pierre est daté de près de 3,3 Ma dans la région de l'Ouest Turkana, au Nord Kenya [4]. Appelée Lomekwien, cette culture précède celles de l'Oldowayen (2,6-1,8 Ma) suivie par l'Acheuléen (e. 1,8 Ma).

L'acquisition et la consommation de produits carnés, ou carnivorie, sont des facteurs cruciaux dans l'évolution humaine. Ils ont entraîné d'importantes adaptations physiologiques, métaboliques, morphologiques, écologiques et éthologiques. Il est donc essentiel d'en connaître l'origine et l'apport des études taphonomiques dans la formation des concentrations fossiles et leurs associations avec des restes humains et/ou des artefacts lithiques a été fondamental (par ex. pour historique : travaux de Henri-Martin, Breuil, Pei, Hughes *in* [5]).

Suite au débat sur l'origine des dépôts fossilifères dans les grottes d'Afrique du Sud, et du rôle des australopithèques dans ceux-ci, l'analyse taphonomique détaillée des ensembles osseux (fractures, traces, etc.) a permis de meilleures reconstitutions. Présenté à l'origine comme « l'Homme chasseur » tuant et accumulant les restes de ses proies, l'étude comparative de ces ensembles avec ceux d'autres carnivores a permis en fait de montrer qu'il s'agissait de l'inverse : les hominines ayant été les proies des léopards en particulier [6 : Figure 1]. Outre ce travail pionnier en taphonomie on peut également citer l'ouvrage de A. K. Behrensmeyer et A. P. Hill, au titre évocateur : *Fossils in the Making* [7]. Ces travaux, et beaucoup d'autres depuis, concernent les gisements plio-pléistocènes est- et sud-africains, complétés par l'établissement de ré-



Figure 1 – Calotte crânienne d'Australopithèque avec marques de léopard (modifié de [6]) ; l'écartement des canines du carnivore correspondant aux perforations visibles sur le crâne.

férentiels actuels, portant sur les milieux naturels ainsi que sur les sociétés humaines traditionnelles (ex. Nunamiuts, San, Hottentots, etc.). Ils ont démontré le rôle important joué par les prédateurs non-humains dans les accumulations osseuses, en cavités ou en plein-air, ainsi que celui des groupes humains, et participent au débat encore très actuel sur les modes d'acquisition de ressources carnées : collecte, chasse, charognage ?

Dans le contexte des gisements plio-pléistocène du rift est-africain, de nombreuses recherches ont été initiées à partir des sites archéologiques de plein-air de Tanzanie et du Kenya. Une typologie des gisements, fondée sur la variété et la densité des restes lithique et osseux, a été proposée [8, 9, 10 et voir 11,12], introduisant le concept de « *central-place foraging* » (lieu-focus de consommation). Cette typologie a depuis été largement complétée par des analyses taphonomiques plus précises sur les espèces exploitées (taille des proies, courbe de mortalité), les éléments osseux retrouvés (ex. os riche en viande comme le fémur *vs* os pauvre comme les métapodes) et leur degré de fracturation et de conservation différentielle, ou les marques laissées sur les os par des outils (tranchants) lithiques [*e.g.* 13]. Dans les écosystèmes plio-pléistocènes africains, la guilde des grands carnivores était très diversifiée, incluant les félidés

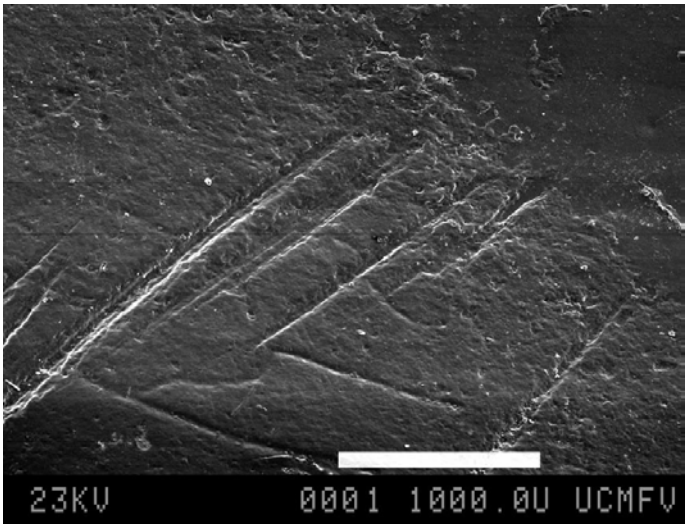


Figure 2 – Stries de découpe anthropique sur un os du site éthiopien de Gona, daté d'e. 2,6 Ma [15] (MEB macrophoto).

à dents de sabre, *Homotherium*, et leurs traces sur les ossements (rognage, sillons dentaires, impacts) doivent être considérées. Dans ce contexte, il est donc déterminant de connaître les paléoenvironnements climatiques et les conditions de dépôts.

Pour les périodes anciennes (avant 2 Ma), les comportements humains de subsistance sont encore mal documentés. Deux ossements trouvés en surface, datés à e. 3,4 Ma (Dikika, Éthiopie) porteraient des stries de découpe [14], ainsi que d'autres marques naturelles (piétinement). Des preuves plus évidentes proviennent des sites de Gona en Éthiopie, où, dès 2,6 Ma, des stries sur les ossements (Figure 2) apparaissent sans ambiguïté [15]. Les sites de Lokalalei de la formation de Nachukui (Ouest Turkana) sont datés entre 2,3-2,4 Ma et livrent également quelques indices d'exploitation de carcasses, en bordure de rivières ou de lacs [16]. Avec une faune très diversifiée (env. 55 taxa, dont des reptiles, oiseaux, rongeurs, carnivores, primates, équidés et de nombreuses antilopes [17, 18]), Lokalalei 1 (La1) correspond à une zone relativement boisée procurant ombre, protection, ressources végétales et eau potable, proche de plaines plus ouvertes. Si l'accumulation est en partie naturelle, d'autres agents biologiques sont impliqués. Quelques rares stries et actions sur les ossements de bovidés de taille 2 (ex. gazelle) et 3 (ex. gnou), mais aussi sur une carapace de tortue indiquent des activités opportunistes (charognage passif) de la part des groupes humains. On note aussi l'action réduite de carnivores prédateurs ayant détruit une partie des ossements. Pour ces périodes, la consommation de viande était encore très limitée, complétée par une part végétale probablement plus conséquente. À ce propos, le végétal ne se fossilisant que très exceptionnellement (biais taphonomique), la part des végétaux dans les diètes préhistoriques ne nous est connue que par des méthodes indirectes (biomécanique et micro-usure dentaire, géochimie, résidus).

Un autre exemple concerne le site oldowayen de Kanjera (Sud Kenya), daté d'e. 2 Ma, ayant livré des évidences d'une carnivorie déjà plus persistante [19]. Les groupes humains se sont succédés au cours du temps, à la même place, et ont chassé et consommé des petits ongulés, avec parfois des accès occasionnels à de plus grands gibiers (taille 3) par charognage. Non seulement la viande, mais d'autres produits étaient consommés (viscères, moelle, cervelle). Dans d'autres régions (Est Turkana), des indices d'un élargissement de la diète des hominines vers des petits animaux et des espèces aquatiques [20] ont été signalés.

Le complexe des gisements d'Olduvai (Tanzanie), découvert et fouillé d'abord par L. Leakey (à partir de 1931), reste emblématique des recherches en Afrique de l'Est, foisonnant d'analyses sur les paléoenvironnements, la taphonomie des sites et leurs interprétations palethnologiques (*e.g.*, [21, 22, 23, 24]). Le plus important, FLK22 (FLK Zinj, Bed I), daté de 1,8 Ma et localisé près d'un lac dans une zone avec des arbres et des buissons, proche de plaines, a livré une impressionnante accumulation osseuse et des artefacts lithiques. Les stries et les marques de percussion sont abondantes, y compris sur les os riches en viande (humérus, fémur), parfois associées à des marques de carnivores ou de crocodiles. Près de 14 espèces de toute taille (gazelle, impala, suidé, équidé, pachyderme) montrent des stries de boucherie [3]. Si la plupart des sites d'Olduvai ne sont que des associations fortuites d'outillages et d'ossements, FLK Zinj est une preuve forte d'un changement du rôle écologique des hommes, avec une plus forte probabilité pour une capacité de chasse, mais aussi de charognage plus actif (« *confrontational scavenging* ») [24].

Il s'agit là des premières étapes reconnues en Afrique de l'Est de l'émergence de la carnivorie chez les premiers hommes. Elles s'accompagnent de changements profonds qui se produisent alors, notamment dans la diversité des outillages lithiques mais aussi dans les relations d'ordre socio-écologiques qui, à terme, auront également des impacts sur la morphologie et la physiologie des hominines. Nous n'avons évoqué que l'Oldowayen, mais les sites de l'Acheuléen, très nombreux du Nord au Sud du continent, témoignent aussi du développement graduel des capacités cynégétiques des groupes humains, sans pour autant abandonner les pratiques de récupération plus opportunistes (charognage, collecte).

3 Hominines du Pléistocène d'Eurasie

3.1 Le Paléolithique inférieur (A.-M. M.)

À partir de 1,8 Ma, les outillages de pierre associés à des fossiles de grands mammifères deviennent plus abondants, en Afrique, comme on vient de le voir, mais également en Asie (ex. Longgupo en Chine [25] et aux portes de l'Europe (Dmanisi en Géorgie [26]). Il s'agit toujours de sites de plein-air et le plus souvent d'accumulations de type catastrophique (inondation, épisodes volcano-sédimentaires) indiquant que les hommes ont profité, comme les grands carnivores, d'amoncellements de carcasses. Les stries sur les ossements ainsi que la fracturation des diaphyses d'os long sont rares mais représentent les seules preuves d'activités humaines avec l'utilisation de galets aménagés (*pebble-tool*) ou éclats de taille associés.

À partir de 1,5 Ma jusqu'à 800 000 ans, plusieurs exemples de sites de boucherie sont observés en Europe occidentale (Espagne, Italie, Allemagne, France, [27, 28]) au sein d'accumulations d'origine fluviatile ou lacustre. Elles ressemblent beaucoup à celles décrites en Afrique (Kenya, Tanzanie). Les hommes s'installent en groupes familiaux, indiqués par la présence de dents de lait découvertes dans certains sites d'habitat (Barranco Leon, Sud Espagne). Ils débitent sur place les galets de rivière pour exploiter des carcasses de grands mammifères de taille moyenne à grande. Les rares stries de découpe sont décrites sur des ossements de cervidés, très abondants (*Cervus*, *Megaceroides*), de grands bovidés, d'hippopotames, assez abondants à ces périodes et de *Mammuthus meridionalis*. Tous ces ossements présentent aussi de nombreuses traces de grands carnivores dont les restes sont également présents dans ces ensembles fauniques (*Canis mosbachensis*, *Panthera gombaszogensis* et *Pachycrocuta brevirostris*).

Un deuxième type de site est, comme en Afrique, représenté par l'association de carcasses isolées de grands à très grands herbivores (éléphants, hippopotames) avec des outils lithiques, galets aménagés, grands éclats, débris de débitage, toujours d'origine locale ; ces lieux peuvent également livrer des coprolithes (= excrément fossile) de prédateurs non humains. Les Hommes profitent de carcasses mortes naturellement ou tuées par les grands carnivores (Fuente Nueva 3, Espagne, [29]). La question de la succession des intervenants sur ces sites se pose et nécessite une étude taphonomique précise, sur la nature des traces et leurs auteurs respectifs, en comparant aux référentiels expérimentaux. Les distributions spatiale et stratigraphique, et l'analyse géomorphologique de tels sites participent aux interprétations. Les résultats montrent que les carnivores ont souvent eu un accès primaire à la carcasse et qu'ils sont le plus souvent à l'origine de l'accumulation.

Les premières occupations en grottes sont connues en Europe de l'Ouest à cette période (ex. Atapuerca en Espagne [30], ou Le Vallonnet en France), et les hommes n'hésitent pas à s'introduire dans des cavités servant aussi de repaires aux grands carnivores (hyénidés, félidés et canidés). Les outils sont rares mais témoignent, comme la présence de restes humains ou de traces observées sur les os d'animaux, du passage furtif des hommes dans ces milieux. L'existence de ces gisements à faible indice de fréquentation humaine est alors posée [31], repaire de carnassiers mais aussi site de piégeage naturel d'herbivores comme dans les avens, témoignant d'un nouveau comportement de récupération de ressources animales. Cette stratégie va se poursuivre jusque durant le Paléolithique moyen.

En Eurasie, ce n'est qu'à partir de 800 000 ans que l'on peut observer dans plusieurs sites des accumulations attribuées en partie aux groupes humains. En effet, les espèces animales sont plus variées et leurs profils de mortalité ne correspondent pas à un profil type prédation de grand carnivores (jeunes et âgés) ni à des accumulations de type catastrophique (jeunes à âgés décroissants), et les sujets adultes sont alors plus abondants. Les éléments squelettiques sont sélectionnés, et les stries et la fracturation intentionnelle beaucoup plus nombreuses, tout comme la proportion de l'outillage lithique. Les restes humains sont parfois présents et peuvent montrer des traces de cannibalisme (stries de découpe) comme à Atapuerca (TD 6) en Espagne [32].



Figure 3 – Isernia La Pineta, Molise, Italie (détail d'un niveau riche en bisons, e. 700 ka). (Cliché A.-M. Moigne.)



Figure 4 – La Caune de l'Arago, Pyrénées Orientales, France (détail du niveau L, e. 550 ka). (Cliché A.-M. Moigne.)

Cette tendance se précise tant en grottes qu'en plein-air avec le phénomène acheuléen, en Asie (Yunxian, Zhoukoudian en Chine ; Ngebung, Sangiran en Indonésie [33]), au Proche-Orient (ex. Gesher Benot Ya'aqov en Israël [34]) et en Europe où les vestiges anthropiques peuvent être encore associés à des accumulations naturelles ou à des proies de grands carnivores (Cagny-L'Épinette, Orgnac3-c7, Isernia La Pineta [Figure 3], sites du Latium ; [35, 36]). Les traces sur les ossements sont abondantes, correspondant à du dépeçage, de la désarticulation avec une fracturation intentionnelle des os longs, des mandibules et des crânes. La recherche de diaphyses d'os longs et de défenses de proboscidiens est signalée, servant à préparer des outils comme les bifaces ou de grands éclats (ex. Fontana Ranuccio en Italie). On observe aussi des

traces sur les extrémités de pattes de carnivore (ours, lynx), démontrant l'exploitation de fourrures. Globalement, l'homme a un accès rapide (primaire) aux carcasses, pratiquant un charognage actif, avec peut-être des débuts de chasse.

Plusieurs sites indiquent en effet la chasse comme mode principal d'approvisionnement des groupes humains (La Caune de l'Arago [37] (Figure 4), Orgnac 3, Terra Amata). Les espèces animales sont choisies dans différents biotopes et les restes présents sur les sites démontrent des sélections par rapport au sexe et à l'âge, ou aux portions de carcasses. Les espèces-proies privilégiées sont les chevaux, les grands et petits bovidés (bison, aurochs, mouflon, thar), les cervidés (cerf, daim, ou renne). Les très grands herbivores (mammouth ou rhinocéros de prairie) sont présents mais considérés comme espèces complémentaires, c'est-à-dire peu ou pas chassées, plutôt recherchées et charognées pour des raisons dépassant le simple phénomène alimentaire. La proportion de carnivores sur ces sites est très faible. Le plus souvent les carcasses sont désarticulées et la fracturation des os est systématique, voire standardisée (récupération de la moelle). L'emplacement des sites est choisi en fonction de la matière première lithique disponible et de la situation du lieu pour l'approvisionnement en viande, alors crucial dans le contexte des grandes glaciations du Pléistocène moyen.

Les sites préhistoriques peuvent être classés selon la durée d'occupation et la saisonnalité déduite des jeunes animaux. En effet d'après le stade de remplacement dentaire des jeunes et le degré d'usure dentaire des adultes, il est possible d'évaluer la période de l'année durant laquelle tous ces animaux ont été transportés sur le site. Les résultats des analyses taphonomiques et l'étude archéozoologique croisés avec ceux des approvisionnements en roche (silex, quartz, quartzite...), qui peuvent être assez éloignés (40 km), permettent de préciser la fonction des sites : habitats semi-permanents, saisonniers, haltes de chasse ou atelier de taille (dans ces derniers les ossements sont généralement absents).

3.2 Le Paléolithique moyen d'Europe occidentale

3.2.1 Le Paléolithique moyen ancien (C. D.)

Le Paléolithique moyen ancien débute en Europe occidentale dans la seconde moitié du Pléistocène moyen, aux environs de 400 000 ans (il couvre les stades 11 à 6 dans la chronologie isotopique). Au cours de la première période, les hominines sont des *Homo heidelbergensis*, dont le fossile type a été découvert près de Heidelberg en Allemagne. Le site de la Sima de Los Huesos à Atapuerca en Espagne a livré de très nombreux restes humains de cette période (au moins 28 individus). Ces fossiles indiquent un degré d'encéphalisation qui a pu mener à la grande dextérité observée parmi les populations humaines du Paléolithique moyen, que ce soit dans la taille d'outils, la chasse ou encore dans le traitement boucher des carcasses [38, 39].

L'Europe du Nord connaît alors l'installation de la steppe à mammouth (*Mammuthus trongontherii*) favorable au développement de grands troupeaux d'herbivores [40]. Ce biome va perdurer jusqu'au Pléistocène supérieur (*cf. infra*). Les premières incursions des populations humaines en Europe du Nord ont été alors favorisées par la présence de ces nombreuses proies et par les niches écologiques laissées vacantes par les hyper-prédateurs. Félins à dent de sabre et hyènes géantes, pourvoyeurs de cha-

rognes, disparaissent en effet peu à peu pour laisser la place à d'autres carnivores plus « modernes », *i.e.* canidés et hyénidés proches des formes actuelles [41].

Cette période du Paléolithique moyen s'accompagne de nouveaux comportements qui vont contribuer à faciliter l'implantation humaine à la fois dans le Sud comme dans le Nord de l'Europe. Les groupes humains développent alors nettement leurs capacités cynégétiques, dans un cadre technique et coopératif maîtrisé. Les premières armes de chasse (épieux en bois) sont découvertes en Europe, à Schöningen en Allemagne [42], ou encore à Clacton-on-Sea en Grande-Bretagne [43], et sont datées entre 400 et 300 000 ans. Bien que la chasse aux grands herbivores ait été attestée dans des assemblages fauniques anciens d'Afrique de l'Est (*cf. supra*) ou du Levant (ex. Ubeidiya : [44]), les témoins de chasses sélectives et organisées se multiplient à partir de cette période en Europe, toujours en parallèle aux activités de charognage. En France, des séries lithiques évoquent la mise en place de nouvelles techniques de taille standardisées et prédéterminées (débitage Levallois) dès 350 000 ans (Orgnac3, c. 4 à 1 : [45] ; Sud-Ouest de la France : [46]). La domestication du feu, qui se généralise également entre 400 000 et 300 000 ans [47], permettra, grâce à la cuisson des aliments, un gain d'énergie considérable et de meilleurs moyens de défense face aux carnivores présents dans le territoire. En effet, à partir du stade isotopique 11 (env. 400 000 ans), la plupart des sites présentent des traces de chauffe sur les ossements. Plusieurs concentrations ont d'ailleurs été observées et étudiées lors de fouilles, sous forme de foyers ou de niveaux cendreux (Menez Dregan, Orgnac 3, Terra Amata, etc.). Ces gisements permettent d'envisager plus précisément la notion d'habitat. Les occupations humaines peuvent être assimilées à des campements structurés, le plus souvent réoccupés à plusieurs reprises pour des activités similaires, pouvant créer là aussi, selon la nature des sédiments, des palimpsestes.

À Biache-Saint-Vaast, dans le Nord de la France, aux environs de 250 000 ans, des prénéandertaliens ont chassé et exploité pour leur viande et leur peau l'ours brun de façon régulière, aux côtés de l'aurochs, du rhinocéros de prairie (*Dicerorhinus hemitoechus*), du cheval et du cerf [48]. Au Lazaret (Alpes-Maritimes), à la même période, ce sont les cerfs et les bouquetins qui ont été les proies préférentielles [49]. Dans le site de La Borde (Lot), les hommes ont tiré parti d'un ancien aven aujourd'hui comblé pour exploiter l'aurochs de façon organisée, rabattant des troupeaux vers ce piège naturel [50] ; ceci implique une réelle structuration sociale lors des événements cynégétiques, entre rabatteurs et chasseurs par exemple. Ils ont fait de même pour le Bison, comme à Coudoulous I (Lot) daté d'env. 160 000 ans [51]. Les hommes s'adaptent et orientent donc leurs stratégies selon les topographies et les environnements. Ils exploitent les espèces locales, qu'elles soient grégaires ou solitaires, grâce à diverses techniques de chasse (affût, poursuite, approche, battue, piégeage).

Les sites en grotte comme ceux de plein-air sont visités en alternance par les hommes et les carnivores. L'exemple des sites karstiques de Gran Dolina TD10-1 [52] et de Galeria [53] en Espagne ou de Payre dans le Sud-Est de la France [54, 55] attestent de cette proximité entre hommes et carnivores : utilisation alternée des sites comme lieu d'habitat, d'hivernation ou de repaire ; confrontation directe entre prédateurs ou charognage des restes abandonnés par les divers occupants [56]. Quelques ossements

présentent des indices encore plus directs de ces interactions. Des restes de lion des cavernes provenant de Gran Dolina TD10 témoignent de la récupération de la peau, de la viande et de la moelle par les hommes [57]. Au Lazaret, dans le Sud-Est de la France, une mandibule de lynx des cavernes montre des marques de dépouillement [58]. Enfin, plus au Nord, à Schöningen, un humérus d'*Homotherium* a été utilisé comme percuteur pour retoucher des tranchants d'outils lithiques [59].

Les herbivores de taille moyenne à grande (bisons, chevaux, cerfs, bouquetins, etc.) dominent les listes fauniques de cette période. Néanmoins les pachydermes constituent encore un apport important en protéines animales et en matière première (outils, percuteurs, etc.). Les sites du Latium en Italie ou d'Áridos, de Torralba et d'Ambrona en Espagne, datés entre 400 000 et 250 000 ans, ont livré d'importantes accumulations d'ossements d'éléphant (*Palaeoloxodon antiquus*) morts naturellement sur les rives d'anciens fleuves et exploités par les groupes humains [60-62]. L'exploitation de la mégafaune est également attestée dans des sites plus récents, à La Cotte Saint Brelade à Jersey pour le mammouth (*Mammuthus primigenius*) et le rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*) [63], ou encore à Payre pour les rhinocéros de Merck et de prairie (*D. mercki* et *D. hemitoechus*) [54, 55].

De nombreux sites attestent du perfectionnement des techniques d'acquisition (avec un transport des meilleurs morceaux au camp) et de consommation (exploitation systématisée et intensive) des carcasses animales. À l'image du site de Qesem (niveaux du Paléolithique moyen) au Proche-Orient [64], le site d'Orgnac 3 dans la vallée du Rhône, daté d'environ 300 000 ans, voit apparaître dans le haut de sa séquence une standardisation des marques de boucherie [45].

De nouveaux comportements de subsistance se généralisent donc dans la deuxième moitié du Pléistocène moyen, ainsi que bon nombre d'innovations techniques performantes. Parallèlement à ces acquis, la densité humaine, la complexité des réseaux sociaux et la viabilité des nouvelles niches écologiques ont également dû jouer un rôle fondamental dans l'expansion humaine et la transmission culturelle à grande échelle [65, 66].

3.2.2 Le Paléolithique moyen récent (P. M.)

En Europe occidentale, le Paléolithique moyen récent peut être défini entre 130 et 35 000 (ka) BP, couvrant une grande partie du Pléistocène supérieur (stades 5 à 3 de la chronologie isotopique). L'optimum climatique autour de 130 ka renvoie à un climat tempéré et humide. L'ambiance est plus fraiche jusqu'à 70 ka et nettement froide et sèche entre 70 et 60 ka (stade 4). Entre 60 et 35 ka le climat est plutôt froid et humide mais la période est marquée par des oscillations climatiques courtes et brusques (évènements d'Heinrich par ex, voir *infra*), parfois de fortes amplitudes, qui témoignent d'intervalles climatiques frais et humides à très froids et secs. Ces variations climatiques ont un impact sur les paléoenvironnements et les communautés animales (et végétales), et par extension sur les modes de vie des groupes humains occupant ce vaste territoire : les Néandertaliens (*Homo neanderthalensis*).

Dans les années 1980, le comportement alimentaire des Néandertaliens était qualifié d'opportuniste, se concentrant surtout sur des gibiers de taille moyenne, avec une très

faible contribution de proies de grande taille, en partie acquises par charognage [66, 67]. Les développements méthodologiques et une meilleure interprétation des données, tout comme la multiplication des analyses archéozoologiques et taphonomiques, permettent de brosser un tout autre scénario, désignant les Néandertaliens comme des super-prédateurs.

Les comportements alimentaires des Néandertaliens et leurs stratégies d'acquisition des ressources carnées pratiquées n'étaient pas stéréotypés. Les recherches révèlent en effet des modèles variés, parfois complexes, avec une utilisation raisonnée de la topographie et une mobilité importante. La représentation des herbivores-proies dans les sites est non seulement fonction de choix anthropique mais aussi de paramètres environnementaux modulant les aires de répartition spécifiques et leurs densités.

Les études menées dans la vallée du Rhône illustrent bien la faculté de l'Homme de Néandertal à occuper des lieux stratégiques pour exploiter divers ongulés à différentes saisons de l'année suivant l'abondance des ressources, exprimant des occupations brèves mais aussi de plus longue durée [68]. En contexte topographique contrasté, à proximité de plaines ou de plateaux, la majeure partie de leur alimentation carnée provient des troupeaux d'équidés, de bovinés et de cervidés, reflétant une grande variabilité des biotopes et territoires de chasse exploités [*e.g.*, 69-76]. En contexte rocheux, bouquetins et chamois prennent le relais [77].

De plus, les Néandertaliens ont la capacité à conduire des chasses orientées sur certaines espèces, voire devenir très spécialisés, lors d'occupations brèves. Par exemple, le site des Pradelles en Charente, daté du stade isotopique 3, présente des ensembles dominés par le renne. Les hommes ont chassé collectivement un grand nombre d'individus de tout âge à la fin de l'été et au début de l'automne [78, 79]. Beaucoup de restes d'os longs des membres sont présents. Les études taphonomiques suggèrent qu'il s'agit d'un site de boucherie secondaire, dans lequel les éléments les plus nutritifs ont été transportés. Le traitement systématique et standardisé des carcasses pourrait également renvoyer à une activité de stockage des ressources ou, *a minima*, d'un transport secondaire de la matière carnée pour une consommation différée vers un camp de base [78, 79]. D'autres sites partagent la plupart de ces caractéristiques comme Salzgitter-Lebenstedt, en Allemagne [80] ou Jonzac dans le sud-ouest de la France [81], avec le renne comme proie dominante, ou encore Mauran [82] avec le bison. Ce site de plein-air jouxtant un gué de la Garonne, au pied des Pyrénées, s'illustre par une représentation quasi exclusive de bison, au moins 137 individus provenant d'une petite surface fouillée d'un gisement bien plus vaste [83]. La chasse s'est étalée de la fin de l'été au début de l'automne, ciblant préférentiellement les femelles accompagnées des jeunes.

Les Néandertaliens ne se cantonnaient cependant pas aux grandes proies et le petit gibier (lapins, oiseaux…) était également exploité, pour consommation ou autres utilisations [*e.g.*, 73, 84-86]. Par exemple, dans la couche 4 des Canalettes, l'étude taphonomique démontre clairement l'acquisition et la consommation du lapin [87], et dans d'autres sites d'Europe occidentale certains chercheurs parlent de l'utilisation de plumes de rapaces (coiffe ?) [86].

Les analyses taphonomiques dans ces études sont fondamentales, en particulier pour déterminer si l'homme était l'agent principal des accumulations [88-91]. D'autant plus que de nombreux sites de cette période montrent une représentation non négligeable des carnivores (en termes de nombres de restes et/ou d'individus), suggérant un impact significatif sur les ensembles osseux, parfois même en tant qu'accumulateur principal. Ainsi, de nombreux assemblages présentent cette double origine homme / carnivore ; avec le cas particulier des occupations d'ours des cavernes pour hivernation [92].



Figure 5 – Fragment diaphysaire d'os long de moyen herbivore présentant une plage de retouchoir (Abri du Maras, fouilles R. Gilles, couche 5, E3-8722, musée de la Préhistoire d'Orgnac). (Cliché C. Daujeard.)

Les données actuelles sur la subsistance des Néandertaliens suggèrent une grande mobilité des groupes au sein de territoires plutôt restreints ($\approx$ 100 km), variable selon les saisons et la disponibilité des ressources, dans un contexte de faible densité humaine. Les stratégies d'acquisition et de traitement des ressources animales sont variables, relativement diversifiées, et parfois complexes, associées à un équipement technique élaboré. Si la chasse devient dominante, individuelle à collective, d'autres techniques perdurent en parallèle (charognage, collecte). Les néandertaliens exploitaient tout ou partie des carcasses (viande, moelle, viscères, graisse, os, dents...) d'un large spectre de proies, à des fins alimentaires (avec probablement des premiers essais de stockage) mais aussi utilitaires (retouchoirs, Figure 5) ou même déjà, plus rarement, symboliques (outillages, parures...) [*e.g.*, 93, 94]. Ces groupes humains avaient une organisation sociale structurée et pouvait élaborer une gestion / planification temporelle de leurs activités, à l'instar des populations du Paléolithique supérieur.

3.2.3 Le Paléolithique supérieur (O. B.-L.)

Le Paléolithique supérieur (40-10 ka, du stade 3 et stade 2 de la chronologie isotopique) est jalonné de plusieurs épisodes de grands froids correspondant notamment aux événements de Heinrich 4 à 1 [1], un degré d'englacement maximal du Dernier maximum glaciaire (20-15 ka) suivi d'un interstade plus tempéré (Bölling-Alleröd) et de

1. Les événements de Heinrich témoignent de l'instabilité des calottes polaires et des glaciers qui couvraient alors une partie des continents de l'Hémisphère nord. Ils renvoient aux débâcles massives d'icebergs dans l'océan Atlantique Nord qui ont ralenties la circulation thermohaline, entraînant plusieurs refroidissements climatiques.

nouveau d'un pic de froid (Younger Dryas) au Tardiglaciaire [95, 96]. Cette instabilité climatique est contemporaine de nombreuses cultures préhistoriques dont l'expansion pan-européenne souligne la forte interconnexion socioéconomique. Ces grandes entités culturelles telles que l'Aurignacien, le Gravettien, le Solutréen ou le Magdalénien, sont le fait des hommes anatomiquement modernes (*Homo sapiens sapiens*), généralement définis par leurs industries lithiques et osseuses. Toutefois, le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur est l'objet de débats car le scénario d'une supplantation biologique et culturelle synchrone et homogène, c'est-à-dire le remplacement des techno-complexes moustériens des Néandertaliens (*Homo sapiens neanderthalensis*) par les sociétés aurignaciennes des Hommes modernes, n'apparaît plus aussi évident en l'état actuel des recherches. En différents lieux géographiques, des « industries de transition » comme le Châtelperronien et le Proto-Aurignacien sont distinguées sans que leurs auteurs soient clairement établis [97-100]. Ces débats cherchant à comprendre les rythmes et mécanismes des changements culturels, se heurtent cependant à des positionnements épistémologiques antagonistes, mais surtout à des données très lacunaires [101]. Pour cette raison, les considérations développées ci-après ne concernent que les sociétés appartenant sans conteste au Paléolithique supérieur, soit à partir du début de l'Aurignacien (après 35 ka BP).

Les communautés biotiques du Paléolithique supérieur sont généralement désignées par le terme de « steppe à mammouth » [102]. À l'échelle de toute l'Eurasie, quatre espèces sont systématiquement observées : le mammouth (*Mammuthus primigenius*), le cheval (*Equus caballus*), le bison (*Bos priscus*), et le renne (*Rangifer tarandus*). Cependant, les sites archéologiques dévoilent une diversité animale beaucoup plus grande, révélant l'existence d'un paysage en mosaïque sans analogues modernes. L'examen d'associations fauniques provenant de sites naturels, sans intervention humaine (ex. aven-pièges), confirme cette plus large diversité, tant en ongulés qu'en carnivores [103].

La présence conjointe de nombreuses espèces d'herbivores au sein de la steppe à mammouth témoigne d'une structuration complexe et variable des ressources alimentaires dans l'espace. Espèces généralistes (et monogastriques), le mammouth et le cheval captent alors l'essentiel des flux d'énergie des écosystèmes et elles sont des espèces-clés au sens où elles ont un impact prépondérant sur l'ensemble des peuplements écologiques et la formation des paysages. Les espèces animales dites « redondantes », très généralement des ruminants, ont une influence moindre parce qu'elles occupent des niches écologiques spécialisées. Néanmoins, elles traduisent la richesse de la biodiversité et cette mosaïque des paysages qui a fait l'objet d'acquisition directe, indirecte ou par piégeage par les diverses sociétés humaines du Paléolithique supérieur.

Au cours du Paléolithique supérieur, l'instabilité climatique n'a qu'assez peu modifié la relative stabilité des peuplements animaux européens. Néanmoins, au cours de l'interstade Bölling-Alleröd, vers 12 000 ans BP, on assiste à la désintégration des communautés animales de type steppe à mammouth en Europe de l'Ouest avec de nombreuses disparitions (mammouth, rhinocéros laineux, mégacéros, lion des cavernes, etc.) et à des modifications d'aire de distribution topographique (bouquetin, chamois) ou géographiques (renne, bison, bœuf musqué, antilope saïga). Les chasses

menées sur les espèces-clés ont peut-être conduit les hommes à devenir un facteur aggravant de la disparition de la steppe à mammouth en Europe [104].

En Europe occidentale, l'Aurignacien va perdurer d'environ 35 000 à 28 000 ans BP sur de vastes territoires, de l'Autriche à l'Espagne et de la Belgique au nord de l'Italie. À la période de l'Aurignacien ancien, ces sociétés ont su tirer avantage des potentialités des territoires comme l'atteste l'exploitation diversifiée des gibiers. Ainsi, il est possible de réfuter l'hypothèse de chasses spécialisées exclusivement au renne, car même si ce gibier fut l'une des principales proies, il est souvent accompagné ou dépassé par d'autres taxons tels que le cerf, le cheval ou le bison [105]. La recherche d'apports en viandes et en graisse détermine des choix cynégétiques variables, même dans des régions connexes comme entre le Bassin aquitain, le Pays Basque et les Cantabres. Les pointes de sagaie évoquent des chasses collectives [106], probablement lors de migrations automnales du renne, mais la plupart du temps l'acquisition s'est vraisemblablement produite sur des proies isolées. L'exploitation des ressources animales varie donc selon les régions en termes de proies et de stratégies de chasse, mais aussi dans les portions de carcasses transportées dans les sites : les segments les plus riches en viande et en graisse sont toujours privilégiés, fournissant au passage des éléments propices à l'industrie osseuse en plein essor [107]. Les systèmes de mobilité semblent se rapprocher de ceux adoptés par de nombreux peuples de chasseurs-cueilleurs vivant en milieu froid, avec une relative sédentarité en abri en automne-hiver et une grande dispersion au printemps-été [105].

Autre grande civilisation du Paléolithique supérieur, le Gravettien (28-22 ka) possède des subdivisions chronoculturelles aussi complexes que son extension géographique en Europe occidentale et centrale [108]. En France, les spectres de proies étaient relativement larges et certains taxons furent privilégiés selon les régions considérées [109] : le renne prédomine le plus souvent (Périgord, Quercy), mais c'est parfois le cheval qui fut privilégié (Massif central). Cependant, une certaine variabilité des objectifs de chasse s'exprime, par exemple dans le Bassin parisien avec des chasses préférentielles aux dépend du bison (ex. site gravettien moyen des Bossats). Les profils de mortalité traduisent des stratégies diverses : le plus fréquent est de type catastrophique (équivalent à une structure de troupeau naturel), mais une sélection des adultes ou des jeunes est également documentée au Gravettien ancien et récent (sites de Solutré, Vigne-Brun, Roc de Combe, [109]). Des stratégies variées semblent avoir été élaborées pour chasser les principaux gibiers (renne, cheval, bison), permettant d'anticiper les déplacements saisonniers ; en outre, le traitement boucher révèle une exploitation intensive des carcasses.

À la suite des sociétés solutréennes et badegouliennes contemporaine du Dernier Maximum Glaciaire, nous évoquerons ici le Magdalénien, dernière grande civilisation paneuropéenne. Si les premiers témoignages du Magdalénien inférieur se situent vers 17 000 ans BP en Aquitaine et dans la région franco-cantabrique, les derniers sites du Magdalénien supérieur-final ne vont pas au-delà de 12 000 ans BP. Selon les régions, différentes stratégies d'exploitation des ressources animales sont mises en place par les groupes sociaux. Dans le Sud-Ouest de la France, la diversité des proies chassées est importante et la gamme des gibiers fluctue d'un site à l'autre [110, 111] : différents

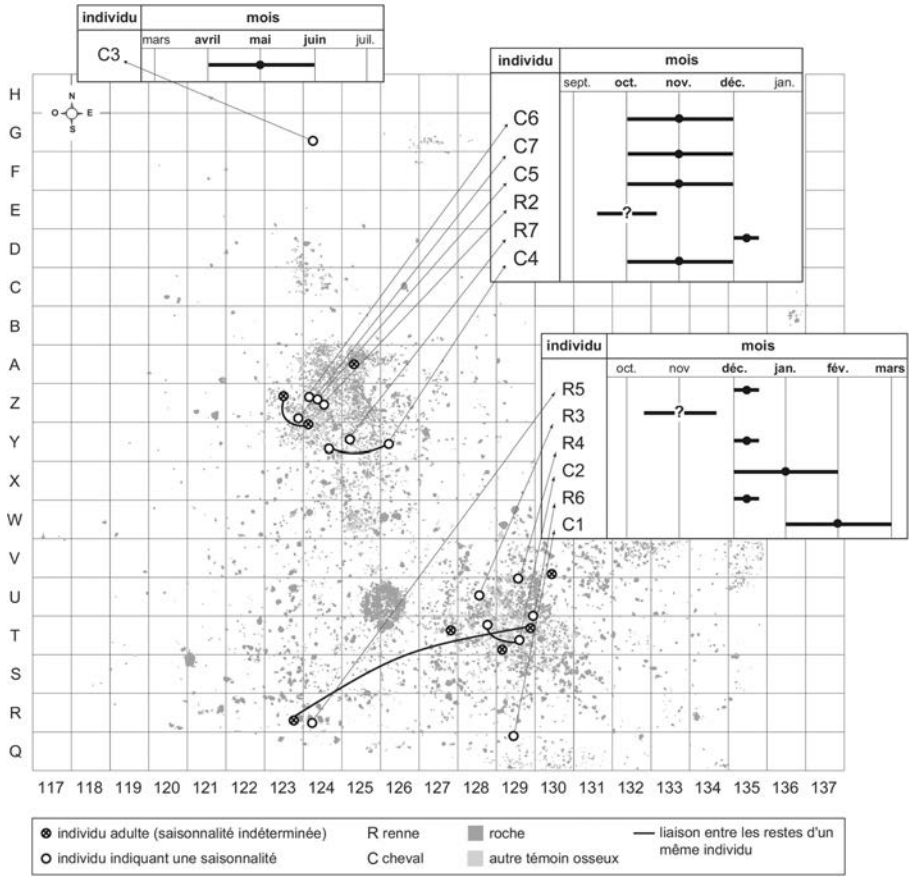


Figure 6 – Tactiques de chasse saisonnières et distribution spatiale des nappes d'ossements du niveau IV0 de Pincevent (unité T125 ; d'après [123] ; DAO G. Debout).

herbivores, omnivores, carnivores (par ex. lion à Garma, Espagne, [112]), mais aussi de nombreux léporidés et oiseaux (ex. lagopède) ont été au menu ou bien ont été mis à profit à des fins techniques (peau, plume, serre...). Cette diversification des objectifs cynégétiques est souvent mise en relation avec des innovations techniques allant de pair avec une complexité des organisations des chasseurs-cueilleurs (sédentarité, démographie, ethnicité, etc. [113]. Le renne reste néanmoins une espèce emblématique quelles que soient les régions considérées et leurs caractéristiques topographiques ou géographiques [114, 115]. Leur chasse en masse à l'automne explique souvent leur forte présence dans les spectres de chasse ; cependant, les indices de saisonnalités signalent le plus souvent un abattage tout au long de l'année par les groupes magdaléniens. Dans le Bassin parisien, le cheval et le renne sont les deux proies préférentielles complémentaires [116]. Ces gibiers ont également été exploités dans différentes régions d'Allemagne et de Suisse [117, 118]. La souplesse d'une telle économie à double proie préférentielle est d'ailleurs en accord avec la recherche d'anticipation et d'efficacité, décrite pour les systèmes techniques mises en œuvre chez les Magdaléniens du Bassin



Figure 7 – Représentation du galet gravé d'Étiolles (Essonne) (d'après [124]).

parisien. Dans cette région, les chasses collectives sur ces deux proies sont communes, même si des chasses individuelles au printemps et en été aux dépend du renne sont désormais connues sur plusieurs niveaux d'occupation d'Étiolles (locus 2, Bignon-Lau, inédit). En outre, les sites multistratifiés de plein air comme Pincevent ou Étiolles, bénéficiant d'une conservation très favorable, permettent d'aborder les tactiques de chasse, en individualisant différents épisodes d'acquisition. Une tactique de chasse se conçoit comme l'ensemble des dispositifs techniques (armes, installations et structuration) et les variables d'un épisode de chasse (chasse individuelle-collective, mais aussi le lieu, la saison...). Sur le niveau IV0 de Pincevent, les rejets groupés d'ossements possédant chacun des saisons d'abattage homogènes illustrent parfaitement les objectifs cynégétiques distincts au cours du cycle annuel et leur mise en évidence par l'analyse spatiale des témoins fauniques [119] (Figure 6). Cette notion se distingue de celle de stratégie de chasse, qui renvoie à la capacité d'un groupe social à fixer et organiser des objectifs cynégétiques sur une espèce donnée au cours d'un ou plusieurs cycles annuels. Les stratégies de chasse d'un groupe humain peuvent donc se définir par les choix planifiés de l'exploitation des ressources animales (espèces, proportions relatives entre les proies, variables de classe d'âge, saisons et lieux préférentiels, etc. [116].

En définitive, la reconnaissance de régionalismes culturels de l'Aurignacien au Magdalénien fait écho à la variabilité de l'économie des ressources animales. Celle-ci se marque dans la diversité des espèces exploitées, les stratégies de chasse, et exprime plus ou moins fidèlement une structuration variable des communautés animales au gré des paysages et des climats. Ainsi, les études morphométriques concernant le cheval [120], le renne [115] ou le mammouth [121], montrent une fragmentation régionale des populations. Mais, à travers son exploitation alimentaire, technique et les expressions esthétiques (art pariétal et mobilier ; Figure 7) qui se sont développées au cours

du Paléolithique supérieur, l'animal est surtout devenu un enjeu identitaire crucial à l'échelle infra-culturel pour les sociétés de chasseurs-cueilleurs.

4 Conclusions

Depuis près de 3 Ma, une grande diversité d'hominines s'est succédée ; mais seul le genre *Homo* a conquis tous les continents, depuis l'Afrique, puis l'Europe, le Proche et Moyen-Orient et l'Asie, et plus récemment l'Amérique. Cette histoire traverse plusieurs périodes climatiques (phases glaciaires et interglaciaires) et des milieux très contrastés. La conquête de nouveaux territoires est marquée d'autant de conquêtes locales, et les dispersions humaines ont dû être très lentes et multidirectionnelles. Concomitante à l'invention de l'outil, l'apparition dans la diète de produits animaux (viande, moelle…) constitue certainement un facteur-clef dans l'émergence de nouvelles adaptations. La carnivorie, posant les questions des modes d'acquisition et de consommation, les types de gibiers, le degré de partage de nourriture, et les types d'actions, collectives notamment, implique le développement d'un cadre social précis et déterminé ; notion probablement centrale dans les modèles d'évolution humaine, en Afrique [125], mais aussi en Europe [126, 127].

Beaucoup de prospections, fouilles et études d'anciens ou de nouveaux sites archéologiques, ont été menées ces vingt dernières années et, s'il n'est pas possible de tous les citer, ces travaux ont fait avancer significativement nos connaissances sur les comportements de subsistance des sociétés humaines passées très variées. Ces nouvelles données et interprétations, ont été rendues possibles par l'apport d'outils méthodologiques multidisciplinaires, permettant de « faire parler les os » [128].

Dans ces recherches, l'apport de la taphonomie, de ses outils et problématiques, a réellement renouvelé et précisé les schémas évolutifs autant que les cadres conceptuels. Ces analyses permettent de comprendre la formation des sites, en plein air ou en grottes / abris, et de mieux interpréter les accumulations osseuses en relation avec des outillages lithiques. Il est en effet essentiel de bien distinguer les actions relevant de l'humain de celles d'autres agents, en particulier les autres carnivores [129] ou de facteurs sédimentaires [130]. Les analyses taphonomiques ont notamment permis de préciser et même parfois de réviser de nombreuses théories, liées aux comportements de subsistance des hominines. Rappelons ici celles relatives à l'origine des ensembles osseux dans les grottes d'Afrique du Sud (remise en question de « *Man the hunter* »), aux mécanismes de dispersion humaine en Eurasie (« *out of Africa* »), au développement des capacités d'acquisition de la viande (chasse *vs* charognage), dans le choix des gibiers et le traitement des carcasses (et son importance dans le débat entre Néandertal et Sapiens), ou encore à l'exploitation utilitaire ou symbolique des sous-produits animaux.

On assiste à la complexification graduelle des comportements de subsistance des sociétés humaines au cours du temps. Si tout au long de la première période de l'évolution humaine, les proies et gibiers ont eu essentiellement un but alimentaire, l'animal est devenu peu à peu une ressource de matière première plus diversifiée, s'étendant au domaine de l'utilitaire, du rituel et du symbolique. Des stratégies d'acquisition (chasse, charognage, collecte) et des techniques de chasse (poursuite, affut, piégeage…) va-

riées se sont développées, en relation avec l'évolution des outillages et des armements. Les hominines ont su acquérir très tôt des produits carnés. Cette incursion ancienne dans la guilde des carnivores a sans doute été un élément moteur dans leur expansion, conduisant à des pratiques socio-économiques et techniques, de plus en plus élaborés. Cette longue histoire de notre alimentation passée nous incite donc à ne pas oublier qu'encore aujourd'hui, à l'ère de la domestication et de l'élevage intensif, «*nous demeurons de grands chasseurs, faits pour évoluer dans des conditions de semi-nomadisme, de faible densité démographique, dans un milieu sans inégalités socio-économiques, pour pratiquer un exercice physique intense, pour nous nourrir de gibier ou de poisson peu gras et de plantes sauvages fibreuses, sans adjonction de sel ni de toxiques divers »* [131 : 26].

Remerciements

J.-Ph. B. tient à remercier M. Dominguez-Rodrigo pour l'envoi et l'autorisation d'utiliser la Figure 2.

Références

[1] J. Ducros, A. Ducros, Le singe carnivore : la chasse chez les primates non humains. *Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris*, n.s., 4 (3-4), 243-264, 1992.

[2] B. Villmoare, W.H. Kimbel, C. Seyoum, C.J. Campisano, E.N. DiMaggio, J. Rowan, D.R. Braun, J.R. Arrowsmith, K.E. Reed, Early Homo at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science*. 347, 1352-1355, 2016.

[3] H. Roche, R.J. Blumenschine, J.J. Shea, Origins and adaptations of early Homo : what archeology tells us. In *The First Humans : Origin and Early Evolution of the Genus* Homo, F.E. Grine *et al.* (eds.), Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, © Springer Science, 135-147 ; 2009.

[4] S. Harmand, J.E. Lewis, C.S. Feibel, C.J. Lepre, S. Prat, A. Lenoble, X. Boës, R.L. Quinn, M. Brenet, A. Arroyo, N. Taylor, S. Clément, G. Daver, J.P. Brugal, L. Leakey, R.A. Mortlock, J.D. Wright, D.V. Kent, H. Roche, Before the Oldowan : 3.3 Ma Stone Tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature*. 521 : 310-315, 2015.

[5] Y. Dauphin, J.P. Brugal, *Taphonomy*. in Archaeology , [Eds.UNESCO-EOLSS Joint Commitee] ,in Encyclopedia of Life Support Systems(EOLSS), Developed under the auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford ,UK, [http ://www.eolss.net], 2013.

[6] C.K. Brain, 1981. The hunters or the hunted ? An introduction to African cave taphonomy. Ed. Univ. Chicago Press, 365 pp., 1981.

[7] A.K. Behrensmeyer, A. Hill, Fossils in the Making. Ed. Univ. Chicago Press, 345 p., 1981

[8] G.L. Isaac, The food-sharing behavior of protohuman hominids. *Scientific American*. 238, 90-108, 1978.

[9] G.L. Isaac, Bones in contention : competing explanations for the juxtaposition of Early Pleistocene artifacts and faunal remains. In *Animals and Archaeology 1. Hunters and Their Prey*, eds. J. Clutton-Brock, C. Grigson, BAR International Series 163, Oxford, pp. 3–19, 1983.

[10] G.L. Isaac, The archaeology of human origins : studies of Lower Pleistocene in East Africa, 1971-1981. *Advances in World Archaeology*. 3, 1–87, 1984.

[11] L.R. Binford, Bones : Ancient Men. Modern Myths. Academic Press, New York. 1981.

[12] L.R. Binford, Human ancestors : changing views of their behavior. *Journal of Anthropological Archaeology*. 4, 292–327, 1985.

[13] J.-P. Brugal, Eco-éthologie des premiers hominidés en Afrique : les activités de subsistance. *Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris* , n.s., 4 (3-4), 143-166, 1992.

[14] S.P. McPherron, Z. Alemseged, C.W. Marean, J.G. Wynn, D. Reed, D. Geraads, R. Bobe, A.H. Be´arat. Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika„ Ethiopia. *Nature*. 466, 857-860, 2010.

[15] M. Domínguez-Rodrigo, T.R. Pickering, S. Sileshi Semaw, M.J. Rogers, Cutmarked bones from Pliocene archaeological sites at Gona, Afar, Ethiopia : implications for the function of the world's oldest stone tools. *Journal of Human Evolution*. 48, 109-121, 2005.

[16] J.J. Tiercelin, M. Schuster, H. Roche, J.P. Brugal, P. Thuo, S. Prat, S. Harmand, G. Davtian, J.A. Barrat, M. Bohn, New considerations on the stratigraphy and environmental context of the oldest (2.34 Ma) Lokalalei archaeological site complex of the Nachukui Formation, West Turkana, northern Kenya Rift, *Journal of African Earth Sciences*. 58(2), 157-184, 2010.

[17] J.M. Harris, F.H. Brown, M.G. Leakey, Stratigraphy and paleontology of Pliocene and Pleistocene localities west of Lake Turkana, Kenya. Ed.Natural History Museum of Los Angeles County, 1988.

[18] J.P. Brugal, H. Roche, M. Kibunjia M. 2003. Faunes et paléoenvironnements des principaux sites archéologiques plio-pleistocènes de la formation de Nachukui (Ouest Turkana, Kenya). *C. R. Palevol*. 2(8), 675-684, 2003.

[19] J.V. Ferraro, T.W. Plummer, B.L. Pobiner, J.S. Oliver, L.C. Bishop, D.R. Braun, P.W. Ditchfield, J.W. III Seaman, K.M. Binetti, J.W. Jr. Seaman, F. Hertel, R. Potts, Earliest archaeological evidence of persistent Hominin carnivory. *PlosOne*. 8(4), e62174, 2013.

[20] D.R Braun., J.W.K. Harris, N.E Levin., J.T. McCoy, A.I.R. Herries, M.K. Bamford, L.C. Bishop, B.G.Richmond, M.Kibunjia, Early hominin diet included diverse terrestrial and aquatic animals 1.95 Ma in East Turkana, Kenya. *PNAS*. 107(22), 10002-10007, 2010.

[21] R.J. Blumenshine, Carcass consumption sequence and the archaeological distinction of scavenging and hunting. *Journal of Human Evolution*. 15, 639-659, 1986.

[22] R.J. Blumenschine, C.R. Peters, F.T. Masao, R.J. Clarke, A.L. Deino, R.L. Hay, C.C. III Swisher, I.G. Stanistreet, G.M. Ashely, L. McHenry, N.E. Sikes, N.J. Van der Merwe, J.C. Tactikos, A.E. Cushing, D.M. Deocampo, J.K. Njau, J.J. Ebert, Late Pliocene Homo and hominid land use from Western Olduvai Gorge, Tanzania. *Science*. 299, 1217-1221, 2003.

[23] M. Domínguez-Rodrigo, Are all Oldowan Sites Palimpsests ? If so, what can they tell us about Hominid Carnivory ? In *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*, eds. E. Hovers, D.R. Braun, © Springer Science, 129-147, 2009.

[24] M. Domínguez-Rodrigo, R. Barba Egido, C.P. Egeland, Deconstructing Olduvai : a taphonomic study of the Bed I sites. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology series, Springer Verlag, 337 p., 2007.

[25] E. Boëda, Y.M. Hou, W.-B. Huang, Introduction à l'étude du site de Longgupo. *L'Anthropologie*. 115(1), 8-22, 2011.

[26] M. Tappen, D. Lordkipanidze, M. Bukshianidze, R. Ferring, A. Vekua, Are you in or out (of Africa) ? site formation at Dmanisi and actualistic studies in Africa. In *Breatthing Life into Fossils : Taphonomic Studies in Honor of C.K. (Bob) Brain*. Eds. T.R. Pickering, K. Schick, N. Toth, Stone Age Institute Publication Series, Gosport (Indiana), 2 : 119-135, 2007.

[27] G. Landeck, J. Garcia Garriga, The oldest hominin butchery in European mid-latitudes at the Jaramillo site of Untermassfeld (Thuringia, Germany). *Journal of Human Evolution*. 94, 53-71, 2016.

[28] L. Bourguignon, J.Y. Crochet, R. Capdevila, J. Ivorra, P.-O. Antoine, J. Agustí, D. Barsky, H.-A. Blain, N. Boulbes, L. Bruxelles, J. Claude, D. Cochard, A. Filoux, C. Firmat, I. Lozano-Fernández, P. Magniez, M. Pelletier, J. Rios-Garaizar, A. Testu, P. Valensi, L. De Weyer, Bois-de-Riquet (Lézignan-la-Cèbe, Hérault) : A late Early Pleistocene archeological occurrence in southern France. *Quaternary International*. 393, 24-40, 2016.

[29] M.P. Espigares, B. Martínez-Navarro, P. Palmqvist, S. Ros-Montoya, I. Toro, J. Agustí, R. Sala, *Homo* vs. *Pachycrocuta* : Earliest evidence of competition for an elephant carcass between scavengers at Fuente Nueva-3 (Orce, Spain). *Quaternary International*. 295, 113-125, 2013.

[30] R. Huguet, J. Vallverdú, X.P. Rodríguez-Alvarez, M. Terradillos-Bernal, A. Bargalló, A. Lombera-Hermida, L. Menéndez, M. Modesto-Mata, J. Van der Made, M. Soto, H.-A. Blain, N. García, G. Cuenca-Bescó, G. Gómez-Merino, R. Pérez-Martínez, I. Expósito, E. Allué, J. Rofes, F. Burjachs, A. Canals, M. Bennàsar, C. Nunez-Lahuerta, J.M. Bermúdez de Castro, E. Carbonell, Level TE9c of Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Spain) : A comprehensive approach. *Quaternary International*. http ://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.030

[31] J.-P. Brugal, J. Jaubert, Les gisements paléontologiques pléistocènes à indices de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement prédateur ? *Paleo*. 3, 15-41, 1991.

[32] J.C. Díez, Y. Fernández-Jalvo, I. Cáceres, J. Rosell, Zooarchaeology and taphonomy of Aurora stratum (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*. 37, 623-657, 1999.

[33] A. Bouteaux, A.M. Moigne, New taphonomical approaches : The Javanese Pleistocene open-air sites (Sangiran, central Java). *Quaternary International.* 223-224, 220-225, 2010.

[34] N. Goren-Inbar, A. Lister, E. Werker, M. Chech, A butchered elephant skull and associated artifacts from the Acheulian site of Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Paléorient.* 20, 99-112, 1994.

[35] A.M. Moigne, L'étude des vestiges osseux du gisement acheuléen de Cagny l'Epinette (Somme). *Revue archéologique de Picardie.* 1-2, 69-71, 1988.

[36] U. Thun Hohenstein, A. Di Nucci, A.M. Moigne, Mode de vie à Isernia La Pineta (Molise, Italie). Stratégie d'exploitation du *Bison schoetensacki* par les groupes humains au Paléolithique inférieur. *L'Anthropologie.* 113, 96-110, 2009.

[37] F. Rivals, A. Testu, A.M. Moigne, H. de Lumley, The Middle Pleistocene argali (*Ovis ammon antiqua*) assemblages at the Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France) : were prehistoric hunters or carnivores responsible for their accumulation ? *International Journal of Osteoarchaeology.* 16, 249-268, 2006.

[38] J.J. Hublin, The origin of Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 106 (38), 16022-16027, 2009.

[39] P. Endicott, S.Y.W. Ho, C. Stringer, Using genetic evidence to evaluate four palaeoanthropological hypotheses for the timing of Neanderthal and modern hominin origins. *Journal of Human Evolution.* 59, 87-95, 2010.

[40] R-D. Kahlke, N. Garcia, D.S. Kostopoulos, F. Lacombat, A.M. Lister, P. Mazza, N. Spassov, V.V. Titov, Western Palaearctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews.* 30, 1368-1395, 2011.

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

[42] H. Thieme, Lower Palaeolithic hunting spears from Germany. *Nature.* 385, 805–810, 1997.

[43] K.P. Oakley, P. Andrews, L.H. Keeley, J.D. Clark, A reappraisal of the Clacton spearpoint. *Proceedings of Prehistoric Society.* 43, 13–30, 1977.

[44] S. Gaudzinski, Subsistence patterns of Early Pleistocene hominids in the Levant- taphonomic evidence from the 'Ubeidiya Formation (Israel). *Journal of Archaeological Science.* 31, 65–75, 2004.

[45] M.H. Moncel, A.M. Moigne, J. Combier, Towards the Middle Palaeolithic in Western Europe : The case of Orgnac 3 (southeastern France). *Journal of Human Evolution.* 6, 653–666, 2012.

[46] A. Turq, M. Brenet, D. Colonge, M. Jarry, L.A. Lelouvier, M. O'Farrell, J. Jaubert, The first human occupations in Southwestern France : a revised summary twenty years after the Abbeville/Saint Riquier Colloquium. Special issue, human expansions in Eurasia. *Quaternary International.* 223 224, 383-398, 2010.

[47] W. Roebroeks, P. Villa, On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 108 (13), 5209-5214, 2011.

[48] P. Auguste, Chasse et charognage au Paléolithique moyen : l'apport du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *Bulletin de la Société Préhistorique Française.* 92 (2), 155-167, 1995.

[49] P. Valensi, « Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice – Etude paléontologique et biostratigraphique des carnivores, archéozoologie des grandes faunes ». Thèse de Doctorat, MNHN, Paris, 1994.

[50] J. Jaubert, J.P. Brugal J.-P., Contribution à l'étude du mode de vie au Paléolithique moyen : les chasseurs d'Aurochs de La Borde. *in Les chasseurs d'Aurochs de La Borde. Un site du Paléolithique moyen (Livernon, Lot),* J.Jaubert *et al.*, Paris : Maison des Sciences de l'Homme, Documents d'Archéologie française, 27, 128-145, 1990.

[51] J. Jaubert, B. Kervazo, J.-P. Brugal, C. Falgueres, M. Jeannet, A. Louchard, H. Martin, F. Maksud, V. Mourre, Y. Quinif, La séquence Pléistocène moyen de Coudoulous I (Lot). Bilan pluridisciplinaire. *In Les premiers peuplements en Europe : Données récentes sur les modalités de peuplement et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique ancien et moyen en Europe*, eds. N. Molines, M.H. Moncel, J.L. Monnier, Oxford, British Archaeological Reports International Series 1364 : 237-251, 2005.

[52] R. Blasco, J. Rosell, Who was the first ? An experimental application of carnivore and hominid overlapping marks at the Pleistocene archaeological sites. *C. R. Palevol.* 8, 579–592, 2009.

[53] H.R. Pamies, C. Diez Fernandez-Lomana, J. Rosell Ardevol, I. Caceres Cuello De Oro I., V. Moreno Lara, N. Ibanez Lopez, P. Saladie Balleste P., Le gisement de Galeria (Sierra de Atapuerca, Burgos, Espagne) : un modèle archéozoologique de gestion du territoire au Pléistocène. *L'Anthropologie*. 105, 237-257, 2001.

[54] M.H. Moncel (dir.), Le site de Payre. Occupations humaines dans la moyenne vallée du Rhône à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur. *Société Préhistorique Française*. Mémoire 46, 336 p., 2008.

[55] C. Daujeard, M.H. Moncel, P. Auguste, D. Aureli, H. Bocherens, E. Cregut-bonnoure, E. Debard, M. Liouville, P. Fernandez, F. Rivals, Quel type d'occupation dans l'ensemble F de Payre (Ardèche, France) ? Halte de chasse spécialisée ou campement de courte durée ? Un exemple d'approche multi disciplinaire. *P@lethnologie*. 2011.

[56] J.P. Brugal, C. Diez-Lomana, R. Huguet Pamies, P. Michel, J. Rosell Ardevol, Karstic cavities, natural bone accumulations and discrete human activities in the European Palaeolithic : some case studies. *In Paleolithic zooarchaeology in practice*, eds. J. Haws, J.P. Brugal, B. S. Hockett, Oxford, British Archaeological Reports International Series 1564, 1-12, 2006.

[57] R. Blasco, J. Fernández Peris., J. Rosell, Several different strategies for obtaining animal resources in the late Middle Pleistocene : The case of level XII at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *C. R. Palevol*. 9, 171-184, 2010.

[58] P. Valensi, E. Psathi, Faunal exploitation during the Middle Palaeolithic in south-eastern France and north-western Italy. *International Journal of Osteoarchaeology*. 14, 256-272, 2004.

[59] J. Serangeli, T. van Kolfschoten, B.M. Starkovich, I. Verheijen, The European saber-toothed cat (*Homotherium latidens*) found in the "Spear Horizon" at Schöningen (Germany). *Journal of Human Evolution*. 89, 172-180, 2015.

[60] P. Villa, E. Soto, M. Santonja, A. Perez-Gonzalez, R. Mora, J. Parcerisas, C. Sese, New data from Ambrona : closing the hunting versus scavenging debate. *Quaternary International*. 126-128, 223-250, 2005.

[61] J. Yravedra, M. Domínguez-Rodrigo, M. Santonja M., A. Pérez-González, J. Panera, S. Rubio-Jara, E. Baquedano, Cut marks on the Middle Pleistocene elephant carcass of Áridos 2 (Madrid, Spain). *Journal of Archaeological Science*. 37, 2469-2476, 2010.

[62] E. Santucci, F. Marano, E. Cerilli, I. Fiore, C. Lemorini, M.R. Palombo, A.P. Anzidei, G.M. Bulgarelli, *Palaeoloxodon* exploitation at the Middle Pleistocene site of La Polledrara di Cecanibbio (Rome, Italy). *Quaternary International*. 406, 169-182, 2016.

[63] G. Smith, Neanderthal megafaunal exploitation in Western Europe and its dietary implications : A contextual reassessment of La Cotte de St Brelade (Jersey). *Journal of Human Evolution*. 78, 181-201, 2015.

[64] M.C. Stiner, A. Gopher, R. Barkai, Cooperative hunting and meat sharing 400–200 kya at Qesem Cave, Israel. *PNAS*. 106 (32), 13207-13212, 2009.

[65] C. Gamble, W. Roebroeks, The Middle Palaeolithic : a point of inflexion. *in The Middle Palaeolithic Occupation of Europe*, eds. W. Roebroeks, C. Gamble, University of Leiden, p. 3-21, 1999.

[66] L.R. Binford, Isolating the transition to cultural adaptations : an organizational approach. *In The emergence of modern humans. Biocultural adaptations in the Late Pleistocene*. Ed. E. Trinkaus, Cambridge University Press, 18-41, 1989.

[67] P.G. Chase, How different was Middle Palaeolithic subsistence ? A zoological perspective on the Middle to Upper Palaeolithic transition. *In The Human Revolution : Behavioural and biological perspectives in the Origins of Modern Humans*. Eds. P. Mellars, C. Stringer C., Edinburgh University Press, Edinburgh, 321-337, 1989.

[68] C. Daujeard, M.-H. Moncel, On Neanderthal subsistence strategies and land use : A regional focus on the Rhone Valley area in southeastern France. *Journal of Anthropological Archaeology*. 29, 368-391, 2010.

[69] J. Marín, P. Saladié, A. Rodríguez-Hidalgo, E. Carbonell, Ungulate carcass transport strategies at the Middle Palaeolithic site of Abric Romani (Capellades, Spain). *C.R. Palevol*. http ://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.11.006, ss-pr.

[70] E. Morin, Reassessing Paleolithic Subsistence. The Neandertal and Modern Human foragers of Saint-Césaire. Cambridge University Press. 358 p., 2012.

[71] J. Rossel, I. Cáceres, R. Blasco, M. Bennàsar, P. Bravo, G. Campeny, M. Esteban-Nadal, M. C. Fernández-Laso, M. J. Gabucio, R. Huguet, N. Ibáñez, P. Martín, F. Rivals, A. Rodríguez-Hidalgo, P.

Saladié, A zooarchaeological contribution to establish occupational patterns at Level J of Abric Romani (Barcelona, Spain). *Quaternary International*. 247, 69-84, 2012.

[72] W. Rendu, Hunting behavior and Neanderthal adaptability in the Late Pleistocene site of Pech-de-l'Azé I. *Journal of Archaeological Science*. 37, 1798-1810, 2010.

[73] I. Fiore, M. Gala, A. Tagliacozzo, Ecology and subsistence strategies in the eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology*. 14, 273-286, 2004.

[74] A. Gardeisen, Middle palaeolithic subsistence in the West Cave of "Le Portel" (Pyrénées, France). *Journal of Archaeological Science*. 26, 1145-1158, 1999.

[75] M. Patou-Mathis, Etude taphonomique et palethnographique de la faune de l'abri des Canalettes. *In L'abri des Canalettes. Un habitat moustérien sur les Grands Causses (Nant, Aveyron)*. Ed. L. Meignen, Paris, CNRS Editions. 199-237, 1993.

[76] M. Patou-Mathis, Neanderthal, une autre humanité. Perrin, Tempus, 376 p., 2006.

[77] J. Yravedra, L. Cobo-Sánchez, Neanderthal exploitation of ibex and chamois in southwestern Europe. *Journal of Human Evolution*. 78, 12-32, 2015.

[78] S. Costamagno, L. Meignen, C. Beauval, B. vandermeersch, B., Maureille, Les Pradelles (Marillac-le-Franc, France) : A Mousterian reindeer hunting camp ? *Journal of Anthropological Archaeology*. 25, 466-484, 2006.

[79] W. Rendu, S. Costamagno, L. Meignen, M.-C. Soulier, Monospecific faunal spectra in Mousterian contexts : Implications for social behavior. *Quaternary International*. 247, 50-58, 2012.

[80] S. Gaudzinski, W. Roebroeks, Adults only. Reindeer hunting at the Middle Palaeolithic site Salzgitter Lebenstedt, Northern Germany. *Journal of Human Evolution*. 38, 497-521, 2000.

[81] L. Niven, T.E. Steele, W. Rendu, J.B. Mallye, S.P. McPherron, M. Soressi, J. Jaubert, J.-J. Hublin, Neandertal mobility and large-game hunting : the exploitation of reindeer during the Quina Mousterian at Chez-Pinaud Jonzac (Charente-Maritime, France). *Journal of Human Evolution*. 63, 624-635, 2012.

[82] C. Farizy, F. David, J. Jaubert, Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne). CNRS, XXX° supplément à *Gallia Préhistoire,* Paris, 1994.

[83] F. David, P. Fosse, Le bison comme moyen de subsistance au Paléolithique : gisements de plein air et sites en grotte. *In Le Bison : gibier et moyen de subsistance des hommes du Paléolithique aux paléoindiens des grandes plaines*. Eds. J.P. Brugal, F. David, J.G. Enloe, J. Jaubert J., Actes du colloque international, Toulouse 1995. Editions APDCA, Antibes. 121-141, 1999.

[84] R. Blasco, J. Fernández Peris, A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary International*. 252, 16-31, 2012.

[85] B.L. Hardy, M.-H. Moncel, Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago. *PLoS One*. 6, e23768, 2011.

[86] M. Peresani, I. Fiore, M. Gala, M., Romandini, A. Tagliacozzo, Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy et Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *PNAS*. 108, 3888-3893, 2011.

[87] D. Cochard, J.-P., Brugal, E. Morin, L. Meignen, Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quaternary International*. 264, 32-51, 2012.

[88] S. Costamagno, C. Beauval, B. Lange-Badré, B. Vandermeersch, A. Mann, B. Maureille, Homme ou carnivores ? Protocole d'étude d'ensembles osseux mixtes : l'exemple du gisement moustérien des Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente). *Archaeofauna*. 14, 43-68, 2005.

[89] J.G. Enloe, Middle Palaeolithic Cave taphonomy : Discerning humans from hyenas at Arcy-sur-Cure, France. *International Journal of Osteoarchaeology*. 22, 591-602, 2011.

[90] J.-P. Brugal, P. Fosse, J.-L. Guadelli, Comparative study of bone assemblages made by recent and Pleistocene hyenids. *In Proceedings of the 1993 Bone modification conference*, eds. L.A. Hannus, L. Rossum, R.P. Winham, Hot Springs, South Dakota. Occasional publication N°1, Archaeology Laboratory, Augusta College, Sioux Falls, 158-187, 1997.

[91] T.R. Pickering, Reconsideration of criteria for differentiating faunal assemblages accumulated by hyenas and hominids. *International of Osteoarchaeology*. 12, 127-141, 2002.

[92] P. Magniez, Taphonomic study of the middle and upper palaeolithic large mammal assemblage from Tournal Cave (Bize-Minervois, France). *Journal of Taphonomy*. 7, 203-233, 2009.

[93] G. Abrams, S.M. Bello, K. Di Modica, S. Pirson, D. Bonjean, When Neanderthals used cave bear (*Ursus spelaeus*) remains : Bone retouchers from unit 5 of Scladina Cave (Belgium). *Quaternary International*. 326/327, 274-287, 2014.

[94] C. Daujeard, M.-H. Moncel, I. Fiore, A. Tagliacozzo, P. Bindon, J.-P. Raynal, Middle Paleolithic bone retouchers in Southeastern France : Variability and functionality. *Quaternary International*. 326/327, 492-518, 2014.

[95] A. Svensson, K. K. Andersena, M. Biglera, H. B. Clausena, D. Dahl-Jensena, S. M. Daviesb, S. J. Johnsena, R. Muschelerc, S. O. Rasmussena, R. Röthlisbergerd, J. P. Steffensena, B. M. Vinther, The Greenland Ice Core Chronology 2005, 15-42 ka. Part 2 : comparison to other records. *Quaternary Science Reviews*. 25, 3258-3267, 2006.

[96] M.F. Sanchez-Goñi, S. P. Harrison, Millennial-scale climate variability and vegetation changes during the Last Glacial : Concepts and terminology. *Quaternary Science Reviews*. 29, 2823-2827, 2010.

[97] F. d'Errico, J. Zilhao, M. Julien, D. Baffier, J. Pelegrin, Neanderthal acculturation in Western Europe ? Acritical review of the evidence and its interpretation. *Current Anthropology*, 39, 1-44, 1998.

[98] F. Bon, L'Aurignacien entre Mer et Océan. Réflexion sur l'unité des phases anciennes de l'Aurignacien dans le Sud de la France, *Société préhistorique française*, Mémoire 24, Paris, 253 p., 2002.

[99] J. Zilhão, F. d'Errico (eds), The chronology of the Aurignacian and of the transitional technocomplexes. Where do we stand ?. *Instituto Portuguese de Arqueologia*, Lisbonne, 313- 349, 2003.

[100] N. Teyssandier, F. Bon, J.-G. Bordes, Within Projectile Range. Some Thoughts on the Appearance of the Aurignacian in Europe. *Journal of Anthropological Research*. 66, 209-229, 2010.

[101] V. Guillomet-Malmassari, D'une révolution à l'autre. Pour une épistémologie de la problématique de transition en Préhistoire. *Société préhistorique française*. Mémoire 52, 132 p., 2012.

[102] R.D. Guthrie, Frozen Fauna of the Mammoth Steppe : The Story of the Blue Babe, University of Chicago Press, Chicago, 1990.

[103] M.-P. Coumont, Les avens-pièges. Taphonomie et paléoécologie d'accumulations naturelles fossiles de faune. Apports pour la compréhension des archéofaunes. *Bulletin de la Société préhistorique française*. 105(4), 691-707, 2008.

[104] A.D. Barnosky, P.L. Koch, R.S. Feranec, S.L. Wing, A.B. Shabel, Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. *Science*. 306, 70-75, 2004.

[105] M.-C. Soulier, « Entre alimentaire et technique : l'exploitation animale aux débuts du Paléolithique supérieur. Stratégies de subsistance et chaînes opératoires de traitement du gibier à Isturitz, La Quina aval, Roc-de-Combe et Les Abeilles », thèse de doctorat de l'université de Toulouse II-Le Mirail, 756 p., 2013.

[106] J. Pelegrin, Les techniques de débitage laminaire au Tardiglaciaire : critères de diagnose et quelques réflexions. (eds) B. Valentin, P. Bodu, M. Christensen, Actes de la Table ronde internationale de Nemours (14-15-16 mai 1997), Éditions APRAIF, Mémoire du musée de Préhistoire d'Île-de-France n° 7, Nemours, 73-86, 2000.

[107] E. Tartar, « De l'Os à l'Outil : Caractérisation technique, économique et sociale de l'utilisation de l'os à l'Aurignacien ancien. Étude de trois sites : l'Abri Castanet (secteurs nord et sud), Brassempouy (Grotte des Hyènes et Abri Dubalen) et Gatzarria », thèse de doctorat de l'université de Paris 1– Panthéon-Sorbonne, 2009.

[108] L. Klaric, « Peut-on dresser un cadre chrono-culturel fiable pour le Gravettien du Bassin parisien ? » (eds.) P. Bodu, L. Chehmana, L. Klaric, L. Mevel, S. Soriano, N. Teyssandier, *Société préhistorique française*. Mémoire 54, Paris, 61-88, 2013.

[109] J. Lacarrière, « Les ressources cynégétiques au Gravettien en France. Acquisition et modalités d'exploitation des animaux durant la phase d'instabilité climatique précédant le dernier maximum glaciaire », thèse de doctorat de l'université de Toulouse II-Le Mirail, 468 p., 2015.

[110] F. Delpech, Les faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France. CNRS Éditions Cahier du Quaternaire n° 6, Paris, 453 p., 1983.

[111] S. Costamagno, « Stratégies de chasse et fonction des sites au Magdalénien dans le Sud de la France », thèse de doctorat de l'université de Bordeaux I, 2 volumes, 479 p., 1999.

[112] M. Cueto, E. Camarós, P. Castaños, R. Ontañón, P. Arias, Under the Skin of a Lion : Unique Evidence of Upper Paleolithic Exploitation and Use of Cave Lion (*Panthera spelaea*) from the Lower Gallery of La Garma (Spain). PloSone, http ://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0163591, 2016.

[113] D. Cochard, J.-P. Brugal, Importance des fonctions de sites dans les accumulations paléolithiques de léporidés, Actes des XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, eds. J.P. Brugal, J. Desse, Éditions APDCA, Antibes, 283-296, 2004.

[114] L. Fontana, « Mobilité et subsistance au Magdalénien dans le Languedoc occidental et le Roussillon », thèse de Préhistoire-Ethnologie-Anthropologie de l'université de Paris 1 – Panthéon-Sorbonne, 576 p., 1998.

[115] D. Kuntz, « Ostéométrie et migration(s) du Renne (*Rangifer Tarandus*) dans le sud-ouest de la France au cours du dernier Pléniglaciaire et du Tardiglaciaire (21 500 -13 000 cal. BP) », thèse de doctorat de l'université de Toulouse II-Le Mirail, 496 p., 2011.

[116] O. Bignon, Chasser les chevaux à la fin du Paléolithique dans le Bassin parisien. Stratégie cynégétique et mode de vie au Magdalénien et à l'Azilien ancien. Oxford, BAR International Series 1747, 170 p., 2008.

[117] G.C. Weniger, The Magdalenian in Western Central Europe : Settlement pattern and regionality. *Journal of World Prehistory*. 3 : 323-372, 1989.

[118] P. Morel, W. Müller, Hauterive-Champréveyres, 11. Un campement magdalénien au bord du lac de Neuchâtel : étude archéozoologique (secteur 1). Musée cantonal d'archéologie, *Archéologie neuchâteloise*, 23, Neuchâtel, 149 p., 1997.

[119] O. Bignon-Lau, Hunting practices targeting Large mammals communities of the Paris basin during the Upper Paleolithic. *Quaternary International*. 337, 114-128, 2014.

[120] O. Bignon, M. Baylac, J.-D. Vigne, V. Eisenmann, Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*) : phylogeographic and anthropological implications. *Journal of Archaeological Science*. 32, 375-391, 2005.

[121] A.M. Lister, A.V. Sher, The Origin and Evolution of the Woolly Mammoth. *Science*. 294, 1094-1097, 2001.

[123] G. Debout, O. Bignon, J.G. Enloe, Répartition des témoins animaux : une gestion de l'espace rythmée par les saisons ?, (eds) P. Bodu, M. Julien, B. Valentin, G. Debout, *Gallia Préhistoire*. 48, 134-135, 2006.

[124] C. Fritz, G. Tosello, Exceptional evidence for Palaeolithic art in the Paris Basin : the engraved pebble from Étiolles (Essonne). *Bulletin de la Société préhistorique française*. 108(1), 27-46, 2011.

[125] R. Potts, Early hominid activities at Olduvai. Aldine de Gruyter, New-York, 1988.

[126] M.C. Stiner, Honor among thieves : A zooarchaeological perspective on Neandertal ecology. Princeton University Press, 1994.

[127] J.P. Brugal, L. Meignen, M. Patou-Mathis (éds.), Economie Préhistorique : les comportements de subsistance au Paléolithique. XVIIIe Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, Sophia Antipolis : éd. APDCA, 467 p., 1998.

[128] M. Balasse, J.P. Brugal, Y. Dauphin, E.M. Geigl, C. Oberlin, I. Reiche I. (coord), Messages d'Os. Archéométrie du squelette animal et humain. Ed. Archives Contemporaines, coll. Sciences Archéologiques, 530 p., 2015.

[129] J.B. Fourvel, Accumulations par les prédateurs non-humains. ce vol., 2017.

[130] P. Bertran, D. Todisco, J.G. Bordes, L. Vallin, Géoarchéologie et taphonomie des vestiges archéologiques : impacts des processus naturels sur les assemblages et méthodes d'analyse. ce vol., 2017.

[131] G. Delluc avec B. Delluc, M. Roques, La nutrition préhistorique. Périgueux, Pilote 24, 223 p., 1995.

Encart 8. – Paléoentomologie, ichnologie et taphonomie

Jean-Bernard Huchet

CNRS – Muséum national d'Histoire naturelle de Paris – Université de Bordeaux

« La science des insectes n'est donc point aussi futile et aussi dénuée d'intérêt que le pensent des esprits superficiels. Humble et modeste, elle ne jouit pas, il est vrai, d'une brillante renommée ; on a vu cependant qu'elle pouvoit être utile à l'une de ses sœurs, la science de l'Archéologie, qui jusqu'à ce jour avait fait peu de cas de ses services. »

Latreille [1]

1 Introduction

La paléoentomologie [2], qui étudie les restes d'insectes provenant de sédiments quaternaires, est une science récente ayant vu le jour au Royaume-Uni au milieu du siècle dernier [1-5]. Ces recherches ont permis de mettre en évidence que dans certaines conditions environnementales, la chitine, principal élément constitutif du tégument des insectes et autres arthropodes, permettait la préservation de leur exosquelette sur des périodes très longues, pouvant parfois atteindre plusieurs millions d'années [6-9]. L'étude des insectes fossiles et/ou subfossiles offre de nombreuses perspectives et compte de nombreux domaines d'application : reconstructions paléoenvironnementales, paléoclimatiques, épidémiologiques ou encore forensiques.

Lorsque les conditions environnementales et/ou taphonomiques ne permettent pas la préservation des sclérites d'insectes dans les sédiments ni leur fossilisation, c'est par le biais d'une approche ichnologique (étude des traces et empreintes) que la présence et l'activité passée de ces derniers vont pouvoir être mises en évidence. Dans le cadre de ce chapitre, après avoir présenté divers milieux et processus taphonomiques propices à la préservation des restes d'arthropodes, nous nous intéresserons plus spécifiquement aux atteintes ostéolytiques que différents ordres d'insectes sont à même de produire sur les vestiges osseux humains et de faune. Eu égard à l'important polymorphisme des lésions perpétrées par ces bioagents hexapodes sur les ossements, leur distinction d'autres artefacts d'origine taphonomique s'avère d'un réel intérêt pour les paléontologues, archéozoologues, anthropologues et paléopathologistes.

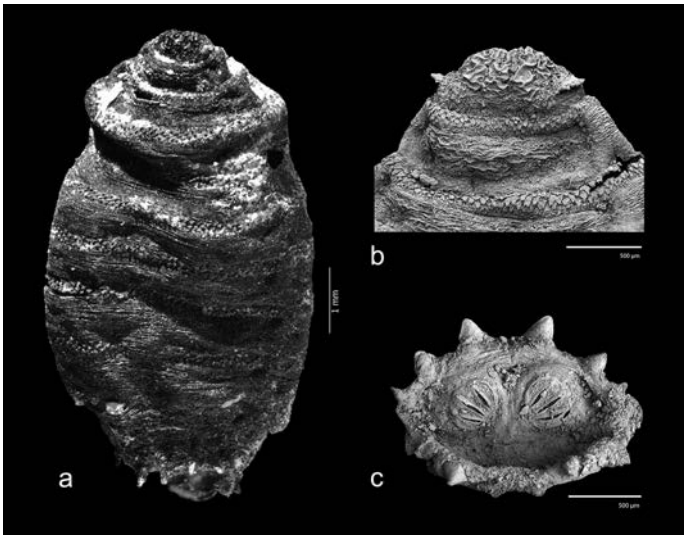


FIGURE 1 – (a) puparium fossile de *Protophormia terraenovae* provenant d'un crâne de *Mammuthus primigenius* (Geinsheim) ; (b) partie antérieure (quatre premiers segments) du puparium ; (c) vue caudale, les stigmates respiratoires postérieurs (au centre) cerclés de tubercules (papilles sensorielles). (Photos [a] G. Oleschinski ; [b-c] B. Mähler.)

2 La préservation des insectes dans les sédiments

À l'instar des ossements, des restes macro-végétaux ou des pollens, l'exosquelette des insectes a propension à se préserver dans des sédiments archéologiques de nature très diverse. Ponel [10] a souligné le fait que « certains sédiments considérés comme "stériles" par les palynologues se révélaient parfaitement exploitables par les paléoentomologistes ». Cependant, au regard de leur constitution physique, tous les ordres d'insectes ne présentent pas les mêmes dispositions morphologiques à résister à l'épreuve du temps. Cette conservation différentielle n'est pas sans conséquence puisqu'elle induit une surreprésentation de certains taxons qui ne sont pas forcément les plus représentatifs d'un environnement à une époque donnée. Ainsi, toute étude d'un assemblage fossile d'invertébrés doit tenir compte de ce biais taphonomique lors de l'interprétation, en ayant en mémoire que la taphocénose ne représente toujours qu'une image déformée et fragmentaire de la zoocénose.

Loin de traiter ici de tous les milieux propices à la conservation des restes entomofauniques, nous aborderons brièvement les contextes et autres processus physico-chimiques les plus remarquables.

2.1 Les milieux anaérobies

Pour une grande part, les investigations paléoentomologiques se fondent sur les pièces anatomiques constitutives de l'insecte ou « sclérites » dans l'identification des entomofaunes fossiles. Les milieux anaérobies, en ralentissant ou inhibant

le développement des bactéries responsables de la putréfaction des matières organiques, se révèlent particulièrement propices à la préservation de ces éléments chitinisés. Les contextes de tourbes, mais également les pergélisols, en bénéficiant d'une humidité permanente (imbibition) figurent assurément parmi les conservatoires les plus remarquables. C'est notamment dans des contextes de ce type qu'on pu être mis en évidence les restes exceptionnellement bien préservés de puparia[3] du diptère nécrophage *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy) (Figure 1) ayant colonisé les restes squelettiques de quelques grands mammifères emblématiques des faunes froides du Pléistocène tels : le bison des steppes (*Bison priscus*) [11-12], le mammouth (*Mammuthus primigenius*) [13-16], le rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*) [17, 14], l'auroch (*Bos primigenius*) ou encore le mégaceros (*Megaloceros giganteus*) [16]. Ces découvertes successives ont permis de reconstituer précisément les différents processus taphonomiques relatifs à l'enfouissement de ces animaux et de proposer des informations relatives à la saisonnalité de leur mort.

2.2 Les processus épigéniques

Si la préservation de l'exosquelette des insectes est intimement liée au milieu d'enfouissement, divers autres processus physico-chimiques permettent également la survivance de ces structures dans le temps long. La minéralisation de bioartefacts, tels que les sclérites d'insectes, résulte de processus épigéniques distincts. La présence de substances minérales dissoutes dans les eaux présentes dans certains sédiments imprègnent et finalement remplacent la matière organique sous une forme minéralisée. Ce type de fossilisation se montre très fréquent dans les environnements riches en matière organiques (latrines, fosses, puits) (Figure 2a-b). En outre, la corrosion de certains métaux, notamment le cuivre, le fer ou le bronze produit, en se dégradant, des solutions de sels métalliques qui recouvrent, imprègnent et finalement remplacent la matière organique sous une forme minéralisée. Ces substitutions d'une matière organique par une matière inorganique reproduisant fidèlement l'organisme primitif se nomment pseudomorphes.

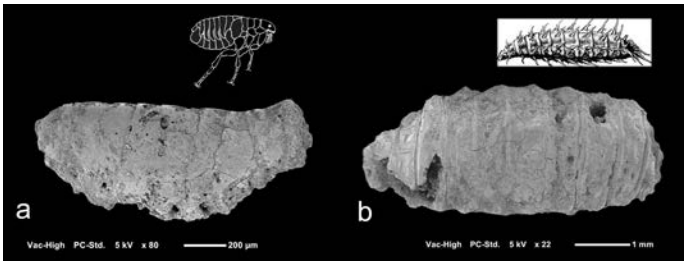


Figure 2 – Insectes provenant d'une latrine d'époque romaine préservés par minéralisation. (a) abdomen d'une puce (Insecta : Siphonaptera) ; (b) puparium du diptère *Fannia scalaris* (F.) (Fanniidae), la « mouche des latrines ». (Photos MEB : M. Lemoine, MNHN, 2014.)

3 Traces et empreintes d'insectes en contexte archéologique

Les traces fossiles de l'activité des insectes présentent une diversité notable : traces de fouissage, galeries ou terriers, déjections, nids pédotrophiques [4]... De même, les substrats sur lesquels ces traces s'impriment et se fossilisent sont tout aussi nombreuses incluant le sédiment, le bois, les coquilles ou encore l'os [18]. Concernant ce dernier support, les traces relatives à l'activité nidificatrice et bioérosive de certains insectes sur les ossements humains et de faune figurent indéniablement parmi les plus remarquables. C'est dans le registre paléontologique, et plus spécifiquement dans des travaux dédiés à l'étude des grands reptiles du Secondaire [19-23] ou à celle de formes éteintes de mammifères terrestres du Tertiaire [24-27], que l'intérêt pour les traces d'activité d'insectes sur les ossements s'est développée. Dans divers travaux récents [28-32], nous avons pu montrer que divers arthropodes produisaient des altérations notables sur le matériel osseux provenant de contexte archéologique. Dans l'état actuel des connaissances, cinq ordres d'insectes ont pu d'ores et déjà être identifiés : les isoptères (termites), les coléoptères (genre *Dermestes* Linné notamment), les hyménoptères (guêpes et abeilles fouisseuses), les lépidoptères (mites kératophages du genre *Ceratophaga* Petersen) et enfin les diptères (larves de certaines mouches nécrophages) [30-32]. Ce nombre est sans doute loin d'être exhaustif.

3.1 Modes de colonisation et bioagents à l'origine d'altérations ostéolytiques

Contrairement à ce que l'on pourrait imaginer, les bioagents à l'origine des atteintes ostéolytiques ne sont pas uniquement des espèces nécrophages colonisant les cadavres de l'instant de leur mort à leur complète squelettisation. Si de nombreux insectes exploitent les signaux olfactifs d'une carcasse exposée à l'air libre et colonisent celle-ci lors de la phase dite « pré-dépositionnelle », d'autres ont propension à intervenir ultérieurement, après l'enfouissement partiel ou complet des vestiges. Au sein de cette dernière catégorie figurent les termites qui apparaissent comme les agents taphonomiques les plus remarquables en étant impliqués à la fois dans les processus de bioturbation des sites archéologiques [33-36] et en perpétrant des atteintes majeures sur les ossements [37-39, 28]. Diagnostiquer les lésions ostéolytiques d'autres artefacts ou d'éventuelles pathologies est d'un intérêt majeur lors de l'étude taphonomique d'un site. Des données précises sur l'écologie des insectes ayant été précédemment publiées [31, 32], nous nous focaliserons ici plus spécifiquement sur les signatures taphonomiques de quelques-uns des principaux bioagents et sur les moyens de les discriminer.

3.1.1 Les termites souterrains (Isoptera)

À l'échelle de la planète, de très nombreuses espèces appartenant à des genres et des familles distinctes sont à l'origine de dégradations notables sur les restes osseux humains et de faune. Si la colonisation est le plus souvent souterraine, détruisant les restes enfouis à des degrés divers de la diagénèse [39], les termites

figurent également au sein des cortèges d'insectes nécrophages en colonisant également des cadavres frais ou en phase active de décomposition [40-44]. Selon Thorne et Kimsey [40], la nécrophagie et l'ostéophagie occasionnelle des termites seraient pour ces insectes un moyen de pallier les déficiences en azote qu'un régime strictement xylophage ne permet de suppléer. Les sabots, les cornes des ongulés et autres parties organiques molles ne se conservant ordinairement pas en contexte archéologique, nous n'aborderons ici que les altérations perpétrées sur les ossements.

Plus que tout autre agent s'attaquant à l'os, l'action bioérosive des termites se révèle extrêmement variable et polymorphe allant de simples micro-altérations surfaciques à la destruction complète de l'ensemble du squelette. Cependant, diverses traces spécifiques, seules ou combinées, permettent le plus souvent un diagnostic fiable. Parmi les signatures caractéristiques des termites, la présence de carton stercoral est un indice déterminant. Il s'agit d'un mortier très compact et adhérent, constitué de salive, d'excréments et de sédiment amalgamés recouvrant la surface des ossements et ennoyant fréquemment les tissus spongieux (Figure 3a). Des portions de galeries tunnels (Figure 3b) ou les stigmates que celles-ci laissent sur la surface des ossements sont également fréquentes en contexte archéologique (Figure 3c). À ces artefacts, on note également la présence de nombreuses macules fécales punctiformes qui recouvrent les surfaces à la périphérie des zones altérées (Figure 3d). Les restes enfouis font fréquemment l'objet de colonisations successives par les termites et il n'est pas rare d'observer des traces d'activité surfaciques qui s'entrecoupent (Figure 3e). L'examen à fort grossissement et en éclairage rasant des aires altérées permet de distinguer des microtraces « en étoile » qui figurent parmi les éléments les plus caractéristiques de l'activité des isoptères (Figure 3f). Ces impressions stellaires sont la signature mécanique de l'action des mandibules sur l'os. De forme variable selon les taxons incriminés, elles sont plus fréquemment observées à la périphérie des zones perforées. Quand les éléments osseux font l'objet d'une colonisation massive ou sur le long terme, les atteintes ostéolytiques se montrent beaucoup plus importantes, se traduisant par des perforations partielles « en pallier » (Figures 3g-h et 4) ou complètes de la matrice osseuse ainsi que des réseaux de galeries sous-corticales pouvant atteindre par place la cavité médullaire (Figure 3g). Certains taxons particulièrement destructeurs tels *Coptotermes gestroi* (Wasmann) (Rhinotermitidae) [45] ou *Odontotermes rothschildianus* (Sjöstedt) (Termitidae) (Huchet, inédit), ont la capacité de réduire un squelette en poudre. Les grandes similitudes entre certaines lésions perpétrées par les termites et des atteintes pathologiques (pseudopathologies) ont été à l'origine de regrettables erreurs diagnostiques en attribuant notamment les altérations ostéolytiques présentes sur des vestiges humains anciens de Nubie à la syphilis [46, 47].

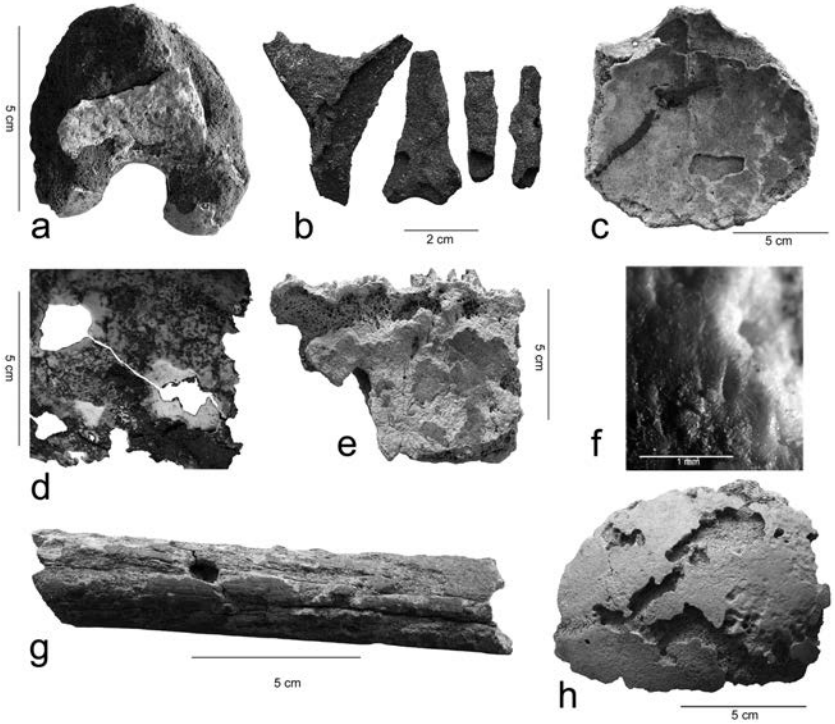


FIGURE 3 – Exemples de traces d'activité et d'atteintes ostéolytiques. (a) portion distale de fémur humain ennoyé dans du carton stercoral (civilisation Mochica, Huaca de la Luna, Pérou) ; (b) fragments de galerie-tunnels du termite souterrain *Amitermes lunae* Scheffrahn provenant d'une tombe mochica (même site) ; (c) galerie-tunnel de termite souterrain et perforation en palier sur la partie interne d'un os frontal (Huaca de la Luna, Pérou) ; (d) traces rémanentes de carton stercoral et de galeries sur l'endocrâne d'un sujet immature d'époque méroïtique (Sedeinga, Soudan) ; (e) portion d'os pariétal fortement dégradé par l'action bioérosive des termites ; (f) lésions « en étoile » générées par les mandibules de termites souterrains sur la table externe d'un crâne d'un sujet immature (île de Saï, Soudan) ; (g) fragment de fémur présentant une perforation ainsi qu'une érosion surfacique dues à l'activité de termites ; (h) réseau de galeries sous-corticales corrélées à l'action de termites sur un fragment de crâne Maya (Rio Bec, Mexique). (Photos [a-c-e-g] C. Favard ; [b-f] J.-B. Huchet ; [d] A. Chen ; [h] G. Pereira.)



Figure 4 – Crâne de sacrifié humain fortement altéré par l'action des termites souterrains (Chotuna, Lambayeque, Pérou). On note la présence de très nombreuses traces de carton stercoral, des portions de galerie-tunnels au niveau du frontal ainsi qu'une galerie sous-corticale au-dessus de l'orbite droite. (Photo Sam Scholes, Utah Valley University, Orem, Utah, USA et Haagen D. Klaus, George Mason University, Fairfax, Virginie, USA).

3.1.2 Les Dermestes (Coleoptera)

Les insectes appartenant au genre *Dermestes* Linné (Dermestidae), étymologiquement « mangeur de peau », comptent de nombreux représentants de par le monde. Dans la nature, les adultes et leurs larves se rencontrent sous les charognes à différents stades de la décomposition *post-mortem* avec cependant une prédilection pour les cadavres en état de dessiccation avancé [48]. Lors de la pupation (passage à l'état adulte), les larves construisent des loges cylindriques (chambres pupales) d'un diamètre moyen de 3 à 4 mm dans des matériaux les plus divers (bois, plâtre, pierres d'édifices…) [49] incluant également l'os. Contrairement aux termites qui ont la capacité de coloniser indifféremment des os exposés en surface ou profondément enfouis, les coléoptères du genre *Dermestes* exploitent les charognes desséchées lorsque que ces dernières sont à l'air libre ou dans un espace souterrain aéré comme les grottes ou encore les tombes en puits.

Les traces résultant de l'action des *Dermestes* ont été identifiées sur des os de dinosaures du Jurassique [50], du Crétacé (51] ainsi que sur certains restes osseux de Rhinocerotidae tertiaires des Phosphorites du Quercy [26]. En contexte archéologique, les premières découvertes de chambres de pupation ont conduit certains auteurs à suggérer que les multiples perforations observées sur des ossements humains étaient de nature anthropique, vraisemblablement pratiquées avec un poinçon en os [52]. Nous avons montré, depuis lors, tout l'intérêt de la reconnaissance de ces chambres pupales et leur intérêt taphonomique dans la reconstitution de pratiques funéraires de l'âge du Bronze en Israël [29]. Eu l'égard à la biologie des espèces du genre *Dermestes*, la présence de chambres de pupation implique que les ossements sont restés exposés sur une période antérieure à l'enfouissement (ou à l'inhumation) de plusieurs semaines [29, 31].

Si l'identification des chambres pupales se montre relativement aisée, d'autres altérations dues aux *Dermestes* se révèlent d'un diagnostic difficile. Dans ce dernier cas, ce sont préférentiellement les épiphyses qui sont rongées et dégradées, entraînant la formation de cavités et la mise à nu de l'os spongieux. Des chambres de pupation sont parfois visibles au niveau de ces aires dégradées (Figure 3i). Des expérimentations conduites à l'Université de Bradford (Royaume-Uni) sur des épiphyses de bovidae immatures ont montré que les atteintes ostéolytiques de *Dermestes maculatus* Degeer produisaient des stigmates singuliers sur les surfaces articulaires, constituant des réseaux de galeries superficielles sinueuses. Lorsque les ossements sont de taille réduite, l'action des *Dermestes* peut conduire à leur complète destruction [53, 54]. Les atteintes ostéolytiqus des *Dermestes* se révèlent proches de celles produites par d'autres coléoptères (celles dues aux larves de certains Tenebrionidae notamment) [55] et le recours à des expérimentations serait nécessaire pour permettre un diagnostic fiable.

Les chambres de pupation, quant à elles, se montrent très caractéristiques. D'un diamètre peu variable (3-4 mm), elles se trouvent préférentiellement sur les parties où l'os présente une certaine épaisseur (os long notamment). Cependant, nous avons pu observer ces dernières sur des fragments de crânes humains (Huchet, inédit). Les chambres pupales sont rarement isolées et certains os en sont littéralement criblés (Figure 3j). En coupe, elles se présentent sous forme de puits verticaux ou sous la forme d'alvéoles ovoïdes ou elliptiques. Leur profondeur correspond à la taille des futures nymphes (4,5 mm en moyenne). Dans la majorité des cas, le creusement s'effectue de l'extérieur vers l'intérieur et ces dernières atteignent fréquemment la cavité médullaire. Comme le soulignent Martin et West [24], les loges nymphales, le plus souvent creusées au niveau des tissus desséchés, ne sont visibles que lorsque les os sont totalement décharnés. L'épaisseur des tissus présents au moment de l'activité excavatrice des larves est à l'origine des écarts dans la profondeur finale des loges pupales au niveau de l'os sous-jacent.

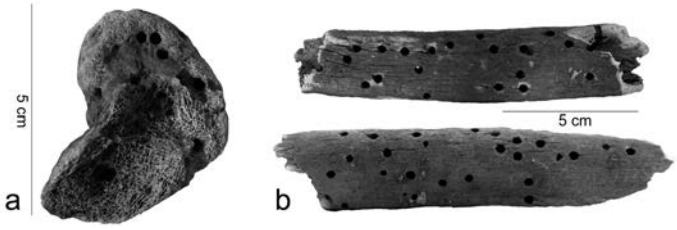


Figure 5 – (a) chambres de pupation de *Dermestes* sp. sur une partie d'os spongieux de période ottomane (Tel-es-Safi, Israël) ; (b) *idem*, sur fragments de diaphyses d'os longs humains (même site). (Photos J.-B. Huchet.)

3.1.3 Les guêpes fouisseuses (Hymenoptera)

À l'instar des termites, l'activité excavatrice de divers insectes nidifiant dans le sol est à même de produire des bioturbations notables dans les sédiments archéologiques. Pittoni [56], lors de la fouille d'une nécropole d'époque romaine (IV^{e}-V^{e} siècle AD) en Sardaigne, a pu mettre en évidence que les bioérosions énigmatiques identifiées sur plus de la moitié des squelettes humains étaient dues à des hyménoptères fouisseurs. Ces bioagents étant encore actifs au moment de la fouille, leur étude a permis de reconnaître deux familles distinctes : les Halictidae et les Sphecidae. Si les éléments minéraux autochtones du sol (roches, galets…) apparaissent comme un obstacle infranchissable, les ossements fragilisés par les processus de diagenèse vont être forés et traversés par les hyménoptères et parfois même utilisés dans l'élaboration de chambres de nidification (Figure 6a). Si l'ensemble du squelette postcrânien peut être affecté, les atteintes les plus remarquables se situent au niveau du crâne (Figure 6b). Elles se présentent sous l'aspect de perforations circulaires, superficielles ou perforantes, d'un diamètre variant de 2 à 20 mm, en relation avec la dimension corporelle des taxons incriminés. Lors de la fouille, la présence de galeries creusées dans le sol apparaît comme un indicateur pertinent. Une attention toute particulière doit être apportée lors du relevé de terrain (inventaire des perforations *in situ* au niveau des ossements et de l'emballage sédimentaire) voire de différer le lavage post-fouille tant que l'étude taphonomique des matériaux exhumés n'a pas été effectuée.

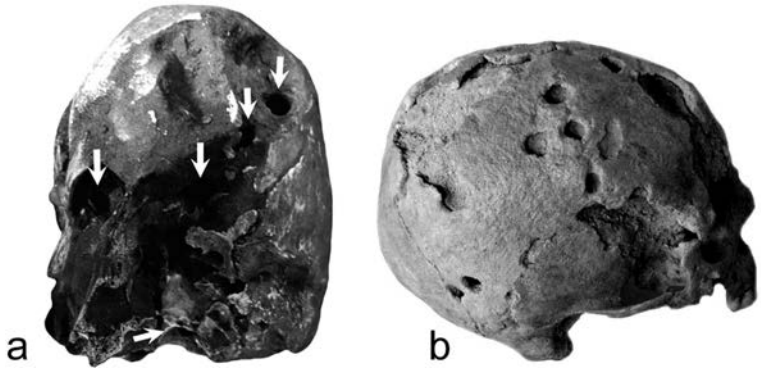


Figure 6 – Altérations ostéolytiques et traces d'activité d'hyménoptères fouisseurs. (a) galeries d'hyménoptères et perforations sur un crâne du Bronze ancien (cimetière de Tsepi, côte-est de l'Attique, Grèce) ; (b) crâne d'époque romaine présentant de multiples perforations de la voûte crânienne et érosion de la corticale dues à l'activité fouisseuse de l'hyménoptère *Philantus triangulum* F. (Sphecidae) (nécropole de Pill'e Matta, Sardaigne, IV^{e}-V^{e} siècle AD). (Photos [a] E. Prevedorou, The American School of Classical Studies, Athènes, 2016 ; [b] d'après E. Pittoni, 2009, John Wiley & Sons, Ltd, 2012.)

4 Conclusion

De par leur foisonnante diversité et l'extrême spécialisation écologique et/ou trophique de certains taxons, les insectes figurent incontestablement parmi les indicateurs privilégiés dans le secteur de la paléoécologie en permettant des reconstructions paléoenvironnementales et paléoclimatiques des plus pertinentes. Combinée à l'approche ichnologique, la paléoentomologie, se révèle être une science particulièrement efficiente dans la compréhension et l'interprétation de processus taphonomiques pré- ou post-dépositionnels. Ainsi, dans les domaines spécifiques de la paléontologie, de l'archéozoologie et de l'anthropologie biologique, la reconnaissance des bioérosions imputables aux hexapodes se montre très précieuse dans la discrimination de faits *ante-mortem* (anthropiques, pathologiques...) de certains processus *post-mortem* appartenant au registre de la taphonomie. Si les principaux bioagents à l'origine d'altérations sur les ossements commencent aujourd'hui à être identifiés et leurs atteintes référencées, l'approche « ichnoarchéologique » [57], encore peu développée, apparaît, dans le domaine particulier de la taphonomie, comme un domaine d'investigation des plus prometteurs.

Remerciements

Nous tenons à remercier ici les différents collègues qui nous ont fourni du matériel ou certaines des photos illustrant cet article : le D[r] Aren Maeir et Yair Sapir (Bar Ilan University, Israël) pour nous avoir confié l'étude des ossements de Tell-es-Safi, Sam Scholes (Utah Valley University, Orem, Utah, USA), Haagen D. Klaus (George Mason University, Fairfax, Virginie, USA) pour la photo du sacrifié du site de Chotuna (Lambayeque, Pérou), ainsi que G. Oleschinski et B. Mähler (Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Universität Bonn, Allemagne) pour les photos des puparia fossiles de *Protophormia. Terraenovae*. Nous remercions également G. Pereira (UMR 8096 « Archéologie des Amériques », Université Paris-I – Panthéon-Sorbonne) pour la photo du crâne Maya de Rio Bec (Mexique) altéré par les termites, C. Favard (PACEA, Université de Bordeaux) pour les clichés d'ossements humains de la Huaca de la Luna (Pérou), A. Chen (Mission Sedeinga, Section française de la Direction des antiquités du Soudan) pour les photos de restes humains de Sedeinga, et enfin E. Prevedorou (The American School of Classical Studies, Athènes) pour nous avoir autorisé à reproduire la photo du crâne du Bronze ancien de Tsepi (Grèce).

Références

[1] J. Osborne, An insect fauna of Late Bronze Age date from Wilsford, Wiltshire. Journal of Animal Ecology. 38, 555-566, 1969.

[2] P.C. Buckland, « The use of insect remains in the interpretation of archaeological environments » Geoarchaeology. Earth Science and the Past, eds. Davidson & Shackley, Duckworth, London. p. 369-396, 1976.

[3] G. R. Coope, « Quaternary Coleoptera as aids in the interpretation of environmental history » British Quaternary Studies : Recent Advances, ed. F. W. Shotton, Oxford University Press, Oxford. p. 55-68, 1977.

[4] G. R. Coope, « Coleoptera analysis » dans Handbook of HoIocene Palaeoecology and Palaeohydrology, ed. B. E. Berglund, J. Wiley et Sons, New York. p. 703-713, 1986.[5] G. R. Coope, « The invasion of Northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera » dans Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin, eds. F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche, Kluwer, Dordrecht. p. 203-215, 1990.

[6] K. Flach, Über zwei fossile Silphiden (Coleoptera) aus den Phosphoriten von Caylux. Deutsche entomologische Zeitschrift. 105-109, 1890.[7] E. Handschin, Insekten aus den Phosphoriten des Quercy. Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen. 64, 1-23, 1944.

[8] J. W Kitching, Note on a fossil puparium (Diptera – Calliphoridae) from the Limeworks Quarry, Makapansgat, Potgietersrus. South African Journal of Science. 55(11), 280-281, 1959.

[9] J.W. Kitching, On some fossil arthropoda from the limeworks, Makapansgat, Potgietersrus. Palaeontologica africana. 23, 63-68, 1980.

[10] P. Ponel, Les Coléoptères du Quaternaire : leur rôle dans la reconstruction des paléoclimats et des paléoécosystèmes. Bulletin d'Ecologie. 24(1), 5-16, 1993.

[11] A. Gautier, H. Schumann, Puparia of the subarctic or black blowfly *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830) in a skull of a Late Eemian (?) bison at Zemst, Brabant (Belgium). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 14, 119-125, 1973.

[12] M. Vervoenen, Pleistocene vleesvliegenpuparia uit hoornpitten van *Bison priscus*. Cranium. 6(2), 57-58, 1991.

[13] G. R. Coope, A. M. Lister, Late-glacial mammoth skeletons from Condover, Shropshire, England. Nature. 330, 472-474, 1987.

[14] M. Germonpré, M. Leclerq, Des pupes de *Protophormia terraenovae* associées à des mammifères pléistocènes de la Vallée flamande (Belgique). Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. 64, 265-268, 1994.

[15] Y. Z. Erzinçlioglu, « Fly puparia associated with the Condover mammoths » dans Late-glacial mammoth skeletons (*Mammuthus primigenius*) from Condover (Shropshire, UK) : anatomy, pathology, taphonomy and chronological significance, éd. A.M. Lister, Geological Journal. 44, 474-479, 2009.

[16] M. Mähler, T. Wappler, M. Sanmugaraja, F. Menger, W. von Koenigswald, Upper Pleistocene blow flies (Diptera : Calliphoridae) trapped in fossilized crania of large mammals discovered from gravel pits in the Rhine rift valley from Hesse (Germany). Palaeontologia Electronica. 19.2.13A, 1-12, 2016.

[17] A. Gautier, Fossiele vliegenmaden (*Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830) in een schedel van de wolharige neushoorn (*Coelodonta antiquitatis*) uit het Onder-Wurmiaan te Dendermonde (Oost-Vlaanderen, Belgie). Natuurwetenschappe-lijk Tijdschrift. 56, 76-84, 1974.

[18] M. Bertling, S. J. Braddy, R. Bromley, G. R. Demathieu, J. Genise, R. Mikuláš, J. Nielsen, K. Nielsen, A. Rindsberg, M. Schlirf, A. Uchman, Names for trace fossils : a uniform approach. Lethaia. 39(3), 265-286, 2006.

[19] I. S. Paik, Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 157, 213-225, 2000.

[20] E. M. Roberts, R. R. Rogers, B. Z. Foreman, Continental insect borings in dinosaur bone : samples from the late Cretaceous of Madagascar and Utah. Journal of Paleontology. 81(1), 201-208, 2007.

[21] B. Britt, R. D. Scheetz, A. Dangerfield, A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. Ichnos. 15(2), 59-71, 2008

[22] K. Chin, J. R. Bishop, « Exploited twice : bored bone in a theropod coprolite from the Jurassic Morrison Formation of Utah, U.S.A » dans Sediment-organism Interactions : A Multifaceted Ichnology, eds. R. G. Bromley, L. A. Buatois, G. Mángano, J.-F. Genise, R.N. Melchor, SEPM Special Publication 88. p. 379-387, 2008.

[23] K. S. Bader, S. T. Hasiotis, L. D. Martin, Application of Forensic Science Techniques to Trace Fossils on Dinosaur Bones from a Quarry in the Upper Jurassic Morrison Formation, Northeastern Wyoming. Palaios. 24(3), 140-158, 2009.

[24] L. D. Martin, D. L. West, The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 113, 303-310, 1995.

[25] T. M. Kaiser, Proposed fossil insect modification to fossil mammalian bone from Plio-Pleistocene hominid-bearing deposits of Laetoli (Northern Tanzania). Annals of the Entomological Society of America. 93, 693-700, 2000.

[26] F. Laudet, P. O. Antoine, Des chambres de pupation de Dermestidae (Insecta : Coleoptera) sur un os de mammifère tertiaire (phosphorites du Quercy) : implications taphonomiques et paléoenvironnementales. Geobios. 37(3), 376-381, 2004.

[27] V. H. Dominato, D. Mothe, L. S. Avilla, C. Bertoni-Machado, Acao de insetos em vertebras de *Stegomastodon waringi* (Mammalia : Gomphotheriidae) do Pleistoceno de Aguas de Araxa, Minas Gerais, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia. 12, 77-82, 2009.

[28] J.-B. Huchet, D. Deverly, B. Gutierrez, C. Chauchat, Taphonomic evidence of a human skeleton gnawed by termites in a Moche civilisation grave at Huaca de la Luna, Peru. International Journal of Osteoarchaeology. 2, 92-102, 2011.

[29] J.-B. Huchet, F. Le Mort, R. Rabinovich, S. Blau, H. Coqueugniot, B. Arensburg, Identification of dermestid pupal chambers on Southern Levant human bones : Inference for reconstruction of Middle Bronze Age mortuary practices. Journal of Archaeological Science. 40(10), 3793-3803, 2013.

[30] J.-B. Huchet, Insect remains and their traces : relevant fossil witnesses in the reconstruction of past funerary practices. Anthropologie (Brno). Special issue paper : Methodological approaches in Funerary Archaeology and corpse taphonomy. 52(3), 329-346, 2014a.

[31] J.-B. Huchet, « Approche ichnologique et taphonomique des altérations ostéolytiques dues aux insectes en contexte archéologique » dans Manuel de Taphonomie, éds. C. Denys, M. Patou-Mathis, Actes Sud - Errance, collection « Archéologiques », Muséum National d'Histoire naturelle & CNRS, Paris. p. 185-207, 2014b.

[32] J.-B. Huchet, « L'archéoentomologie funéraire » dans Insectes, cadavres et scènes de crime, Principes et applications de l'entomologie médico-légale, éds. D. Charabidze, M. Gosselin, De Boeck, Bruxelles. p. 201-224, 2014c.

[33] W. R. Wood, D. L. Johnson, A survey of disturbance processes in archaeological site. Advances in Archaeological Method and Theory. 1, 315-381, 1978.

[34] S. McBrearty, Consider the humble termite : termites as agents of post-deposition disturbance at African archaeological sites. Journal of Archaeological Science. 17, 111-143, 1990.

[35] C. L. Balek, Buried artifacts in stable upland sites and the role of bioturbation : A review. Geoarchaeology. 17(1), 41-51, 2002.

[36] K. D. Fowler, H. J. Greenfield, L. O. Van Schalkwyk, The effects of burrowing activity on archaeological sites : Ndondondwane, South Africa. Geoarchaeology. 19, 441-470, 2004.

[37] D. E. Derry, Damage done to skulls and bones by termites. Nature. 86, 245-246, 1911.

[38] J. A. Watson, H. M. Abbey, The effects of termites (Isoptera) on bone : some archaeological implications. Sociobiology. 11(3), 245-254, 1986.

[39] L. R. Backwell, A. Parkinson, E. Roberts, F. d'Errico, J.-B. Huchet, Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 337-338, 72-87, 2012.

[40] B. L. Thorne, R. B. Kimsey, Attraction of neotropical *Nasutitermes* termites to carrion. Biotropica. 15(4), 295-296, 1983.

[41] Y. Velásquez, Checklist of arthropods associated with rat carrion in a montane locality of northern Venezuela. Forensic Science International. 174(1), 68-70, 2008.

[42] M. S. Ekanem, M. C. Dike, Arthropod succession on pig carcasses in Southeastern Nigeria. Papéis Avulsos de Zoologia da Universidade de São Paulo. 50, 562-570, 2010.

[43] M. H. Villet, African carrion ecosystems and their insect communities in relation to forensic entomology. Pest Technology. 5, 1-15, 2011.

[44] A. C. Prestes, K. P. Tepedino, C. Kosmann, J. R. Pujol-Luz, First record of *Rhynchotermes nasutissimus* (Silvestri) (Isoptera : Syntermitinae) associated with Rat Carrion in Brasília, Brazil. EntomoBrasilis. 7(1), 58-61, 2014.

[45] D. V. Fuzinato, S. F. S. M. Silva, L. R. Fontes, D. N. Vieira, M.C. N. Mendonça, J.L. Morais, M. Marino, « Archeology of death and forensic sciences in Mosteiro da Luz, São Paulo, Brazil (XIX Century) : the excavation can make a difference in forensic anthropological study of mummies and skeletons » dans Acta Medicinae Legalis et Socialis, éds. D. Nuno Vieira, A. Busuttil, D. Cusack, P. Beth, Imprensa da Universidade de Coimbra / Academia Internacional de Medicina Legal, Coimbra. p. 23-28, 2010.

[46] D. Fouquet, « Recherches sur les crânes de l'époque de la pierre taillée en Egypte » dans Recherches sur les origines de l'Egypte. Ethnographie préhistorique et tombeau royal de Négadah, éd. J. De Morgan,. E. Leroux, Paris. p. 269-380, 1897.

[47] L. Lortet, Crâne syphilitique et nécropoles préhistoriques de la Haute Egypte. Bulletin de la Société d'Anthropologie de Lyon. 26, 211-226, 1907.

[48] J. H. Byrd, J. L. Castner, Forensic entomology : the utility of arthropods in legal investigations, 2nd ed., CRC press, Boca Raton, 705 pages, 2009.

[49] H. E. Hinton, A monograph of the beetles associated with stored products. Vol. I, British Museum (Natural History), London, viii+443 pages, 1945.

[50] S. T. Hasiotis, A. R. Fiorillo, R. R. Hanna, « A preliminary report on borings in Jurassic dinosaur bones : Trace fossil evidence of beetle interactions with vertebrates » dans Vertebrate Fossils of Utah, éd. D. D. Gillette, Miscellaneous Publication 99. p. 193-200, 1999.

[51] R. R. Rogers, Non-Marine Borings in Dinosaur Bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, Northwestern Montana. Journal of Vertebrate Paleontology 12(4), 528-531, 1992.

[52] D. Ferembach, A. Furshpan, J. Perrot, « Une sépulture collective du Bronze moyen II AB à Kh. Minha (Munhata), Israel » dans Report on archaeological work at Suwwanet Eth-Thaniya, Tananir, and Khirbet Minha (Munhata), éd. G. M. Landes, Scholars Press American schools of Oriental research. p. 87-117, 1975.

[53] R. M. Timm, Dermestids. Field Museum of Natural History Bulletin. 53(2), 14-18, 1982.

[54] E. M. Roberts, R. R. Rogers, B. Z. Foreman, An experimental approach to identifying and interpreting dermestid (Insecta, Coleoptera) bone modification. Journal of Vertebrate Paleontology. 23, 89A-90A, 2003.

[55] J. Nassar, J. Abdul-Massih, J. Chahoud, J.-B. Huchet, T. Zaven, T., Données nouvelles sur les nécropoles antiques de Beyrouth : l'hypogée d'Ashrafiyeh 1598. Bulletin d'archéologie et d'architecture libanaises. (sous presse).

[56] E. Pittoni, Necropoli of Pill'e Matta Quartucciu (Cagliari, Sardinia) : wild bee and solitary wasp activity and bone diagenetic factors. International Journal of Osteoarchaeology. 19, 386-396, 2009.

[57] A. Baucon, S. Privitera, D. Morandi Bonacossi, A. Canci, C. Neto de Carvalho, E. Kyriazi, J. Laborel, F. Laborel-Deguen, C. Morhange, N. Marriner, « Principles of Ichnoarchaeology : new frontiers for studying past times » dans *Italian Ichnology* 8, eds. M. Avanzini, F. Petti, Studi Trentini in Scienze Naturali, Acta Geologica. p. 43-72, 2008.

1. P. A. Latreille, *Mémoires sur divers sujets de l'Histoire naturelle des Insectes, de Géographie ancienne et de Chronologie*, Déterville, Paris, 1819, p. 165.

2. On utilise préférentiellement le terme « archéoentomologie » lorsque les sites étudiés sont anthropiques.

3. Lors de la nymphose (passage de la larve à l'adulte), l'enveloppe externe de « l'asticot » se durcit et constitue un petit tonnelet rigide (puparium / plur. puparia) à l'intérieur duquel l'insecte se métamorphose.

4. Terriers, galeries et chambres généralement creusées dans le sol par divers arthropodes au sein desquels les adultes entreposent de la nourriture destinée aux larves.