Chapitre 16

L'analyse de la micro- et méso-usure dentaire : méthodes et applications en archéozoologie

Florent Rivals
ICREA (Institució Catalana de Recerca i Estudis Avançats), Barcelona, Espagne.
Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social), C. Marcel.lí Domingo s/n,
Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Espagne.
Universitat Rovira i Virgili (URV), Àrea de Prehistòria, Avinguda de Catalunya 35, 43002 Tarragona, Espagne

16.1 Introduction et historique

Le régime alimentaire est largement reconnu comme le paramètre le plus important qui sous-tend les différences comportementales et écologiques chez les animaux actuels. L'étude de l'alimentation des vertébrés fossiles, et des mammifères en particulier, à partir de leurs restes dentaires a longtemps été traitée à partir de l'analyse des adaptations fonctionnelles générales (morphologie du maxillaire et de la mandibule, degré d'hypsodontie des molaires, etc). Toutefois, la morphologie reflète plutôt l'adaptation d'une lignée au cours de son évolution et non pas des caractéristiques réelles de l'individu analysé. L'usure dentaire est, avec l'analyse des isotopes stables, un des moyens les plus fiables pour déduire les régimes alimentaires des populations fossiles. Cette approche implique l'étude des traces d'usure macro- et microscopiques sur les surfaces dentaires. Elle est applicable à un large éventail d'espèces et donne un enregistrement direct de ce qu'un individu a consommé pendant une partie de sa vie.

L'analyse de l'usure dentaire fait référence à deux méthodes d'étude du régime alimentaire : la méso-usure [1] et la micro-usure [2-4]. Ces deux méthodes font référence à deux échelles d'analyse, macroscopique (méso-usure) et microscopique (micro-usure), qui correspondent à différentes échelles temporelles, donnant accès à des périodes très différentes de l'histoire de la vie d'un animal. La méso-usure, qui analyse de manière macroscopique la morphologie et le relief des cuspides dentaires, est un indicateur du régime alimentaire sur une « longue » échelle temporelle (semaines–mois) [1]. Cette méthode donne une bonne approximation de l'alimentation globale et les conditions écologiques annuelles générales. La micro-usure est

un signal sur une échelle temporelle courte (heures–jours) [5]. Elle donne des informations sur le régime alimentaire au moment de la mort de l'animal (*last supper phenomenon* [6]) et sur les conditions écologiques locales ou saisonnières. L'utilisation combinée des deux méthodes pour la reconstruction de l'alimentation des ongulés fossiles permet donc de tirer des conclusions concernant les variations saisonnières dans les habitudes alimentaires d'une espèce.

L'identification du régime alimentaire des espèces composant une communauté animale fossile nous permet de déduire le rôle écologique de chaque taxon dans un habitat donné. Dans le cas des ongulés herbivores, qui sont de bons indicateurs environnementaux, les différentes espèces peuvent se répartir en quatre catégories alimentaires :

- Les brouteurs de feuilles (folivores), qui s'alimentent de plantes dicotylédones ligneuses et non ligneuses.

- Les paisseurs, qui se nourrissent de graminées (plantes monocotylédones très abrasives car riches en phytolithes).

- Les mangeurs mixtes qui s'alimentent de manière non sélective des deux types de plantes ou alternent de manière saisonnière entre les deux types.

- Les frugivores, qui s'alimentent de fruits i.e. du péricarpe et des graines qu'il contient.

Historiquement, c'est la micro-usure qui a été développée en premier. Dans les années 1950, Butler [7] et Mills [8] ont reconnu que l'orientation des rayures microscopiques observées à la loupe binoculaire sur les facettes d'usure occlusales des dents pouvait être utilisée pour déduire les directions de mouvements de mastication, et sans doute, le régime alimentaire. Ce travail a été suivi par celui de Baker *et al.* [9] qui confirme que l'usure dentaire sur les dents de moutons résultait de la mastication, et qu'elle est causée par les phytolithes contenus dans les végétaux et les particules de quartz exogène provenant du sol et ingérées par l'animal en même temps que les végétaux. A la fin des années 70 plusieurs chercheurs adoptent le microscope électronique à balayage pour étudier de manière quantitative les comportements alimentaires des mammifères actuels et fossiles [4, 10, 11].

Une grande partie de la recherche sur l'usure dentaire qui a été menée jusqu'à présent a porté sur les primates, et les hominidés en particulier [12-16] et les ongulés sauvages [2, 17-23] et domestiques [24-26]. Les espèces actuelles sont utilisées comme modèles pour reconstituer le régime alimentaire des espèces fossiles. Ces dernières années d'autres groupes ont été étudiés, notamment les carnivores [27-29].

16.2 Méthodes d'analyse de l'usure dentaire

16.2.1 Méso-usure dentaire

La méthode d'analyse de la méso-usure a été introduite en 2000 par Fortelius et Solounias [1] comme un moyen efficace et facile de déterminer le régime alimentaire d'une espèce au sein d'un spectre qui varie depuis les brouteurs stricts aux paisseurs

stricts. Cette méthode analyse la morphologie des cuspides dentaires des ongulés herbivores. Elle s'applique à la plupart taxons ayant des dents de type sélénodonte (Cervidae et Bovidae) ou lophodonte (Equidae et Rhinocerotidae), mais ne peut s'utiliser ni pour les suidés (ces derniers étant bunodontes), ni pour les proboscidiens.

Les processus d'usure dentaire et, par conséquence la morphologie des cuspides dentaires, sont contrôlés par deux forces de mastication : l'attrition (contact dent contre dent) et l'abrasion (contact dent contre aliments) [30, 31]. L'équilibre entre ces deux forces défini un type d'usure (morphologie des cuspides) qui est stable sur une longue période de temps [1, 32, 33]. Cette approche a été appliquée avec succès aux ongulés actuels et fossiles tels que : équidés, cervidés, ou bovidés.

La méso-usure est analysée à partir de l'observation macroscopique de la cuspide vestibulaire la plus « pointue » de la deuxième molaire supérieure (paracône ou métacône). Deux variables sont observées de manière macroscopique : le relief occlusal et la forme de la cuspide (Figure 1). Le relief de la cuspide est défini comme élevé (*high*) ou faible (*low*), en fonction de la hauteur des cuspides au-dessus de la vallée qui les sépare. Un relief négatif (cuspide plus basse que les bords) est parfois observé chez les équidés hypsodontes, et est traité comme faible relief. La variable de morphologie des cuspides comprend trois attributs : pointue (*sharp*), arrondie (*round*) ou plane (*blunt*) selon le degré de développement des facettes d'usure.

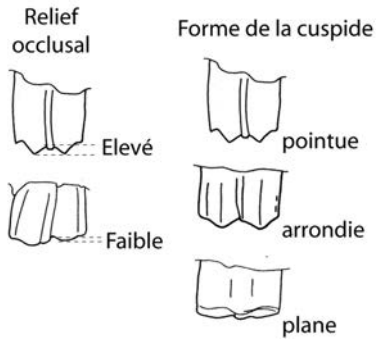


Figure 1 – Variables et attributs utilisés pour l'analyse de la méso-usure dentaire : relief occlusal et la forme de la cuspide.

Les deux variables n'étant pas totalement indépendantes, Rivals *et al.* [34] et Mihlbachler *et al.* [35] ont proposé une standardisation de la méthode en développant une échelle univariée de méso-usure combinant à la fois le relief occlusal et la forme des cuspides. Cette échelle permet de classifier la forme des cuspides en sept catégories (Figure 2).

Seuls les individus adultes sont sélectionnés, c'est-à-dire ceux dont la dernière molaire est en occlusion et la première molaire conserve une morphologie d'occlusion similaire à celle de la deuxième molaire [1, 36]. Par conséquent, l'effet de l'âge sur le type d'usure est réduit au minimum.

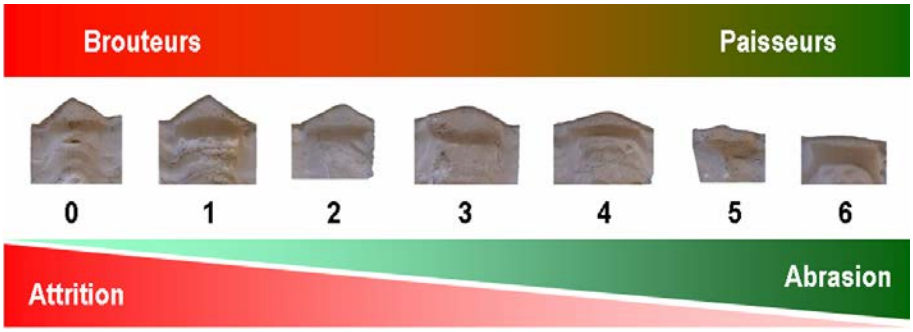


Figure 2 – Echelle de quantification de la méso-usure en fonction du degré d'abrasion et d'attrition chez les mammifères herbivores (dents de cheval dans cet exemple).

La méso-usure est analysée pour chaque individu et ensuite moyennée pour l'ensemble de l'échantillon, par espèces, par gisements, et par niveaux archéologiques. Ce « degré » de méso-usure (*mesowear score*), compris entre '0' et '6', est ensuite comparé à un référentiel [1] établi à partir d'espèces actuelles sauvages dont l'origine et l'alimentation sont connues. Cette comparaison permet de qualifier le régime en termes de degré d'abrasion plutôt que de catégories alimentaires. En effet, les intervalles de variations de la méso-usure des mangeurs mixtes actuels se superposent largement avec ceux des brouteurs et des paisseurs. Il est donc difficile de déterminer avec certitude le régime alimentaire, mais cette méthode permet de définir le degré d'abrasion de la nourriture et donc de la proportion relative de graminées ingérées.

Le tableau 1 présente les intervalles de variation du degré de méso-usure (*mesowear score*) pour les ongulés actuels sauvages d'après les données de Fortelius et Solounias [1], Rivals *et al.* [34], et Mihlbachler *et al.* [35].

Tableau 1 – Degrés de méso-usure chez les ongulés actuels [1, 34, 35]

Régimes alimentaires	Degré de méso-usure
Brouteurs	0 – 2,00
Paisseurs	2,09 – 5,47
Mangeurs mixtes	0,40 – 2,74
Frugivores	1,45 – 2,18

16.2.2 Micro-usure dentaire

La micro-usure dentaire est une méthode qui offre une plus grande résolution temporelle que la méso-usure, et qui permet de déterminer le régime alimentaire sur une courte période correspondant aux derniers jours de vie d'un individu [6]. L'analyse de la micro-usure correspond à l'étude des modifications produites sur l'émail par les particules abrasives contenues dans (ou sur) les aliments. Ce sont des traces microscopiques qui se forment sur la surface des dents lors de la mastication des aliments

[4, 10] en laissant une « empreinte » sous forme de rayures et de ponctuations. Le contact des particules abrasives ingérées use l'émail des dents en éliminant les anciennes micro-traces et en formant de nouvelles correspondant aux derniers aliments consommés. Dans le cas de la consommation de végétaux, ce sont les phytolithes qui sont responsables de la formation de la micro-usure, mais elle est souvent accompagnée de poussières, d'impuretés, et de particules du sol qui peuvent aussi causer la formation de micro-traces. La micro-usure dentaire peut s'appliquer à tous les animaux qui possèdent des dents (mammifères principalement mais aussi certains poissons et reptiles).

La variabilité des densités des micro-traces est suffisamment grande pour permettre de détecter des différences en fonction de la composition du régime alimentaire (brouteurs, paisseurs, frugivores, mangeurs mixtes). Il est donc possible de reconstruire le paléo-régime des espèces fossiles en comparant la proportion des différents types de micro-usures (essentiellement le nombre de rayures et de ponctuations) avec la proportion de ces micro-usures chez des populations actuelles dont le régime alimentaire est connu.

L'observation de la micro-usure peut être réalisée, en fonction de l'objet d'étude et de la problématique, avec un microscope électronique à balayage, un microscope confocal, ou une loupe binoculaire (stéréomicroscope).

16.2.2.1 Du microscope électronique à balayage au microscope confocal

Le microscope électronique à balayage (MEB) est utilisé pour examiner l'usure dentaire depuis plus de trois décennies. En 1978, Rensberger [10] par exemple, a employé le MEB pour examiner les molaires de rongeurs. Il tente de relier les différents types de micro-traces à une variété de facteurs dont les caractéristiques des aliments, la forme des dents, la microstructure d'émail, la pression lors de l'occlusion et le type de mastication. La même année, Walker et ses collègues [4] ont identifié une corrélation entre les micro-usures observées sur les molaires de damans et leur régime alimentaire. Ils montrent que les paisseurs ont une prépondérance de micro-rayures parallèles. Une grande partie de la recherche qui a suivi a porté sur l'évaluation des limites et les potentialités de l'analyse des micro-usures. Gordon [37-39], par exemple, a montré les limites des analyses qualitatives et la nécessité de réaliser des études quantitatives. Les travaux ont ensuite tenté de comprendre la complexité de la formation des micro-traces et le rôle des phytolithes des plantes [40], des particules abrasives [41-43] et de la variabilité des forces de compression [42] et leur influence sur la formation de type de micro-traces spécifiques.

En 2002, Solounias et Semprebon ont proposé une méthodologie simplifiée pour l'observation de la micro-usure [3, 44]. Elle a été développée pour permettre une analyse quantitative de la micro-usure à faible grossissement (35x) à l'aide d'un stéréomicroscope standard. Un référentiel établi à partir de populations d'ongulés actuels sauvages (plus de 50 espèces) permet de déterminer, par comparaison, l'alimentation des espèces fossiles. Alors que le microscope électronique balayage est plutôt réservé à l'étude des primates, le stéréomicroscope s'est imposé pour l'étude des autres mammifères car il permet d'analyser une grande quantité de matériel. Cette

méthode a été appliquée avec succès chez les ongulés [18, 34, 44-46], les carnivores [47, 48] et les primates [13, 49].

En 2005, Scott et ses collègues proposent une approche d'analyse tridimensionnelle de la texture de la micro-usure [50, 51]. Plutôt que de quantifier les densités de rayures et de ponctuations, cette méthode utilise un microscope confocal pour caractériser la complexité et l'anisotropie de la micro-usure [50, 52, 53].

16.2.2.2 Technique d'analyse de la micro-usure dentaire au stéréomicroscope (low-magnification microwear)

L'analyse de la micro-usure dentaire au stéréomicroscope nécessite tout d'abord la réalisation d'empreintes et de répliques de la surface dentaire (Figure 3) afin de faciliter l'observation :

a. La surface occlusale de la dent est nettoyée à l'acétone puis à l'éthanol (96%) afin d'éliminer les restes de sédiments, la poussière, ou d'éventuelles traces de consolidant chimique.

b. La surface est ensuite moulée à l'aide de silicone dentaire (polyvinyl siloxane) (Figure 3A). Ce matériel possède une bonne stabilité structurelle et permet de réaliser des répliques avec une résolution de l'ordre d'une fraction de micron.

c. La réplique (positif) est réalisée en résine epoxy transparente (Figure 3B). Cette réplique transparente permet d'utiliser les propriétés de réflexion et réfraction de la lumière au stéréomicroscope pour mettre en évidence des différents types de micro-traces.

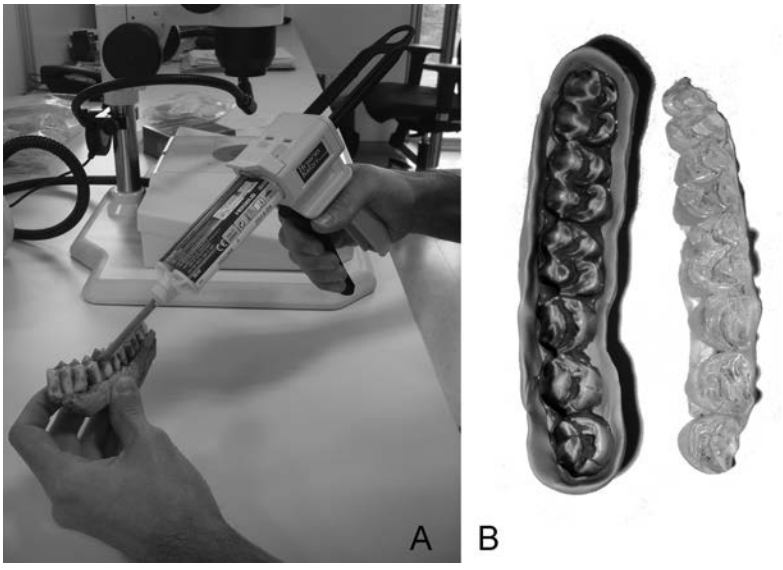


Figure 3 – Empreinte d'une mandibule de cerf (A) et moule de silicone et réplique en epoxy (B).

Les répliques sont examinées à l'aide d'un stéréomicroscope (loupe binoculaire) à un grossissement de 35x. L'examen des micro-traces se fait sur la bande d'émail du paracône des deuxièmes molaires supérieures ou du protoconide des deuxièmes molaires inférieures.

Les microtraces, ponctuations (*pits*) et rayures (*scratches*), sont identifiées et quantifiées dans une surface standard de 0,16 mm^2. Les variables suivantes sont quantifiées pour chaque spécimen (Figure 4) :

a. Nombre de ponctuations (moyenne de deux ou trois zones sur la bande d'émail). Les ponctuations sont des dépressions circulaires ou sub-circulaires de dimensions variables. Elles se divisent en deux catégories en fonction de leur apparence au stéréomicroscope. Les petites ponctuations ont une forme circulaire régulière et apparaissent très brillantes. A l'inverse, les grosses ponctuations, plus profondes, dont les bords sont souvent irréguliers, apparaissent sombres.

b. Nombre de rayures (moyenne de deux ou trois zones sur la bande d'émail). Les rayures sont des micro-traces allongées (toujours 4 fois plus longues que larges) et peuvent être divisées en deux types, fines et larges. Les rayures fines sont les plus étroites et peu réfractives, elles apparaissent donc sombres. Les rayures larges, relativement profondes, ont une forte réfractivité à la lumière, elles apparaissent brillantes.

c. Présence ou absence de rayures croisées. Chez la plupart des mammifères herbivores, les rayures ont toutes, plus ou moins, la même orientation. Toutefois, dans certains cas il existe des rayures (généralement peu nombreuses) orientées selon un axe différent à la majorité des rayures observées sur l'émail dentaire.

d. Texture des rayures. La texture des rayures est estimée en fonction de la proportion de rayures fines et larges. Elle se divise en trois catégories : (1) uniquement des rayures fines, (2) mélange de rayures fines et larges, et (3) exclusivement des rayures larges.

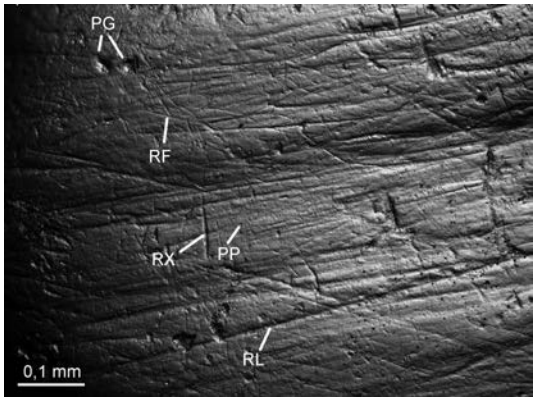


Figure 4 – Micro-photographie de la surface d'une molaire de mammouth. Rayures fines (RF), rayures larges (RL), petites ponctuations (PP), grandes ponctuations (PG), et rayures croisées (RX).

Le régime alimentaire d'un échantillon fossile est déterminé par comparaison avec un référentiel développé par Solounias et Semprebon [44] et qui regroupe plus de 50 espèces actuelles dont l'alimentation est connue.

16.2.3 Étude combinée de la méso- et micro-usure dentaire

L'analyse combinée de la méso- et micro-usure est souvent employée pour étudier l'alimentation des ongulés fossiles et comprendre les différences entre les deux méthodes [22, 23, 34, 54]. Cette combinaison permet d'obtenir des résultats plus concrets concernant le comportement alimentaire, le contexte environnemental et son évolution dans le temps. Les résultats des deux méthodes sont complémentaires mais ne coïncident pas toujours à cause de la différence d'échelle temporelle. L'analyse de la micro-usure dentaire permet de caractériser l'alimentation des derniers jours de la vie d'un animal [6, 55] alors que la méso-usure analyse les derniers mois [1]. Les deux méthodes fournissent ainsi l'accès à des moments très différents au sein de l'histoire de la vie d'un individu. En utilisant les deux méthodes pour reconstruire l'alimentation des herbivores fossiles il est donc possible d'augmenter la résolution des résultats obtenus indépendamment et surtout de pouvoir identifier des variations saisonnières de l'alimentation.

16.3 Applications

Les applications de l'analyse de l'usure dentaire aux assemblages archéologiques sont nombreuses. Deux exemples d'application aux communautés d'ongulés pléistocènes ont été sélectionnés :

- Étude des relations de compétition et de différenciation de niches écologiques entre les espèces d'une même communauté d'ongulés.

- Étude des variations saisonnières de l'alimentation et de la durée d'occupation des sites par les hominidés.

16.3.1 Étude des communautés d'ongulés pléistocènes

Les études de la relation entre l'environnement (et le climat) et les adaptations alimentaires des ongulés permettent de connaître les interactions et les phénomènes de compétition entre les différentes espèces et de définir la niche écologique de chacune. Cela permet aussi d'analyser la variabilité de l'alimentation et la diversité des ressources exploitées. L'exemple présenté ici s'applique à un assemblage d'ongulés du site pléistocène moyen de la Caune de l'Arago (Tautavel, France). L'unité 2 du Complexe Moyen (CM2) est attribuée au MIS 13 (env. 500 ka) et correspond à des conditions environnementales humides et tempérées. L'analyse de la méso- et micro-usure a été réalisée pour tous les ongulés de cette unité stratigraphique (niveaux archéologiques H, I et J) dont le nombre de secondes molaires est supérieur à six restes. Les résultats montrent que les trois principales catégories alimentaires sont présentes (Tableau 2). Le cheval (*Equus ferus mosbachensis*) apparaît comme un paisseur typique, deux espèces sont des mangeurs mixtes (le mouflon, *Ovis ammon antiqua* et le cerf, *Cervus elaphus*), et enfin, le daim est un brouteur (*Dama clactoniana*) [21]. La grande variété de traits alimentaires représentée dans cette unité correspond

à un climat tempéré et humide, où une forêt (de taxons thermophiles) était bien développée, mais les prairies ouvertes étaient également présentes à proximité de la grotte. Les quatre espèces semblent avoir exploité les différentes ressources alimentaires présentes dans l'habitat, en soutenant une diversité relativement élevée de ressources alimentaires pendant l'interglaciaire du MIS 13.

Tableau 2 – Résumé des résultats de l'analyse de la méso- et micro-usure pour les ongulés pléistocènes de l'unité CM2 de la Caune de l'Arago [21].

Taxon	Méso-usure	Micro-usure
Equus ferus	Paisseur	Paisseur
Ovis ammon antiqua	Paisseur / mangeur mixte	Mangeur mixte
Cervus elaphus	Brouteur / mangeur mixte	Mangeur mixte
Dama clactoniana	Brouteur / mangeur mixte	Brouteur

Les données de la micro-usure dentaire montrent que, même si le cerf et le daim ont probablement été la recherche de nourriture dans les habitats boisés, les deux espèces n'ont pas exploité les mêmes ressources (Figure 5). Ceci est probablement lié à l'existence d'une compétition interspécifique entre le cerf et le daim. Le cheval semble avoir exploité de manière exclusive les espaces ouverts avec présence de graminées comme c'est les cas dans les autres ensembles stratigraphiques de la Caune de l'Arago (CM1 et CM3).

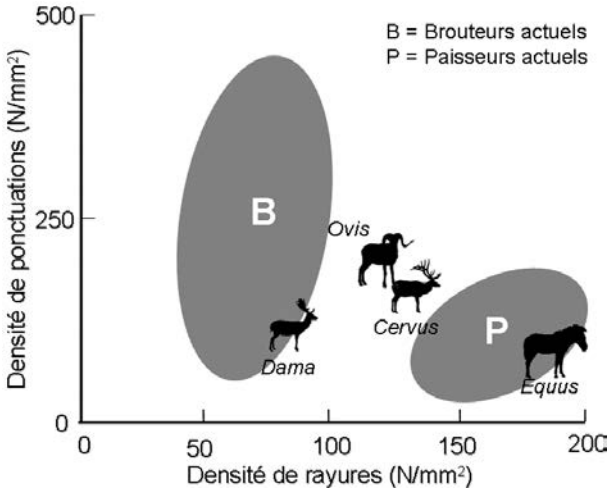


Figure 5 – Densités de rayures et de ponctuations pour les quatre taxons fossiles de l'unité CM2 de la Caune de l'Arago en comparaison aux brouteurs et paisseurs actuels (ellipses).

A la Caune de l'Arago, les analyses d'usure dentaire montrent que la diversité des traits alimentaires était plus élevée pendant la phase tempérée et humide (CM2), et réduite au cours des phases froides et sèches (CM1 et CM3) [21]. Ceci montre

l'importance d'une approche incluant l'ensemble de la communauté d'ongulés dans les études d'usure dentaire plutôt que de considérer chaque taxons de manière isolée.

16.3.2 Etude des changements saisonniers et de la durée d'occupation des sites

Une application de l'analyse de la micro-usure dentaire permettant l'estimation de la durée relative des occupations humaines dans les sites archéologiques a été mise au point [56]. Cette méthode est basée sur les changements saisonniers de la diversité des ressources alimentaires disponibles pour les animaux. Le gibier chassé à une seule saison (ce qui correspondrait à une occupation de courte durée ou saisonnière) est caractérisé par une usure dentaire avec une faible variation des densités de traces dans l'échantillon, en d'autres termes, par un faible coefficient de variation (CV). En revanche, le gibier chassé pendant de longues périodes de temps (occupations de longue durée ou occupations répétées) présente de fortes variations dans l'usure dentaire (CV élevé). Cette méthode a été testée sur un échantillon de rennes actuels du Canada dont les dates d'abattages sont connues [56], et il a été appliqué avec succès aux assemblages du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago [56], du Pléistocène supérieur d'Europe [57, 58] et des sites paléo-indiens d'Amérique du Nord [59].

La variabilité du nombre de rayures sur l'émail, quantifiée par le coefficient de variation (CV), est utilisée pour estimer la durée d'occupation (i.e. plus le CV est élevé, plus la durée d'occupation est longue). Il est ainsi possible de trouver des différences significatives entre les échantillons d'animaux chassés au cours d'une seule saison par rapport à ceux qui ont été chassés pendant une année entière (ou de plus longues périodes).

L'exemple présenté concerne une analyse de la micro-usure des grands mammifères herbivores provenant de sites du Pléistocène supérieur : Payre (France) et Taubach (Allemagne).

Les coefficients de variation (CV) pour les espèces analysées dans les deux sites sont comparés avec les valeurs de référence établies à partir de populations actuelles d'ongulés sauvages [56]. Pour une occupation de courte durée les valeurs du CV sont inférieures à 0,2 alors qu'elles sont supérieures à cette même valeur pour des occupations de longue durée. A Payre (niveau F) et Taubach, la micro-usure dentaire analysée sur les ongulés indique une très faible variabilité du signal (Tableau 3).

La comparaison des valeurs du CV est effectuée sur les espèces présentes dans les deux sites, dans ce cas, le cerf (*Cervus elaphus*) et le cheval (*Equus ferus*) (Figure 6). Il n'existe aucune différence significative entre les échantillons provenant des deux sites, à la fois pour *Cervus elaphus* (test de Levene ; $p = 0,143$) et *Equus ferus* ($p = 0,085$). Cette variabilité est du même ordre de grandeur que celle déjà observée à la Caune de l'Arago (France) dans les niveaux où des occupations saisonnières de courte durée ont été identifiées [56]. Les différences entre les références établies pour les occupations de courte durée et les échantillons de Taubach et Payre ne sont pas significatives, ni pour *Cervus elaphus* ($p = < 0,001$), ni pour *Equus ferus* ($p = 0,026$). Au contraire, ces différences sont significatives lorsque l'on compare les résultats obtenus à Payre et Taubach avec les références établies pour les occupations de longue durée (*Cervus elaphus*, $p = 0,105$; *Equus ferus*, $p = 0,203$). Ces résultats suggèrent une ou

Tableau 3 – Coefficients de variations (CV) obtenus pour les échantillons de grands mammifères herbivores des sites de Payre et Taubach.

	Taxon	N	CV
Payre	*Bos primigenius*	6	0,077
niveau F	*Cervus elaphus*	12	0,101
	Equus ferus	10	0,085
Taubach	*Bison priscus*	22	0,111
	Palaeoloxodon antiquus	17	0,113
	Equus ferus	10	0,114
	Sus scrofa	17	0,104
	Capreolus capreolus	9	0,097
	Cervus elaphus	13	0,113

plusieurs occupations saisonnières successives et de courte durée par des groupes de néandertaliens à Payre (niveau F) et Taubach au cours des phases interglaciaires du Paléolithique moyen.

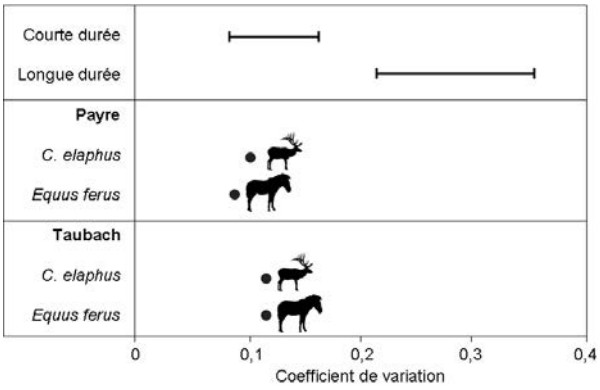


FIGURE 6 – Comparaison des coefficients de variation des densités de rayures pour le cerf et le cheval de Payre et Taubach avec les références établies pour les occupations de courte durée et de longue durée.

16.4 Conclusions/Perspectives

Les analyses de l'usure dentaire, et en particulier l'analyse combinée de la méso- et micro-usure, permettent d'apporter de nouveaux éléments de discussion aux problématiques posées en bioarchéologie. Les approches multidisciplinaires intégrant archéozoologie, isotopes stables et usure dentaire se sont largement développées ces dernières années [58, 60, 61]. Ceci montre l'importance d'une approche interdisciplinaire appliquée à l'ensemble de la communauté animale plutôt que de considérer les méthodes ou les taxons de manière isolée.

Remerciements

Je remercie Jean-Philip Brugal ainsi que les autres éditeurs de cet ouvrage pour l'invitation à présenter cette contribution. Les projets de recherche concernant l'usure dentaire à l'Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES) reçoivent le support financier du *Ministerio de Economia y Competitividad* (MINECO projet HAR2010-19957 et HAR2013-48784-C3-1-P) et de *l'Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca* (AGAUR groupe de recherche 2014-SGR-900).

Bibliographie

[1] M. Fortelius, N. Solounias, Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient : a new method for reconstructing paleodiets. American Museum Novitates. 3301, 1-36, 2000.

[2] N. Solounias, L. A. C. Hayek, New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. Journal of Zoology. 229, 421-445, 1993.

[3] G. M. Semprebon, L. R. Godfrey, N. Solounias, M. R. Sutherland, W. L. Jungers, Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet ? Journal of Human Evolution. 47, 115-144, 2004.

[4] A. Walker, H. N. Hoek, L. Perez, Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. Science. 201, 908-910, 1978.

[5] M. F. Teaford, O. J. Oyen, In vivo and in vitro turnover in dental microwear. American Journal of Physical Anthropology. 80, 447-460, 1989.

[6] F. E. Grine, Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus* : a quantitative analysis of permanent molar microwear. Journal of Human Evolution. 15, 783-822, 1986.

[7] P. M. Butler, The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. Proceedings of the Zoological Society of London. 121, 777-817, 1952.

[8] J. R. E. Mills, Ideal dental occlusion in the primates. Dental Practitioner. 6, 47-63, 1955.

[9] G. Baker, L. H. P. Jones, I. D. Wardrop, Cause of wear in sheeps' teeth. Nature. 184, 1583-1584, 1959.

[10] J. M. Rensberger, « Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores » dans Development, function and evolution of teeth,P. M. Butler, K. A. Joysey eds., Academic Press, London. p. 415-438, 1978.

[11] A. S. Ryan, Wear striation direction on primate teeth : A scanning electron microscope examination. American Journal of Physical Anthropology. 50, 155-167, 1979.

[12] F. Estebaranz, L. M. Martínez, J. Galbany, D. Turbón, A. Pérez-Pérez, Testing hypotheses of dietary reconstruction from buccal dental microwear in *Australopithecus afarensis*. Journal of Human Evolution. 57, 739-750, 2009.

[13] L. R. Godfrey, G. M. Semprebon, W. L. Jungers, M. R. Sutherland, E. L. Simons, N. Solounias, Dental use wear in extinct lemurs : evidence of diet and niche differentiation. Journal of Human Evolution. 47, 145-169, 2004.

[14] P.-F. Puech, « Recherche sur le mode d'alimentation des hommes du Paléolithique par l'étude microscopique des couronnes dentaires » dans La Préhistoire Française, H. de Lumley éd., C.N.R.S., Paris. p. 708-709, 1976.

[15] M. F. Teaford, Dental microwear and dental function. Evolutionary Anthropology. 3, 17-30, 1994.

[16] P. S. Ungar (ed.), Evolution of the human diet : The known, the unknown, and the unknowable, 413 pages. Oxford University Press, Oxford. 2007.

[17] D. DeMiguel, M. Fortelius, B. Azanza, J. Morales, Ancestral feeding state of ruminants reconsidered : earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. BMC Evolutionary Biology. 8, 13, 2008.

[18] G. Merceron, C. Blondel, M. Brunet, S. Sen, N. Solounias, L. Viriot, E. Heintz, The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 207, 143-163, 2004.

[19] G. Merceron, A. Zazzo, N. Spassov, D. Geraads, D. Kovachev, Bovid paleoecology and paleoenvironments from the Late Miocene of Bulgaria : Evidence from dental microwear and stable isotopes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 241, 637-654, 2006.

[20] F. Rivals, B. Deniaux, Dental microwear analysis for investigating the diet of an argali population (*Ovis ammon antiqua*) of mid-Pleistocene age, Caune de l'Arago cave, eastern Pyrenees, France. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 193, 443-455, 2003.

[21] F. Rivals, E. Schulz, T. M. Kaiser, Climate-related dietary diversity of the ungulate faunas from the middle Pleistocene succession (OIS 14-12) at the Caune de l'Arago (France). Paleobiology. 34, 117-127, 2008.

[22] G. M. Semprebon, F. Rivals, Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 295, 131-145,2010.

[23] N. Solounias, F. Rivals, G. M. Semprebon, Dietary interpretation and paleoecology of herbivores from Pikermi and Samos (late Miocene of Greece). Paleobiology. 36, 113-136, 2010.

[24] I. L. Mainland, Dental microwear and diet in domestic sheep (*Ovis aries*) and goats (*Capra hircus*) : Distinguishing grazing and fodder-fed ovicaprids using a quantitative analytical approach. Journal of Archaeological Science. 25, 1259-1271, 1998.

[25] F. Rivals, A. Gardeisen, J. Cantuel, Domestic and wild ungulate dietary traits at Kouphovouno (Sparta, Greece) : implications for livestock management and paleoenvironment in the Neolithic. Journal of Archaeological Science. 38, 528-537, 2011.

[26] S. Vanpoucke, I. Mainland, B. De Cupere, M. Waelkens, Dental microwear study of pigs from the classical site of Sagalassos (SW Turkey) as an aid for the reconstruction of husbandry practices in ancient times. Environmental Archaeology. 14, 137-154, 2009.

[27] C. Goillot, C. Blondel, S. Peigné, Relationships between dental microwear and diet in Carnivora (Mammalia) — Implications for the reconstruction of the diet of extinct taxa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 271, 13-23, 2009.

[28] B. Van Valkenburgh, M. F. Teaford, A. Walker, Molar microwear and diet in large carnivores : inferences concerning diet in the sabre-toothed cat, *Smilodon fatalis*. Journal of Zoology. 222, 319-340, 1990.

[29] P. S. Ungar, J. R. Scott, B. W. Schubert, D. D. Stynder, Carnivoran dental microwear textures : comparability of carnassial facets and functional differentiation of postcanine teeth. Mammalia. 74, 219-224, 2010.

[30] J. M. Rensberger, An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. Journal of Paleontology. 47, 515-528, 1973.

[31] A. A. Dahlberg, W. Kinzey, Etude microscopique de l'abrasion et de l'attrition sur la surface des dents. Bulletin du Groupement International pour la Recherche Scientifique en Stomatologie. 5, 242-251, 1962.

[32] T. M. Kaiser, M. Fortelius, Differential mesowear in occluding upper and lower molars : Opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses. Journal of Morphology. 258, 63-83, 2003.

[33] T. M. Kaiser, N. Solounias, Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. Geodiversitas. 25, 321-345, 2003.

[34] F. Rivals, N. Solounias, M. C. Mihlbachler, Evidence for geographic variation in the diets of late Pleistocene and early Holocene *Bison* in North America, and differences from the diets of recent *Bison*. Quaternary Research. 68, 338-346, 2007.

[35] M. C. Mihlbachler, F. Rivals, N. Solounias, G. M. Semprebon, Dietary change and evolution of horses in North America. Science. 331, 1178-1181, 2011.

[36] F. Rivals, M. C. Mihlbachler, N. Solounias, Effect of ontogenetic-age distribution in fossil samples on the interpretation of ungulate paleodiets using the mesowear method. Journal of Vertebrate Paleontology. 27, 763-767, 2007.

[37] K. D. Gordon, A study of microwear on chimpanzee molars : implications for dental microwear analysis. American Journal of Physical Anthropology. 59, 195-215, 1982.

[38] K. D. Gordon, The assessment of jaw movement direction from dental microwear. American Journal of Physical Anthropology. 63, 77-84, 1984.

[39] K. D. Gordon, Hominoid dental microwear : complications in the use of microwear analysis to detect diet. Journal of Dental Research. 63, 1043-1046, 1984.

[40] P. W. Lucas, M. F. Teaford, Significance of silica in leaves to long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). Folia Primatologica. 64, 30-36, 1995.

[41] M. C. Maas, Enamel structure and microwear : an experimental study of the response of enamel to shearing forces. American Journal of Physical Anthropology. 85, 31-50, 1991.

[42] M. C. Maas, A scanning electron-microscopic study of in vitro abrasion of mammalian tooth enamel under compressive loads. Archives of Oral Biology. 39, 1-11, 1994.

[43] P. S. Ungar, M. F. Teaford, K. E. Glander, R. F. Pastor, Dust accumulation in the canopy : a potential cause of dental microwear in primates. American Journal of Physical Anthropology. 97, 93-99, 1995.

[44] N. Solounias, G. Semprebon, Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. American Museum Novitates. 3366, 1-49, 2002.

[45] G. Merceron, L. Viriot, C. Blondel, Tooth microwear pattern in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Chizé (Western France) and relation to food composition. Small Ruminant Research. 53, 125-132, 2004.

[46] F. Rivals, E. Schulz, T. M. Kaiser, Late and middle Pleistocene ungulates dietary diversity in Western Europe indicate variations of Neanderthal paleoenvironments through time and space. Quaternary Science Reviews. 28, 3388-3400, 2009.

[47] K. Bastl, G. Semprebon, D. Nagel, Low-magnification microwear in Carnivora and dietary diversity in Hyaenodon (Mammalia : Hyaenodontidae) with additional information on its enamel microstructure. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 348–349, 13-20, 2012.

[48] S. C. Münzel, F. Rivals, M. Pacher, D. Döppes, G. Rabeder, N. J. Conard, H. Bocherens, Behavioural ecology of Late Pleistocene bears (*Ursus spelaeus*, *Ursus ingressus*) : Insight from stable isotopes (C, N, O) and tooth microwear. Quaternary International. (in press).

[49] L. R. Godfrey, G. M. Semprebon, G. T. Schwartz, D. A. Burney, W. L. Jungers, E. K. Flanagan, F. P. Cuozzo, S. J. King, New insights into old lemurs : The trophic adaptations of the Archaeolemuridae. International Journal of Primatology. 26, 825-854, 2005.

[50] R. S. Scott, P. S. Ungar, T. S. Bergstrom, C. A. Brown, F. E. Grine, M. F. Teaford, A. Walker, Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. Nature. 436, 693-695, 2005.

[51] R. S. Scott, P. S. Ungar, T. S. Bergstrom, C. A. Brown, B. E. Childs, M. F. Teaford, A. Walker, Dental microwear texture analysis : technical considerations. Journal of Human Evolution. 51, 339-349, 2006.

[52] J. R. Scott, L. R. Godfrey, W. L. Jungers, R. S. Scott, E. L. Simons, M. F. Teaford, P. S. Ungar, A. Walker, Dental microwear texture analysis of two families of subfossil lemurs from Madagascar. Journal of Human Evolution. 56, 405-416, 2009.

[53] R. S. Scott, M. F. Teaford, P. S. Ungar, Dental microwear texture and anthropoid diets. American Journal of Physical Anthropology. 147, 551-579, 2012.

[54] F. Rivals, G. Semprebon, A comparison of the dietary habits of a large sample of the Pleistocene pronghorn *Stockoceros onusrosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra americana*. Journal of Vertebrate Paleontology. 26, 495-500, 2006.

[55] I. L. Mainland, « The lamb's last supper : the role of dental microwear analysis in reconstructing livestock diet in the past » dans Fodder : archaeological, historical and ethnographic studies,M. Charles, P. Halstead, G. Jones eds., Environmental Archaeology 1. p. 55-62, 1998.

[56] F. Rivals, E. Schulz, T. M. Kaiser, A new application of dental wear analyses : estimation of duration of hominid occupations in archaeological localities. Journal of Human Evolution. 56, 329-339, 2009.

[57] M.-H. Moncel, F. Rivals, On the question of short-term Neanderthal site occupations : Payre, France (MIS 8-7), and Taubach/Weimar, Germany (MIS 5). Journal of Anthropological Research. 67, 47-75, 2011.

[58] F. Rivals, M.-H. Moncel, M. Patou-Mathis, Seasonality and intra-site variation of Neanderthal occupations in the Middle Palaeolithic locality of Payre (Ardèche, France) using dental wear analyses. Journal of Archaeological Science. 36, 1070-1078, 2009.

[59] F. Rivals, G. M. Semprebon, Paleoindian subsistence strategies and late Pleistocene paleoenvironments in the northeastern and southwestern United States : a tooth wear analysis. Journal of Archaeological Science. 39, 1608-1617, 2012.

[60] E. Henton, The combined use of oxygen isotopes and microwear in sheep teeth to elucidate seasonal management of domestic herds : the case study of Çatalhöyük, central Anatolia. Journal of Archaeological Science. 39, 3264-3276, 2012.

[61] M. Ecker, H. Bocherens, M.-A. Julien, F. Rivals, J.-P. Raynal, M.-H. Moncel, Middle Pleistocene ecology and Neanderthal subsistence : Insights from stable isotope analyses in Payre (Ardèche, southeastern France). Journal of Human Evolution. 65, 363-373, 2013.