



HAL
open science

Reconciling traditional Prehistory and mathematical modelling to examine human–environment relations during the Upper Palaeolithic: concepts and methods for modelling eco-cultural niches

Anaïs Vignoles

► To cite this version:

Anaïs Vignoles. Reconciling traditional Prehistory and mathematical modelling to examine human–environment relations during the Upper Palaeolithic: concepts and methods for modelling eco-cultural niches. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 2025, 122 (1), pp.61-93. <hal-05023274>

HAL Id: hal-05023274

<https://hal.science/hal-05023274v1>

Submitted on 7 Apr 2025

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



ETALAB - Open licence

Vignoles A. (2025) – (Ré)concilier Préhistoire traditionnelle et modélisations mathématiques pour examiner les relations humains-environnements au Paléolithique supérieur : concepts et méthodes pour la modélisation de niches éco-culturelles [Reconciling traditional Prehistory and mathematical modelling to examine human-environment relations during the Upper Palaeolithic: concepts and methods for modelling eco-cultural niches], *Bulletin de la Société préhistorique française*, 122, 1, p. 61-93.

(Ré)concilier Préhistoire traditionnelle et modélisations mathématiques pour examiner les relations humains-environnements au Paléolithique supérieur : concepts et méthodes pour la modélisation de niches éco-culturelles

Reconciling traditional Prehistory and mathematical modelling to examine human-environment relations during the Upper Palaeolithic: concepts and methods for modelling eco-cultural niches

Anaïs VIGNOLES

Résumé : Face au réchauffement global de la Terre, une préoccupation grandissante de nos sociétés concerne la façon dont ces dernières seront capables de surmonter les difficultés induites par les changements rapides de leurs environnements. Bien qu'ils ne soient jamais posés à une échelle si courte et globale, ces questionnements ne sont probablement pas nouveaux à l'échelle de l'histoire humaine. Notre espèce a en effet développé des stratégies comportementales uniques lui permettant d'élargir considérablement sa niche écologique intrinsèque : des adaptations culturelles. Toutefois, la diversité chrono-géographique de ces dernières ne semble pas s'expliquer uniquement par des facteurs environnementaux, qui seraient un forçage externe aux groupes humains ; la relation des humains au reste du monde est elle aussi profondément culturelle. Dans ce contexte, comment caractériser les relations entre traditions culturelles et environnements en mutation ? Peut-on mettre en évidence plusieurs échelles de co-évolution culture/environnement ? Pour explorer ces questions, je propose d'intégrer aux méthodes traditionnelles des préhistorien·nes la modélisation de niches éco-culturelles (abrév. MNEC), afin de constituer un cadre méthodologique mêlant intimement données culturelles et environnement. Cette approche permet d'identifier les environnements associés à la répartition géographique d'une tradition culturelle préhistorique (*i.e.* sa niche éco-culturelle). La comparaison de niches associées à différentes traditions permet ainsi de mettre en parallèle des dynamiques environnementales et des dynamiques culturelles de changement/stases. Dans cet article, je reprends les fondements théoriques de cette approche en Écologie et en Archéologie, tout en proposant des pistes de réflexion pour approfondir le cadre interprétatif de la MNEC.

Dans un second temps, je propose de présenter une application de cette approche à une trajectoire technique du Paléolithique supérieur européen : l'apparition, généralisation et disparition du Raysien au cours du Gravettien. Cette tradition technique lithique régionale et originale a souvent été interprétée comme une réponse culturelle des populations à un changement d'environnement, mais cette hypothèse n'a jamais fait l'objet d'un examen concret dans la littérature. J'ai donc appliqué l'approche de la MNEC à cette question, en comparant la niche éco-culturelle associée au Raysien avec celle du Noaillien (qui le précède) et le Gravettien récent (qui lui succède). L'estimation de la répartition géographique de ces unités archéologiques s'est fondée sur une revue critique de la littérature intégrant des études de collections, afin de garantir la qualité des jeux de données nourrissant les modèles de niches subséquents. Concernant

Article reçu le 18 juin 2024, accepté le 29 octobre 2024, publié le 31 mars 2025.

les données climatiques, celles-ci proviennent de simulations publiées et vérifiées issues du modèle HadCM3 pour les périodes correspondant aux transitions entre Noaillien et Rayssien, puis entre Rayssien et Gravettien récent selon le dernier modèle chronologique en date (Banks *et al.*, 2024). Ces données ont servi à créer des modèles de niches d'ellipsoïdes dans l'espace environnemental, permettant de caractériser des dynamiques écologiques associées aux dynamiques culturelles observées. Les comparaisons de volumes ont été soumises à un test statistique de randomisation afin de vérifier leur signification.

Les résultats de cette analyse mettent en évidence le rôle de la variabilité climatique dans la trajectoire du Rayssien, permettant ainsi de proposer un modèle interprétatif cohérent intégrant des données culturelles et écologiques. D'une part, ils permettent de mettre en parallèle l'apparition et la généralisation du Rayssien avec une spécialisation écologique et une spécialisation de la chasse sur le renne. Sa disparition au début du Gravettien récent pendant le GI4 est accompagné d'un changement significatif de niche vers des conditions écologiques plus étendues, ce qui corrobore l'occupation de nouveaux territoires dans le nord de la France et l'Ouest de l'Allemagne. Ce nouveau modèle permet de préciser les mécanismes impliqués dans la trajectoire du Rayssien, ainsi que de mettre en lumière de nouvelles perspectives d'étude dans le registre archéologique.

Mots-clés : modélisation de niches éco-culturelles, Préhistoire, Gravettien, Rayssien, relations culture/environnements, changements climatiques rapides.

Abstract: Faced with global warming, our societies are increasingly preoccupied with the question of how to overcome the difficulties caused by rapid changes in their environments. Although these questions have never been asked on such a short and global scale, they are probably not new on the scale of human history. Our species has indeed developed unique behavioural strategies enabling it to considerably expand its original ecological niche. These are our cultural adaptations. Nevertheless, the chronological and geographical diversity of these adaptations does not seem to be explained solely by environmental factors, which would be an external constraint upon human groups; the relationship between humans and the rest of the world is also profoundly cultural. In this context, how can we characterise the interplay between cultural traditions and changing environments? Is it possible to identify several scales of co-evolution between culture and environment?

To explore these questions, I propose to integrate eco-cultural niche modelling (abbreviated to ECNM) into the traditional methods used by prehistorians so as to create a methodological framework that closely links cultural data and the environment. This approach enables us to identify the environments associated with the geographical distribution of a specific prehistoric cultural tradition (i.e., its eco-cultural niche). Thus, by comparing niches associated with different traditions, it is possible to draw parallels between environmental dynamics and cultural dynamics of change/stasis. In this article, I review the theoretical foundations of this approach in ecology and archaeology, while proposing avenues for further reflection to expand the interpretative framework of ECNM.

Secondly, I propose to apply this approach to an Upper Palaeolithic European technical trajectory: the appearance, spread and disappearance of the Rayssian during the Gravettian period. This original regional lithic technical tradition has often been interpreted as a cultural response by populations to a new environment, but this hypothesis has never been examined concretely in the literature. I therefore applied the ECNM approach to this question by comparing the eco-cultural niche associated with the Rayssian with that of the Noaillian (which preceded it) and the Late Gravettian (which succeeded it). The geographical distribution of these archaeological units was estimated on the basis of a critical review of the literature, incorporating collection studies, in order to guarantee the quality of the datasets used for the subsequent niche models. Climate data were obtained from published and verified simulations from the HadCM3 model for the periods corresponding to the transitions between the Noaillian and Rayssian, and between the Rayssian and recent Gravettian, according to the latest chronological model (Banks *et al.*, 2024). This information was used to create models of ellipsoid niches in environmental space, thereby allowing us to characterise the ecological dynamics associated with the cultural dynamics observed. A statistical randomisation test was used to compare volumes in order to verify the significance of their comparison.

The results of this analysis highlight the role of climatic variability in the trajectory of the Rayssian, enabling us to propose a coherent interpretative model integrating cultural and ecological data. On the one hand, they help to relate the appearance and spread of the Rayssian to an ecological specialisation and a shift towards reindeer hunting. Its disappearance at the onset of the Late Gravettian during GI4 is accompanied by a significant niche shift towards more extensive ecological environments, together with the occupation of new territories in northern France and western Germany. This new model clarifies the mechanisms involved in the Rayssian development, as well as highlights new avenues of archaeological study.

Keywords: eco-cultural niche modelling, prehistory, Gravettian, Rayssian, culture/environment relationships, rapid climate change.

Les relations entre les humains et leur environnement sont une composante essentielle des sociétés humaines et, comme toutes leurs composantes, elles présentent une diversité d'expression au travers de différents groupes culturels (par ex. Leroi-Gourhan, 1945 ; Levi-Strauss, 1955 ; Ingold, 2013 ; Descola, 2019 ; Averbough *et al.*, 2021). De nombreux auteurs ont en effet montré que notre façon d'habiter le monde et d'interagir avec les éléments non-humains du monde conditionne profondément notre organisation sociale (par ex. Descola, 2019) ; voire que la perception du monde qui nous entoure s'inscrit dans notre histoire culturelle et sociale (Ingold, 1992). De ces travaux anthropologiques découle une vision plus diversifiée des relations humains-environnements dans les sociétés actuelles et sub-actuelles. Ce constat conduit à s'interroger sur la caractérisation de ces relations et de leur diversité dans le passé.

Le registre archéologique présente de nombreuses possibilités pour explorer les relations humains-environnement à une échelle chrono-géographique large. La granularité spatio-temporelle des séries archéologiques autorise une approche « macro-anthropologique » (Perreault, 2019) des comportements humains. À titre d'exemple, le Paléolithique supérieur européen est une période de l'histoire culturelle des humains caractérisée par une chronologie longue de près de 40 000 ans. Cette dernière est historiquement subdivisée en grandes « cultures archéologiques » (*sensu* Clarke, 1968) définies principalement à partir des caractéristiques typologiques – parfois technologiques – des industries en silex¹ (par ex. Breuil, 1913 ; Bosselin et Djindjian, 1994 ; Bon, 2009). Ces chronologies culturelles peuvent être mises en parallèle de la variabilité climatique millénaire et sous-millénaire dite de « Dansgaard-Oeschger » (Dansgaard *et al.*, 1993 ; Landais *et al.*, 2024). Celle-ci se manifeste par des épisodes froids – les stadias du Groënland – et des épisodes plus cléments – les interstadias du Groënland – au cours du dernier cycle glaciaire, mis en évidence à partir des carottes de glace prélevées dans la calotte groenlandaise (Dansgaard *et al.*, 1993 ; Wolff *et al.*, 2010 ; Rasmussen *et al.*, 2014). Cette alternance de périodes froides et de moments de redoux s'observe également dans des carottes marines du Nord de l'Atlantique (par ex. Bond *et al.*, 1993 ; Sánchez-Goñi *et al.*, 2008, 2009 ; Fletcher *et al.*, 2010 ; Harrison et Sánchez-Goñi, 2010) et des carottes lacustres européennes (par ex. Blaauw *et al.*, 2010 ; Fletcher *et al.*, 2010 ; Harrison et Sánchez-Goñi, 2010 ; Duprat-Oualid *et al.*, 2017), et a exercé un impact sur les écosystèmes terrestres dans lesquels les humains évoluaient (par ex. la végétation : Sánchez-Goni *et al.*, 2021 ; Fourcade *et al.*, 2022 ; les populations animales : Moine *et al.*, 2008 ; Discamps *et al.*, 2011 ; Royer *et al.*, 2016 ; Baca *et al.*, 2023 ; les paysages : Antoine *et al.*, 2009, 2016 ; Moine *et al.*, 2017 ; Újvári *et al.*, 2017). L'échelle de ces changements climatiques est comparable à celle des changements observés dans les traditions culturelles du Paléolithique supérieur (d'Errico et Banks, 2013), ce qui autorise une réflexion autour des potentielles relations entre évolution² culturelle et cyclicité climatique.

Relationships between humans and their environment are an essential component of societies and, as is the case for all such components, they exhibit a diversity of expression across different cultural groups (see for instance, Leroi-Gourhan, 1945; Levi-Strauss, 1955; Ingold, 2013; Descola, 2019; Averbough *et al.*, 2021). Numerous authors have indeed shown that our way of inhabiting the world and of interacting with its non-human elements profoundly conditions our social organisation (for instance, Descola, 2019); or even that our perception of the world around us is inscribed into our cultural and social history (Ingold, 1992). From these anthropological studies has emerged a more diversified view of human–environment relations in current and recent societies. This leads us to question the characterisation of these relationships and their diversity in the past.

The archaeological record offers numerous possible avenues of study for exploring human–environment relations on a broad temporal and geographical scale. The spatio-temporal detail of archaeological series allows a “macro-anthropological” (Perreault, 2019) approach to human behaviour. To take one example, the European Upper Palaeolithic is a period in human cultural history with a chronology spanning almost 40,000 years. Historically, this period has been subdivided into major “archaeological cultures” (*sensu* Clarke, 1968) defined mainly on the basis of the typological – and sometimes technological – characteristics of flint industries¹ (e.g., Breuil, 1913; Bosselin and Djindjian, 1994; Bon, 2009). These cultural chronologies can be compared with the millennial and sub-millennial climate variability known as “Dansgaard–Oeschger” (Dansgaard *et al.*, 1993; Landais *et al.*, 2024). This is manifested by cold episodes – the Greenland stadials – and milder episodes – the Greenland interstadials – during the last glacial cycle, as demonstrated by ice cores collected from the Greenland ice caps (Dansgaard *et al.*, 1993; Wolff *et al.*, 2010; Rasmussen *et al.*, 2014). This alternating pattern of cold periods and warm spells can also be observed in marine cores from the North Atlantic (e.g., Bond *et al.*, 1993; Sánchez-Goñi *et al.*, 2008, 2009; Fletcher *et al.*, 2010; Harrison and Sánchez-Goñi, 2010) and European lake cores (e.g., Blaauw *et al.*, 2010; Fletcher *et al.*, 2010; Harrison and Sánchez-Goñi, 2010; Duprat-Oualid *et al.*, 2017), and had an impact on the land ecosystems occupied by people (e.g., vegetation; Sánchez-Goni *et al.*, 2021; Fourcade *et al.*, 2022; animal populations; Moine *et al.*, 2008; Discamps *et al.*, 2011; Royer *et al.*, 2016; Baca *et al.*, 2023; landscapes; Antoine *et al.*, 2009, 2016; Moine *et al.*, 2017; Újvári *et al.*, 2017). The scale of these climatic changes is comparable to that of the changes observed in the cultural traditions of the Upper Palaeolithic (d'Errico and Banks, 2013), which allows us to reflect on the potential relationships between cultural evolution² and climatic cyclicity.

To address the issue of correlations between cultural³ and environmental change on a large scale, eco-cultural niche modelling (abbreviated to ECNM hereafter) is one

Pour aborder la question des corrélations entre changements culturels³ et environnementaux à large échelle, la modélisation de niches éco-culturelles (abrégé. MNEC dans le reste du texte) est une approche des plus pertinentes. Décrite et appliquée pour la première fois en 2006 par W.E. Banks *et al.*, elle permet de déterminer plus finement si un changement culturel s'accompagne effectivement d'un changement dans les environnements occupés en analysant les corrélations complexes entre l'occurrence d'un trait culturel et différentes variables abiotiques sous forme de cartes (Banks, 2017a). Cette approche se distingue d'autres approches de modélisation mathématique (telles que celles fondées sur la théorie des jeux, des systèmes multi-agents ou la modélisation de la dynamique des systèmes socio-écologiques) par son caractère corrélationnel et statique, particulièrement bien adapté à de larges échelles de temps et d'espace (typiquement 10^{2-3} années / 10^{2-3} km²). À l'inverse des approches susmentionnées, il s'agira avant tout de tester l'hypothèse nulle d'une corrélation changement climatique/changement culturel, plutôt que de tester différents scénarios de comportements/réactions d'un ou plusieurs agents face à leur environnement (que ce dernier soit statique ou non). Ces approches dynamiques s'intéressent donc à des hypothèses largement complémentaires de la MNEC (par ex. Gravel-Miguel, 2016), mais qui dépassent largement les objectifs de cet article.

Malgré une abondante littérature proposant des clarifications terminologiques (par ex. Soberón et Peterson, 2005 ; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008 ; Soberón et Nakamura, 2009 ; Peterson et Soberón, 2011 ; Araújo et Peterson, 2012 ; Warren, 2012) et des guides de bonnes pratiques (par ex. Peterson *et al.*, 2011 ; Feng *et al.*, 2019 ; Araújo *et al.*, 2019 ; Sillero et Barbosa, 2020 ; Sillero *et al.*, 2021 ; Vignoles, 2022a) en modélisation de niches écologiques (abrégé. ENM), la MNEC ne bénéficie en comparaison que de très peu d'articles purement théoriques et méthodologiques (voir toutefois Banks *et al.*, 2006 ; d'Errico et Banks 2013 ; Banks, 2017a et b). La littérature concernant la MNEC est majoritairement composée de cas d'études particuliers (par ex. Banks *et al.*, 2008, 2009, 2011, 2021 ; d'Errico *et al.*, 2017 ; Giampoudakis *et al.*, 2017 ; Vidal-Cordasco et Nuevo-López, 2021 ; Vignoles *et al.*, 2021 ; Demján *et al.*, 2022 ; Pedersen *et al.*, 2023 ; Yaworsky *et al.*, 2024). Il y a donc assez peu de travaux revenant sur le cadre théorique et méthodologique de la MNEC spécifiquement, délimitant ses contours de manière claire par rapport au cadre de la modélisation de niches écologiques en général ; en langue française, un travail synthétique présentant cette approche n'existe pas non plus à notre connaissance.

Cet article est donc l'occasion de présenter les concepts à la base de l'approche de la MNEC, ainsi que l'intérêt de son application en Préhistoire, et plus largement, pour l'étude des relations entre humains et climats. Je reviendrai tout d'abord sur les fondements théoriques de la modélisation de niches écologiques avant d'explicitier le cadre de son transfert aux données culturelles du passé. Je terminerai par présenter un exemple

of the most relevant approaches available. Described and applied for the first time in 2006 by W.E. Banks *et al.*, this approach can be used to determine in greater detail whether a cultural change is actually accompanied by a change in the occupied environments by analysing the complex correlations between the occurrence of a cultural trait and various abiotic variables in the form of maps (Banks, 2017a). This approach differs from other mathematical modelling approaches (such as those based on game theory, multi-agent systems or modelling the dynamics of socio-ecological systems) in that it is correlational and static, and is particularly well suited to large scales of time and space (typically 10^{2-3} years / 10^{2-3} km²). Unlike the aforementioned methods, the main aim is to test the null hypothesis of a correlation between climate change and cultural change, rather than testing different scenarios for the behaviour/reactions of one or more agents to their environment (whether the latter is static or not). These dynamic approaches are therefore concerned with hypotheses that are largely complementary to ECNM (e.g., Gravel-Miguel, 2016), but which reach well beyond the aims of this article.

While there is an abundance of literature providing terminological clarifications (e.g., Soberón and Peterson, 2005; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008; Soberón and Nakamura, 2009; Peterson and Soberón, 2011; Araújo and Peterson, 2012; Warren, 2012) and best practice guides (e.g., Peterson *et al.*, 2011; Feng *et al.*, 2019; Araújo *et al.*, 2019; Sillero and Barbosa, 2020; Sillero *et al.*, 2021; Vignoles, 2022a) in ecological niche modelling (ENM), in comparison ECNM has been the focus of very few purely theoretical and methodological articles (see however Banks *et al.*, 2006; d'Errico and Banks 2013; Banks, 2017a, b). Most of the literature on ECNM consists of case studies (e.g., Banks *et al.*, 2008, 2009, 2011, 2021; d'Errico *et al.*, 2017; Giampoudakis *et al.*, 2017; Vidal-Cordasco and Nuevo-López, 2021; Vignoles *et al.*, 2021; Demján *et al.*, 2022; Pedersen *et al.*, 2023; Yaworsky *et al.*, 2024). Thus, there are relatively few works that specifically review the theoretical and methodological framework of ECNM, clearly delineating its outline in relation to the framework of ecological niche modelling in general.

This article offers an opportunity to present the concepts underpinning the ECNM approach, as well as its relevance to prehistory and, more broadly, to the study of the relationship between humans and the climate. I begin by reviewing the theoretical foundations of ecological niche modelling, before explaining its application to past cultural data. I then conclude by presenting an example of its use for the European Upper Palaeolithic, namely the dynamics of eco-cultural niches associated with the appearance and disappearance of a particular Gravettian technological tradition: the Raysian (ca. 30.5-28.5 ka cal. BP; Banks *et al.*, 2024).

d'application du Paléolithique supérieur européen, à savoir les dynamiques de niches éco-culturelles associées à l'apparition et la disparition d'une tradition technique particulière du Gravettien : le Rayssien (*ca.* 30.5-28.5 ka cal. BP ; Banks *et al.*, 2024).

LES FONDEMENTS THÉORIQUES DE LA MODÉLISATION DE NICHES ÉCOLOGIQUES

Définitions de niches écologiques

Le cadre théorique dans lequel s'inscrit l'ENM repose principalement sur le concept de niche écologique formalisé dans les années 1950 par G.E. Hutchinson (Hutchinson, 1957). Ce dernier est l'un des premiers à en proposer une définition mathématique : la **niche écologique fondamentale** d'une espèce S – autrement dit, une abstraction de ses propriétés écologiques intrinsèques – est « un hypervolume de n -dimensions [...], au sein duquel chaque point correspond à un état de l'environnement qui permettrait à l'espèce [...] d'exister indéfiniment. » (*ibid.*, p. 416, traduction personnelle). Cette définition permet de délimiter les conditions d'existence d'une espèce au sein d'un espace environnemental multivarié (\mathbf{E}), en l'absence d'interactions avec d'autres espèces. Si l'on prend la valeur sélective⁴ intrinsèque d'une espèce comme indicateur de ses conditions d'existence, il devient alors possible de proposer un modèle pour sa niche écologique fondamentale (\mathbf{N}_F) : la réponse unimodale de la valeur sélective des individus à des paramètres environnementaux obtenue expérimentalement (Angilletta, 2009 ; Drake, 2015 ; Jiménez *et al.*, 2019 ; Soberón et Peterson, 2020) permet de théoriser la niche fondamentale comme un objet convexe, par exemple un ellipsoïde ou un polyèdre (par ex. Van Aelst et Rousseeuw, 2009 ; Escobar *et al.*, 2014, 2017 ; Qiao *et al.*, 2016 ; Jiménez *et al.*, 2019 ; Soberón et Peterson, 2020 ; Nuñez-Penichet *et al.*, 2021). Ce cadre théorique est illustré dans la fig. 1 : dans l'encadré (\mathbf{E}), nous nous situons dans un espace environnemental constitué de deux dimensions : la température et la précipitation moyennes annuelles. Une espèce S va expérimentalement réagir à ces deux variables de façon unimodale, c'est-à-dire que sa capacité de survie et de reproduction (sa valeur sélective) va augmenter selon un gradient de température et de précipitation, puis diminuer : dans la fig. 1, il s'agit des deux courbes en « *step* » colorées en vert. La projection de ces courbes dans un espace à deux dimensions (ou plus) donnera donc un objet convexe : dans la fig. 1, il s'agit du rectangle vert⁵, qui représente la niche fondamentale.

Toutefois, les conditions d'existence d'une espèce peuvent également être influencées par d'autres paramètres, et en particulier par son interaction avec d'autres espèces ou ressources. Dans son cadre théorique, G.E. Hutchinson formule le principe de Volterra-Gause (Volterra, 1926 ; Gause, 1934 ; Hutchinson, 1957), selon lequel l'occurrence de deux espèces au sein d'une même

THE THEORETICAL FOUNDATIONS OF ECOLOGICAL NICHE MODELLING

Definitions of ecological niches

The theoretical framework supporting ENM is based primarily on the concept of the ecological niche formalised in the 1950s by G.E. Hutchinson (Hutchinson, 1957). Hutchinson was one of the first to propose a mathematical definition: the **fundamental ecological niche** of a species, S , in other words, an abstraction of its intrinsic ecological properties – is “an n -dimensional hypervolume [...], every point in which corresponds to a state of the environment which would permit the species [...] to exist indefinitely” (*ibid.*, p. 416). This definition delimits the conditions of existence of a species within a multivariate environmental space (\mathbf{E}), in the absence of interactions with other species. If we use a species' intrinsic fitness⁴ as an indicator of its conditions of existence, it then becomes possible to propose a model for its fundamental ecological niche (\mathbf{N}_F): the unimodal response of the fitness of individuals to environmental parameters obtained experimentally (Angilletta, 2009; Drake, 2015; Jiménez *et al.*, 2019; Soberón and Peterson, 2020) allows the fundamental niche to be theorised as a convex object, for example an ellipsoid or a polyhedron (e.g., Van Aelst and Rousseeuw, 2009; Escobar *et al.*, 2014, 2017; Qiao *et al.*, 2016; Jiménez *et al.*, 2019; Soberón and Peterson, 2020; Nuñez-Penichet *et al.*, 2021). This theoretical framework is illustrated in Fig. 1: in inset (\mathbf{E}), we situate ourselves within an environmental space composed of two dimensions: mean annual temperature and precipitation. A species S will react experimentally to these two variables in a unimodal way, i.e., its survival ability and reproductive capacity (its fitness) will increase according to a gradient of temperature and precipitation, then decrease: in Fig. 1, these are the two “step” curves in green. Projecting these curves into a two-dimensional (or multi-dimensional) space will produce a convex object: in Fig. 1, this is the green rectangle⁵, which represents the fundamental niche.

However, a species' conditions of existence can also be influenced by other parameters, and in particular by its interaction with other species or resources. As part of his theoretical framework, G. E. Hutchinson formulated the Volterra–Gause principle (Volterra, 1926; Gause, 1934; Hutchinson, 1957), according to which the occurrence of two species in the same locality means that they must necessarily occupy different ecological niches, otherwise their resulting competition for the same share of environmental space (\mathbf{E}) will lead to the disappearance of one of the two species from that particular locality. This principle implies the definition of another type of niche: the **realised niche** (\mathbf{N}_R), which is theoretically more restricted in terms of environmental space than the fundamental niche and does not necessarily assume a convex shape (Soberón and Peterson, 2020).

G. E. Hutchinson's definition of these two types of niche paved the way for numerous developments and

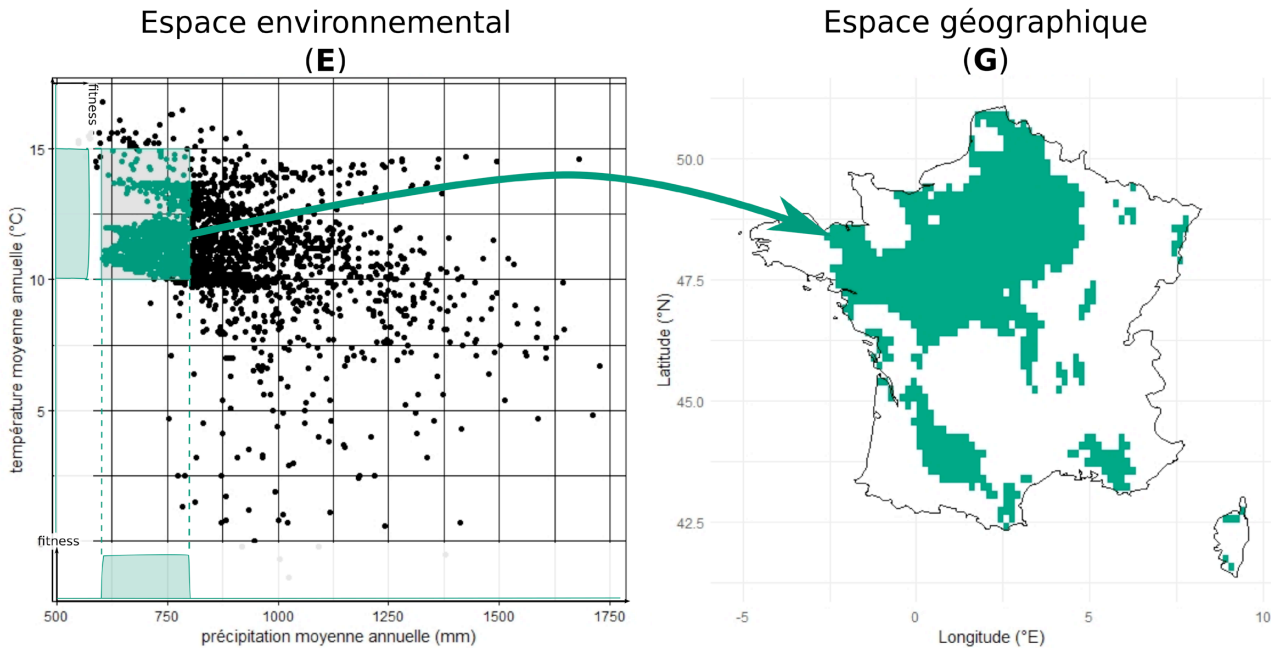


Fig. 1 – Illustration de la dualité de Hutchinson dans le cas d’une espèce virtuelle et d’un espace environnemental simplifié, dont les deux variables sont la température moyenne annuelle et la précipitation moyenne annuelle. Dans l’espace environnemental, le nuage de points représente les combinaisons de températures et précipitations disponibles en France de nos jours (1979-2013), d’après les simulations issues du modèle CHELSA (résolution spatiale: 10 arc min. ; Karger *et al.*, 2017). Le rectangle vert représente la niche de l’espèce virtuelle. Les localités correspondant à ces conditions favorables sont représentées dans l’espace géographiques sous la forme de pixels verts (figure et légende issues de Vignoles, 2022a, modifié).

Fig. 1 – Illustration of the Hutchinson duality based on a virtual species and a simplified environmental space, where the two variables are the mean annual temperature and the mean annual precipitation. Within the environmental space, the scatterplot represents the temperature and precipitation combinations currently available in France (1979–2013), based on simulations from the CHELSA model (spatial resolution: 10 arc min.; Karger *et al.*, 2017). The green rectangle represents the virtual species niche. The localities corresponding to these favourable conditions are displayed in geographical space in the form of green pixels (figure and legend adapted from Vignoles, 2022a).

localité signifie qu’elles doivent forcément occuper des niches écologiques différentes, sans quoi leur compétition pour la même portion d’espace environnemental (E) conduit à la disparition de l’une des deux espèces à la localité considérée. Ce principe implique la définition d’un autre type de niche : **la niche réalisée** (N_R), qui, théoriquement, est plus restreinte dans l’espace environnemental que la niche fondamentale et ne prend pas nécessairement une forme convexe (Soberón et Peterson, 2020).

La définition de ces deux types de niches par G.E. Hutchinson a ouvert la voie à de nombreux développements et controverses (voir Whittaker *et al.*, 1973 ; Chase et Leibold, 2003 ; Pocheville, 2015). Elle a en particulier posé la question de la relation entre ces objets environnementaux théoriques et les observations dans le monde réel – autrement dit, comment remonter à la niche écologique à partir des données ? Ici, l’approche expérimentale pose de nombreux problèmes pratiques, comme la difficulté d’isoler l’influence de plusieurs variables les unes des autres (par ex. un individu peut tolérer une température de 5°C associée à une humidité de l’air de 50 %, mais pas à une humidité de l’air de 70 %). Ainsi, les études de ce type concernent un nombre restreint d’espèces et se focalisent sur quelques dimensions environnementales, comme la température ou la disponibilité en eau (par ex.

disputes (see Whittaker *et al.*, 1973; Chase and Leibold, 2003; Pocheville, 2015). In particular, it raised the question of the relationship between these theoretical environmental objects and real-world observations – in other words, how can the ecological niche be reconstructed from the data? In this case, an experimental approach poses a number of practical problems, such as the difficulty of isolating the influence of multiple variables from one another (e.g., an individual can tolerate a temperature of 5°C associated with 50% air humidity, but not 70% air humidity). Consequently, studies of this type concern a limited number of species and focus on only a few environmental dimensions, such as temperature or water availability (e.g., Lutterschmidt and Hutchinson, 1997; Calosi *et al.*, 2009; Orille *et al.*, 2020; Roeder and Daniels, 2022). Furthermore, these physiological measurements are intrinsically linked to a single or small number of individuals in very specific conditions (whether natural or simulated in a laboratory; Lutterschmidt and Hutchinson, 1997; Simon *et al.*, 2015); and they are sometimes difficult to apply to a general population (Kearney and Porter, 2009). As a result, these models are not easily translated into potential geographical ranges (Peterson *et al.*, 2015). Modelling is therefore a highly relevant alternative for increasing the scale of analysis, as it has greater predictive capacity for approaching broader

Lutterschmidt et Hutchinson, 1997 ; Calosi *et al.*, 2009 ; Orille *et al.*, 2020 ; Roeder et Daniels, 2022). D'autre part, ces mesures physiologiques sont intrinsèquement liées à un unique ou un faible nombre d'individus dans des conditions très spécifiques (qu'elles soient naturelles ou reproduites en laboratoire ; Lutterschmidt et Hutchinson, 1997 ; Simon *et al.*, 2015) ; elles sont parfois difficilement applicables à une population dans son ensemble (Kearney et Porter, 2009). En conséquence, ces modèles sont difficiles à traduire en termes de potentielles distributions géographiques (Peterson *et al.*, 2015). La modélisation est donc une alternative des plus pertinentes pour augmenter l'échelle d'analyse, car elle a une plus grande capacité prédictive pour approcher des plus larges portions de la niche d'une population, et permet d'intégrer un nombre important de variables ainsi que le résultat de leurs interactions. L'expérimentation dans ce cadre peut servir de guide pour le choix de certains paramètres pour la modélisation (par ex. des paramètres auxquels l'espèce est particulièrement sensible) ; en retour, la modélisation peut guider des études expérimentales ou de recensement d'espèces en identifiant des aspects qui mériteraient d'être approfondis ou vérifiés par l'expérimentation (par ex. si l'on observe des courbes de réponses tronquées ou si des régions sont identifiées comme favorables mais n'ont pas été prospectées).

Relation entre niche écologique et distribution géographique

L'une des conséquences immédiates du cadre théorique proposé par G.E. Hutchinson est l'existence de deux espaces dans lesquels s'expriment les niches écologiques (fig. 1) : l'espace environnemental (**E**), dans lequel les niches sont des objets continus, et l'espace géographique (**G**), dans lequel nous observons une projection des niches (soit, les localités géographiques dans lesquelles nous observons les conditions environnementales délimitée par la niche ; Hutchinson, 1957 ; Peterson et Soberón, 2012). Ce point – appelé la « dualité de Hutchinson » (Colwell et Rangel, 2009) – est crucial car ces deux espaces sont intimement liés, malgré l'absence de réciprocity dans leurs relations. En effet, une localité de (**G**) – définie par des coordonnées uniques et un instant t – ne peut correspondre qu'à un seul point de (**E**), soit à une seule combinaison de variables environnementales. À l'inverse, un point dans (**E**) peut s'exprimer dans plusieurs localités de (**G**) ; autrement dit, les mêmes conditions environnementales peuvent exister à différentes localités géographiques. En d'autres termes, des objets continus dans (**E**) (comme une niche) peut se traduire par une distribution géographique discontinue dans (**G**), et vice-versa. Cela implique également que des dynamiques purement environnementales peuvent présenter des tendances différentes des dynamiques géographiques ; par exemple, une expansion de la niche dans (**E**) ne se traduit pas nécessairement par une expansion géographique dans (**G**) (par ex. certaines espèces d'*Ursus* encore existantes ; Luna-Aranguré *et al.*, 2019). Enfin, la dualité de

portions of a population's niche, and allows a large number of variables and the results of their interactions to be integrated. In this context, experimentation can serve as a guide for the choice of certain modelling parameters (e.g., parameters to which the species is particularly sensitive); in turn, modelling can guide experimental or species census studies by identifying aspects that should be studied in greater depth or verified by experimentation (e.g., if truncated response curves are observed or if regions are identified as favourable but have not been prospected).

Relationship between ecological niche and geographical distribution

An immediate consequence of the theoretical framework proposed by G. E. Hutchinson is the existence of two spaces in which ecological niches are expressed (Fig. 1): environmental space (**E**), where niches are continuous objects, and geographical space (**G**), where we observe a projection of niches (i.e., the geographical localities in which we observe the environmental conditions bounded by the niche; Hutchinson, 1957; Peterson and Soberón, 2012). This aspect – called “Hutchinson's duality” (Colwell and Rangel, 2009) – is crucial because these two spaces are intimately linked, despite the absence of reciprocity in their relationships. Indeed, a locality within (**G**) – defined by unique coordinates and a time t – can only correspond to a single point in (**E**), i.e., a single combination of environmental variables. Conversely, a point within (**E**) can be expressed in several localities of (**G**); in other words, the same environmental conditions can exist at different geographical localities. Put another way, continuous objects in (**E**) (such as a niche) may translate into a discontinuous geographical distribution in (**G**), and vice versa. This also implies that purely environmental dynamics may exhibit trends that differ from geographical ones; for example, a niche expansion in (**E**) does not necessarily translate into a geographical expansion in (**G**) (e.g., some surviving *Ursus* species; Luna-Aranguré *et al.*, 2019). Finally, Hutchinson's duality requires us to consider the different factors that influence the geographical range of a species in (**G**) in order to reconstruct its ecological niche in (**E**). The **BAM** diagram proposed by Soberón and Peterson (2005, 2012) proposes three main ones (Fig. 2): First, **A** represents the distribution area of a species defined solely by the environmental conditions favourable to its existence: abiotic factors (e.g., climatic or geographical). Theoretically, this is the geographical projection of N_F . Next, **B** represents the distribution area of the species as a function of the factors linked to its interactions with other species or resources, called biotic factors. Finally, **M** represents the area physically accessible to the species, defined by its dispersive capacities over a given period of time. In reality, this third factor introduces a third type of niche into (**E**), called the **existing fundamental niche** (N^*_F), which corresponds to the portions of the niche accessible to the species over a given area and time (Hutchinson, 1957; Green, 1971; Pulliam, 2000; Jackson and Overpeck, 2000; Soberón and

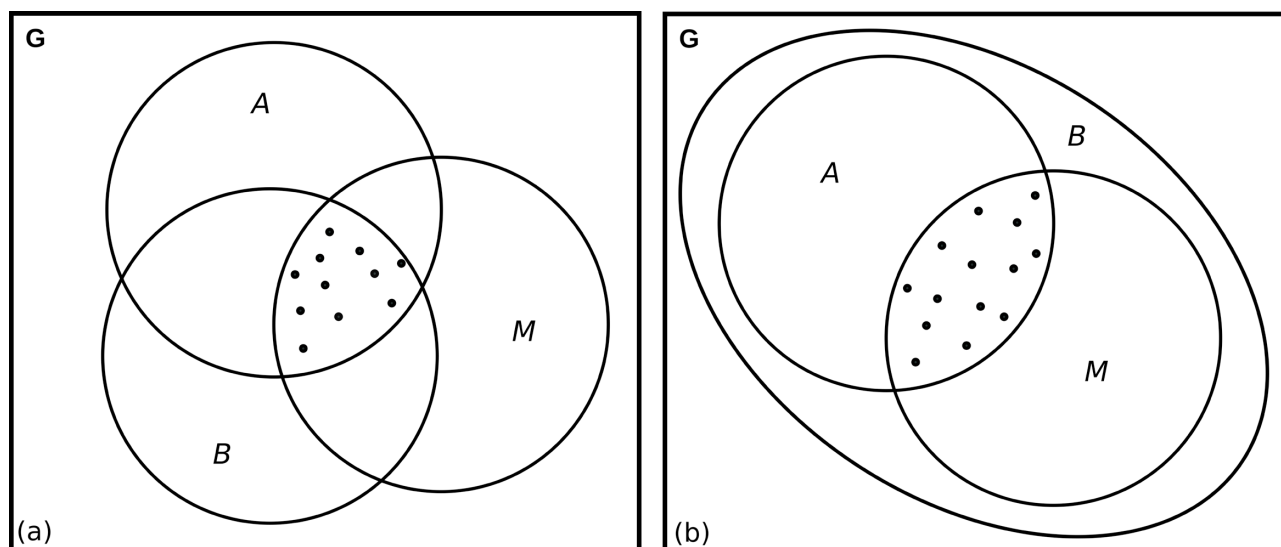


Fig. 2 – Diagramme BAM illustrant les facteurs influençant la distribution macro-géographique d'une espèce (d'après Soberón et Peterson, 2005, 2012, modifié). Les cercles représentent les différents facteurs et les points noirs représentent la distribution géographique de l'espèce. **G**, espace géographique ; **A**, variables scénopoétiques ; **B**, interactions biotiques ; **M**, zones géographiques accessibles à l'espèce ; (a) diagramme de BAM de référence ; (b) diagramme de BAM adapté à l'hypothèse du bruit Eltonien.

Fig. 2 – BAM diagram illustrating the factors influencing the macro-geographical distribution of a species (adapted from Soberón and Peterson, 2005, 2012). The circles represent the various factors and the black dots represent the geographical distribution of the species. **G**, geographical space; **A**, scenopoetic variables; **B**, biotic interactions; **M**, geographic areas accessible to the species; (a), reference BAM diagram; (b) BAM diagram adapted to the Eltonian noise hypothesis.

Hutchinson entraîne la nécessité de prendre en compte les différents facteurs qui influencent la répartition géographique d'une espèce dans (**G**) pour reconstruire sa niche écologique dans (**E**).

Le diagramme de **BAM** proposé par Soberón et Peterson (2005, 2012) en propose trois principaux (fig. 2) : tout d'abord, **A** représente l'aire de distribution d'une espèce définie uniquement par les conditions environnementales favorables à son existence : les facteurs abiotiques (par ex. climatiques ou géographiques). Il s'agit théoriquement de la projection géographique de N_F . Ensuite, **B** représente l'aire de distribution de l'espèce en fonction des facteurs liés à ses interactions avec d'autres espèces ou ressources, appelés les facteurs biotiques. Enfin, **M** représente l'aire physiquement accessible à l'espèce définie par ses capacités dispersives sur un temps donné. Ce troisième facteur introduit en réalité un troisième type de niche dans (**E**), appelée **niche fondamentale existante** (N^*_F), qui correspond aux portions de la niche accessibles à l'espèce sur une zone et un temps donnés (Hutchinson, 1957 ; Green, 1971 ; Pulliam, 2000 ; Jackson et Overpeck, 2000 ; Soberón et Peterson, 2011 ; Peterson et Soberón, 2012) : dans la fig. 1, il s'agit des points colorés en vert contenus dans le rectangle de la niche fondamentale. L'importance relative de ces trois facteurs – **B**, **A** et **M** – dans la définition de la distribution géographique d'une espèce (Saupe *et al.*, 2012) permet ainsi de définir différentes aires géographiques dans (**G**), auxquelles correspondent différentes niches dans (**E**).

Ce cadre pose toutefois un paradoxe en raison de la différence d'échelle spatio-temporelle à laquelle se développent ces différents facteurs. En particulier, les facteurs biotiques se distinguent des facteurs abiotiques et

Peterson, 2011; Peterson and Soberón, 2012): in Fig. 1, these are the green-coloured points contained in the fundamental niche section. The relative importance of these three factors – **B**, **A** and **M** – in determining the geographical range of a species (Saupe *et al.*, 2012) allows us to define different geographical areas in (**G**), to which different niches correspond in (**E**).

Yet this framework fosters a paradox because of the diverse spatial and temporal scales at which these different factors develop. In particular, biotic factors are distinguished from abiotic and accessibility factors by their much finer scale (e.g., Araújo and Guisan, 2006; Soberón, 2007; Peterson *et al.*, 2011; Araújo and Rozenfeld, 2013), both spatially (local scale) and temporally (direct influence on the environment, which therefore continually changes according to the impact that the species has on it). Conversely, abiotic factors are generally characterised by a coarse spatio-temporal scale, as they can be measured over large geographical areas and are not influenced by the presence of a species (Araújo and Guisan, 2006; Soberón, 2007; Peterson *et al.*, 2011). It is difficult to reconcile these two scales in order to understand macrobiogeographical phenomena. Thus, we can distinguish between two main approaches to modelling ecological niches (Peterson *et al.*, 2015): the **mechanistic approach** seeks to model the interactions of the individual with the environment and therefore allows us, in theory, to directly estimate certain portions of N_F – on the other hand, this model is not easily extrapolated to a broader geographical scale. The **correlational approach**, meanwhile, focuses on geographical distributions as a whole in order to identify their explanatory variables. These are static models that account for abiotic and historical variables (through

d'accessibilité par leur échelle beaucoup plus fine (par ex. Araújo et Guisan, 2006 ; Soberón, 2007 ; Peterson *et al.*, 2011 ; Araújo et Rozenfeld, 2013), à la fois spatialement (échelle locale) et temporellement (influence directe sur l'environnement, qui change donc constamment suivant l'impact que l'espèce a sur lui). À l'inverse, les facteurs abiotiques se caractérisent plutôt par une échelle spatio-temporelle grossière, car ceux-ci sont mesurables sur de grandes zones géographiques et ne sont pas influencés par la présence de l'espèce (Araújo et Guisan, 2006 ; Soberón, 2007 ; Peterson *et al.*, 2011). Ces deux échelles sont difficiles à concilier pour comprendre des phénomènes macro-biogéographiques. Ainsi, nous pouvons distinguer deux principales approches à la modélisation des niches écologiques (Peterson *et al.*, 2015) : l'approche **mécanistique** cherche à modéliser les interactions de l'individu avec le milieu et permet ainsi en théorie d'estimer directement certaines portions de N_F – en contrepartie, ce modèle sera difficilement extrapolable à une large échelle géographique. À l'inverse, l'approche **corrélacionnelle** se focalise sur les distributions géographiques dans leur ensemble pour en identifier les variables explicatives ; il s'agit donc de modèles statiques, prenant en compte des variables abiotiques et historiques (par le biais de la capacité de dispersion). L'approche corrélacionnelle s'inscrit ainsi dans l'hypothèse du bruit Eltonien (*Eltonian Noise Hypothesis* ; Soberón, 2007), qui s'appuie sur l'observation de l'effet généralement limité des interactions biotiques sur la distribution d'une espèce à des grandes échelles spatiales. Cette hypothèse permet alors de s'affranchir des facteurs biotiques dans les reconstitutions de niches écologiques selon l'approche corrélacionnelle (voir fig. 2b). La nécessité de s'appuyer sur cette hypothèse constitue une limite de l'approche corrélacionnelle, car il peut exister des exceptions à celle-ci ; par ailleurs, elle nécessite de « moyenniser » temporellement des jeux de données d'occurrences et environnementaux, ce qui rend une approche dynamique à une fine échelle temporelle difficile à mettre en œuvre (mais pas impossible, voir par ex. Ingenloff, 2020 ; Ingenloff et Peterson, 2021).

L'approche corrélacionnelle : aperçu

L'ENM corrélacionnelle s'est développée principalement à partir des années 1990 (par ex. Guisan et Zimmerman, 2000), par suite de la disponibilité grandissante de bases de données d'occurrences d'espèces, de modèles climatiques et de la démocratisation des outils informatiques. L'approche a progressivement gagné en popularité dans les années 2000, et est appliquée dans de nombreuses disciplines dont les problématiques concernent les relations entre distribution géographique d'espèce et environnement, comme la conservation (par ex. Sohn *et al.*, 2013 ; Sobral-Souza *et al.*, 2021), la détection d'espèces (par ex. Raxworthy *et al.*, 2003 ; de Siqueira *et al.*, 2009 ; Peterson et Navarro-Sigüenza, 2009), l'évolution (par ex. Saupe *et al.*, 2019), la paléocologie (par ex. Myers *et al.*, 2015 ; Gibert *et al.*, 2022 ; Jones *et al.*, 2022) ou la

dispersal capacity). The correlational approach is therefore in line with the Eltonian noise hypothesis (Soberón, 2007), which is based on the observation of the generally limited effect of biotic interactions on a species' distribution over large spatial scales. This hypothesis eliminates biotic factors in the reconstitution of ecological niches by means of the correlational approach (see Fig. 2b). The need to rely on this hypothesis is a limitation of the correlational approach as there may be exceptions to it; additionally, it requires temporal “averaging” of occurrence and environmental datasets, which renders a dynamic approach on a fine temporal scale difficult to implement (but not impossible, see for instance Ingenloff, 2020; Ingenloff and Peterson, 2021).

The correlational approach: overview

Correlational ENM emerged mainly from the 1990s onwards (e.g., Guisan and Zimmerman, 2000), as a result of the increasing availability of databases on species occurrences, climate models and the democratisation of computer tools. The approach gradually gained in popularity in the 2000s, and is being applied in many disciplines addressing issues relating to the relationship between the geographical distribution of species and the environment, such as conservation (e.g., Sohn *et al.*, 2013; Sobral-Souza *et al.*, 2021), species detection (e.g., Raxworthy *et al.*, 2003; de Siqueira *et al.*, 2009; Peterson and Navarro-Sigüenza, 2009), evolution (e.g., Saupe *et al.*, 2019), palaeoecology (e.g., Myers *et al.*, 2015; Gibert *et al.*, 2022; Jones *et al.*, 2022) or the spread of diseases via animal vectors (e.g., Escobar *et al.*, 2017; Marques *et al.*, 2020, 2021).

The general principle of correlational ENM is to correlate the geographical distribution of a species, i.e., points of occurrence corresponding to its observed presence or absence at a given time t , with maps of environmental variables, generally derived from climate models, using predictive algorithms of varying complexity (e.g., Peterson *et al.*, 2011, Araújo *et al.*, 2019, Sillero *et al.*, 2021, Vignoles, 2022a). The latter produce a model of the ecological niche; the conditions encountered by the species in the localities observed which are interpreted as favourable to its existence. This model can then be projected onto a map to identify where these conditions are present.

In practice, correlational ENM involves four main steps: (1) theoretical positioning, which defines the framework for the research question, and for the methodological choices and interpretations; (2) the selection and preparation of the environmental and occurrence data; (3) the creation of the model(s) using algorithm(s), including a calibration phase and subsequent statistical evaluation; (4) the projection of the model to new environmental conditions in a different region or time period from those used for its calibration. The care devoted to each of these steps guarantees the quality of a study conducted using the ENM approach. It is beyond the scope of this article to describe these steps in detail, so I suggest that readers

diffusion de maladies via des vecteurs animaux (par ex. Escobar *et al.*, 2017; Marques *et al.*, 2020, 2021).

Le principe général de l'ENM corrélationnelle est de corréler la répartition géographique d'une espèce – soit des points d'occurrences qui correspondent à l'observation de la présence ou de l'absence de l'espèce à un instant *t* – avec des cartes de variables environnementales issues généralement de modèles climatiques, au moyen d'algorithmes prédictifs plus ou moins complexes (par ex. Peterson *et al.*, 2011 ; Araujo *et al.*, 2019 ; Sillero *et al.*, 2021 ; Vignoles, 2022a). Ceux-ci en déduisent un modèle de la niche écologique – c'est à dire les conditions rencontrées par l'espèce dans les localités observées, qui sont interprétées comme favorables à son existence. Ce modèle peut ensuite être projeté sur une carte afin d'identifier les zones dans lesquelles ces conditions sont présentes.

En pratique, l'ENM corrélationnelle comporte 4 principales étapes : (1) le positionnement théorique qui délimite le cadre de la problématique, des choix méthodologiques et des interprétations ; (2) le choix et la préparation des données environnementales et d'occurrences ; (3) la création du(es) modèle(s) par le biais d'algorithme(s), passant par une phase de calibration, puis d'évaluation statistique ; (4) la projection du modèle à de nouvelles conditions environnementales qui se trouvent dans une région ou à une période distinctes de celles de la calibration. Le soin apporté à chacune de ces étapes garantit la qualité d'une étude conduite selon l'approche de l'ENM. Leur description précise dépasse largement le cadre de cet article, je propose donc aux lecteur·rices de se référer aux travaux de synthèse déjà existants pour en saisir toutes les subtilités (en anglais : Peterson *et al.*, 2011 ; Sillero *et al.*, 2021 ; en français : Vignoles, 2022a).

TRANSFERT THÉORIQUE ET MÉTHODOLOGIQUE AUX DONNÉES CULTURELLES DU PASSÉ : LA MODÉLISATION DE NICHES ÉCO-CULTURELLES

Définition d'une niche éco-culturelle et implications pour l'analyse des trajectoires culturelles du passé

Appliquée à des données de la culture matérielle, les outils de la modélisation de niches écologique permettent d'identifier la gamme environnementale dans laquelle certains traits culturels sont observés dans une période de temps donnée. C'est cette gamme que l'on qualifie de niche éco-culturelle (Banks *et al.*, 2006 ; d'Errico et Banks, 2013 ; Banks, 2017a ; Vignoles, 2021). En termes plus « hutchinsoniens », il s'agit de « l'espace écologique occupé par une culture archéologique [*sensu* Clarke, 1968] » (Banks *et al.*, 2006, p. 70). Cette enveloppe environnementale peut ainsi être considérée comme une caractéristique associée à une tradition technique ou culturelle, et non comme des conditions intrinsèques d'existence (à l'instar du concept de niche écologique : Peterson *et al.*,

refer to existing reviews to grasp all their subtleties (in English: Peterson *et al.*, 2011; Sillero *et al.*, 2021; in French: Vignoles, 2022a).

THEORETICAL AND METHODOLOGICAL TRANSFER TO PAST CULTURAL DATA: THE MODELLING OF ECO-CULTURAL NICHES

Definition of an eco-cultural niche and implications for the analysis of past cultural trajectories

Applied to material culture data, the ecological niche modelling tools enable us to identify the environmental range in which certain cultural traits are observed over a given period of time. This range is referred to as the eco-cultural niche (Banks *et al.*, 2006; d'Errico and Banks, 2013; Banks, 2017a; Vignoles, 2021). In more “Hutchinsonian” terms, “*it is human culture that occupies an ecological space [sensu Clarke, 1968]*” (Banks *et al.*, 2006; 70). This environmental setting can thus be considered as a characteristic associated with a technological or cultural tradition, and not as an intrinsic condition of existence (following the example of the concept of ecological niche; Peterson *et al.*, 2011). In other words, we identify the environments in which human groups sharing certain behaviours (technical, symbolic, etc.) have lived at the scale of their spatial distribution. This postulate is based on the assumption that there are processes of social continuity – such as transmission – in space and time that are sufficiently strong for us to be able to observe a cultural or technical tradition on a prehistoric timescale.

The identification of eco-cultural niches then makes it possible to verify whether differences in spatial distribution actually reflect different environments, or whether a cultural change is associated with a change in the environmental conditions occupied by the populations before and after this change (d'Errico and Banks, 2013). These observations about geographical space are often interpreted in environmental terms, but we have shown above that geographical and environmental dynamics are not reciprocal (see *supra*, “Relationship between ecological niche and geographical distribution”). Modelling eco-cultural niches therefore appears to be a particularly interesting approach for testing these hypotheses and adding concrete, quantified elements to them. Let us illustrate this with two theoretical cases that we could hypothetically encounter in the archaeological record (Fig. 3; after d'Errico and Banks, 2013). In theoretical case 1 (Fig. 3a), we compare the eco-cultural niches of two archaeological cultures with no overlap in geographical distribution. However, their eco-cultural niches are very similar in environmental space. This therefore reflects a case of cultural regionalisation unrelated to a particular environmental context, which leads us to consider other

2011). En d'autres termes, nous identifions donc les environnements dans lesquels les groupes humains partageant certains comportements techniques, symboliques, etc., ont vécu à l'échelle de leur répartition géographique. Ce postulat repose sur l'hypothèse de continuités sociales – comme la transmission – dans l'espace et le temps suffisamment fortes pour que l'on puisse observer une tradition culturelle ou technique à l'échelle des temps préhistoriques.

La définition de niches éco-culturelles permet ensuite de vérifier si des différences de répartition géographiques traduisent effectivement différents environnements, ou si un changement culturel est associé avec un changement des conditions environnementales effectivement occupées par les populations avant et après ce changement (d'Errico et Banks, 2013). Ces observations dans l'espace géographique sont souvent interprétées en termes environnementaux, or nous avons vu précédemment que les dynamiques géographiques et environnementales ne sont pas réciproques (voir *supra*, « Relation entre niche écologique et distribution géographique »). La modélisation de niches éco-culturelles apparaît donc comme une approche particulièrement intéressante pour tester ces hypothèses et y ajouter des éléments concrets et quantifiés. Prenons pour illustration deux cas théoriques que nous pourrions hypothétiquement rencontrer dans le registre archéologique (fig. 3 ; d'après d'Errico et Banks, 2013). Dans le cas théorique n°1 (fig. 3a), nous comparons les niches éco-culturelles de deux cultures archéologiques dont la répartition géographique ne présente aucun recouvrement. Toutefois, leurs niches éco-culturelles sont très fortement similaires dans l'espace environnemental. Cela reflète donc un cas de régionalisation culturelle sans lien avec un contexte environnemental particulier, ce qui mène à réfléchir à d'autres facteurs à l'origine de cette distinction (par exemple, l'existence d'une barrière physique ou culturelle). Dans le cas théorique n°2 (fig. 3b), nous observons un changement culturel entre deux périodes, concomitant d'un changement climatique et associé d'une expansion géographique de la distribution des sites. Transposé dans l'espace environnemental, on observe en réalité une dynamique inverse, c'est-à-dire une contraction de la niche de la culture B sur des environnements plus précis, qui restent compris dans ceux qu'occupait la culture A. Ainsi, le changement climatique et culturel ne s'accompagne pas d'un changement radical d'environnements occupés, mais plutôt d'une focalisation sur des environnements moins diversifiés et plus répandus dans le paysage.

De nombreux scénarios théoriques peuvent être imaginés dans ce cadre (*ibid.*) et permettent tous de mettre en évidence la complexité de la relation entre distribution géographique et environnements occupés. En analysant ces dynamiques, nous pouvons mieux intégrer l'environnement dans nos réflexions sur les facteurs influençant la variabilité culturelle à la fois dans l'espace et le temps.

Quelques points théoriques à explorer

Le cadre théorique d'application de la modélisation de niches écologiques aux données des cultures matérielles

factors behind this distinction (physical or cultural boundaries, for example). In theoretical case 2 (Fig. 3b), we observe a cultural shift between two periods, concomitant with a change in climatic conditions and associated with a geographical expansion in the distribution of sites. However, when translated into environmental space, we actually observe the opposite dynamic, i.e., a contraction of the niche of culture B into more restricted environments, which remain within those occupied by culture A. Thus, climatic and cultural change is not accompanied by a radical change in the environments occupied, but rather by a focus on less diverse environments that are more widespread in the landscape.

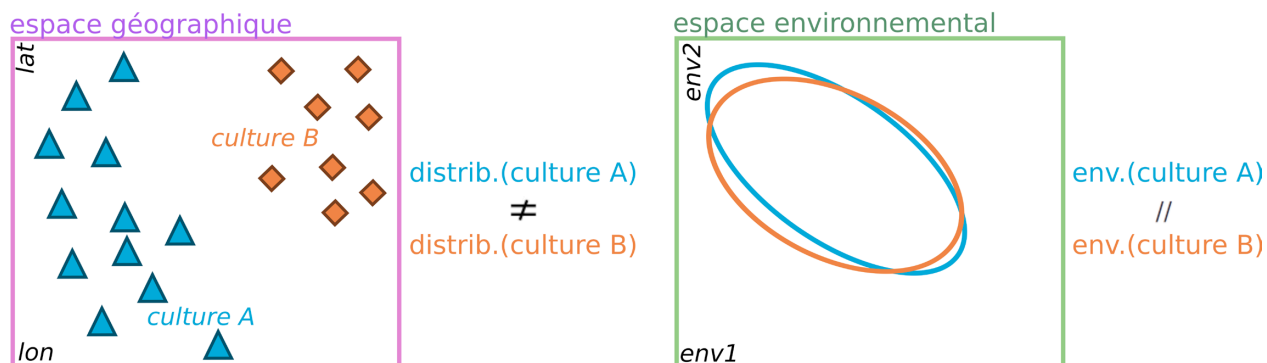
A number of theoretical scenarios can be imagined within this context (*ibid.*), all of which highlight the complexity of the relationship between geographical distribution and occupied environments. By analysing these dynamics, we are able to better integrate the environment into our analysis of the factors influencing cultural variability in both space and time.

Theoretical points to explore

There remain some grey areas in the theoretical framework for applying ecological niche modelling to data from prehistoric material cultures; in this article I would like to launch a discussion on a few theoretical points which, in my opinion, would improve the suitability of the approach to archaeological problems.

The shape of an eco-cultural niche is a particularly interesting subject because it enables more appropriate algorithms and geometries to be chosen. In ecology, it is fairly commonly accepted that the fundamental ecological niche most likely corresponds to a convex object within the environmental space (e.g., Van Aelst and Rousseeuw, 2009; Escobar et al., 2014, 2017; Qiao et al., 2016; Jiménez et al., 2019; Soberón and Peterson, 2020; Nuñez-Penichet et al., 2021). Accordingly, the algorithms ordinarily used throughout the community, such as Maxent (Phillips et al., 2006, 2017), are too complex to realistically reflect the response of a species to an environmental gradient (Merow et al., 2014). As a result, recent applications tend to propose much simpler models in environmental space, such as ellipsoids or polyhedra (e.g., Jiménez et al., 2019; Nuñez-Penichet et al., 2021; Carrasco et al., 2022). Yet, this subject has never been discussed in the ECNM literature, even though it is fundamental: is it appropriate to conceptualise an eco-cultural niche according to the same geometries as for an ecological niche? In other words, does it make sense to model the response of a group sharing a cultural trait to an environmental variable according to a unimodal curve? At the moment, these questions are embryonic ideas to which I will not provide a formal response in this article, but it seems to me that they deserve to be raised so that everyone can address them. In particular, it appears vital to approach these issues in an interdisciplinary and collective way, given the many factors that underpin human–environment relationships.

(a) Cas théorique 1 : similarité de niche dans des contextes culturels et géographiques différents



(b) Cas théorique 2 : contraction de niche associée à un changement culturel et une expansion géographique

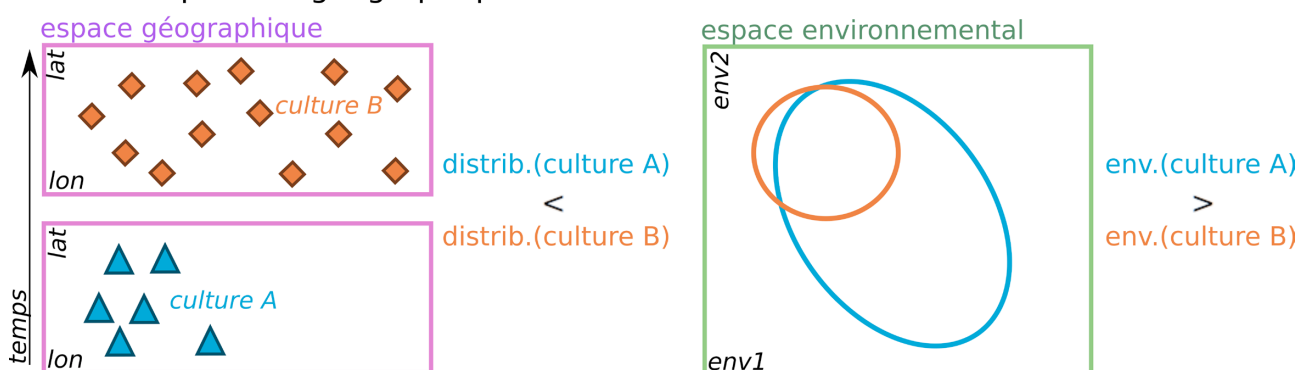


Fig. 3 – Illustration théorique de la dichotomie entre dynamiques géographiques et environnementales de niches éco-culturelles (inspirée de d'Errico et Banks, 2013, fig. 2 p. S380) : (a) le cas théorique 1 illustre un cas de figure dans lequel deux cultures archéologiques aux distributions géographiques distinctes sont associées à des niches éco-culturelles similaires ; cette dynamique pourrait être interprétée comme le résultat d'un barrière (géographique ? culturelle ?) séparant les deux distributions ; (b) le cas théorique 2 illustre un cas de figure dans lequel nous observons un changement culturel associé à une expansion géographique, tandis que les niches éco-culturelles associées subissent une contraction dans l'espace environnemental ; cette dynamique pourrait être interprétée comme une spécialisation écologique qui, dans la deuxième période, correspond à des environnements plus largement répandus dans la zone d'étude considérée.

Fig. 3 – *Theoretical representation of the dichotomy between geographical and environmental dynamics of eco-cultural niches (based on d'Errico and Banks, 2013, Fig.2, p. S380) : (a,) theoretical case 1 illustrates a scenario in which two archaeological cultures with distinct geographical distributions are associated with similar eco-cultural niches; this dynamic could be interpreted as the result of a barrier (geographical? cultural?) separating the two distributions; (b) theoretical case 2 illustrates a scenario in which we observe a cultural change associated to a geographical expansion, while the corresponding eco-cultural niches undergo a reduction in environmental space; this dynamic could be interpreted as an ecological specialisation which, in the second phase, corresponds to environments that are more widespread in the area under study.*

préhistoriques présente encore des zones d'ombre ; je souhaite dans cet article lancer une discussion autour de quelques points théoriques qui, d'après moi, permettraient d'améliorer l'adéquation de l'approche avec les problématiques archéologiques.

La forme d'une niche éco-culturelle constitue un sujet particulièrement intéressant, car il permet de choisir des algorithmes et géométries plus pertinents. En Écologie, il est assez communément admis que la niche écologique fondamentale correspond très probablement à un objet convexe dans l'espace environnemental (par ex. Van Aelst et Rousseeuw, 2009 ; Escobar *et al.*, 2014, 2017 ; Qiao *et al.*, 2016 ; Jiménez *et al.*, 2019 ; Soberón et Peterson, 2020 ; Nuñez-Penichet *et al.*, 2021). En conséquence, les algorithmes couramment utilisés dans

The question of the shape of eco-cultural niches also raises the matter of the relevance of transferring the different types of Hutchinsonian niches to the ECNM framework. Indeed, is it appropriate to speak of fundamental or realised eco-cultural niches? This distinction would tend to suggest the existence of a niche potentially occupiable by the human group sharing a cultural trait, which may be different from the niche actually occupied. This is theoretically possible if we consider technical or cultural traits that are not strongly dependent upon the environment in which they are actually used; we could therefore postulate that certain tools or cultural practices could potentially exist in a wide range of environments (fundamental niche), but only be observed in a more restricted range (realised niche). The question arises here as to the

la communauté, comme Maxent (Phillips *et al.*, 2006, 2017), sont trop complexes pour refléter la réponse d'une espèce à un gradient environnemental de façon réaliste (Merow *et al.*, 2014). C'est pourquoi des développements récents tendent à proposer des modèles beaucoup plus simples dans l'espace environnemental, comme des ellipsoïdes ou des polyèdres (par ex. Jiménez *et al.*, 2019 ; Nuñez-Penichet *et al.*, 2021 ; Carrasco *et al.*, 2022). Or, pour la MNEC, ce sujet n'a jamais fait l'objet d'une discussion dans la littérature, alors qu'elle est pourtant fondamentale : est-il approprié de conceptualiser une niche éco-culturelle selon les mêmes géométries que pour une niche écologique ? Autrement dit, y a-t-il un sens à modéliser la réponse d'un groupe partageant un trait culturel à une variable environnementale selon une courbe unimodale ? Ces questionnements constituent pour l'instant des embryons de réflexion auxquels je n'apporterai pas de réponse formelle dans cet article, mais il me semble que ceux-ci méritent d'être posés afin que chacun·e puisse s'en emparer. Il semble en particulier primordial d'aborder ces questions de façon interdisciplinaire et collective, compte tenu des nombreux facteurs qui sous-tendent les relations humains-environnements.

La question de la géométrie des niches éco-culturelles pose par ailleurs la question de la pertinence de transférer les différents types de niches hutchinsoniennes au cadre de la MNEC. En effet, est-il pertinent de parler de niche éco-culturelle fondamentale ou réalisée ? Cette distinction tendrait à suggérer l'existence d'une niche potentiellement occupable par le groupe humain partageant un trait culturel qui puisse être différente de la niche réellement occupée. Ce cas de figure est théoriquement possible si l'on considère des traits techniques ou culturels qui sont peu inféodés au milieu dans lequel ils sont effectivement utilisés ; nous pourrions ainsi postuler que certains outils ou pratiques culturelles puissent potentiellement exister dans une large gamme environnementale (niche fondamentale), mais ne soient observés que dans une gamme plus restreinte (niche réalisée). Se pose ici la question de la pertinence de cette distinction et de ce qu'elle peut nous permettre d'explorer comme question anthropologique.

Pour ce faire, reprenons le diagramme de **BAM** qui définit un cadre de réflexion autour des facteurs qui influencent la répartition géographique d'une espèce, et tentons de le transposer au registre archéologique (fig. 4). Ici, il est nécessaire d'ajouter un quatrième facteur, que nous pouvons dénommer arbitrairement « Culture » (C). Nous obtenons ainsi un diagramme de Venn à 4 ellipses (Venn, 1880), permettant de délimiter différentes distributions géographiques et les niches qui leur sont associées. En découle la nécessité de poser des hypothèses sur ce que représentent les facteurs B, A, M et C dans ce nouveau cadre théorique. De nouveau, il me semble que ces hypothèses nécessitent des discussions collectives et l'apport des différentes spécialités de la Préhistoire. Par exemple, l'applicabilité de l'hypothèse du bruit Eltonien au diagramme de **BAMC** constitue une question intéressante. Celle-ci a déjà été évoquée par W.E. Banks (2017b), qui pointe à juste titre qu'une telle hypothèse

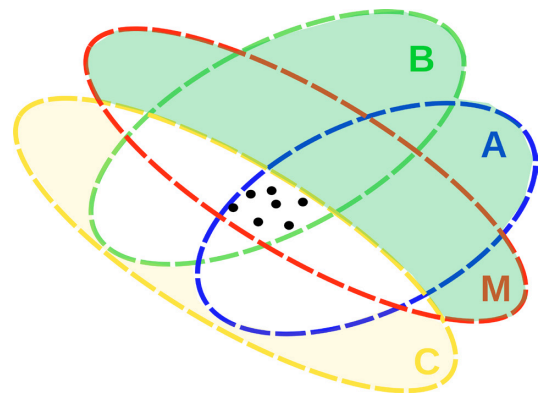


Fig. 4 – Proposition d'adaptation du diagramme BAM à la MNEC, par l'addition des facteurs culturels (C) influençant la répartition géographique d'une tradition culturelle/culture archéologique. Zone grisée verte : domaine écologique. Zone grisée jaune : domaine culturel. Zone blanche : domaine éco-culturel. Points : distribution géographique de l'entité considérée.

Fig. 4 – Proposed adaptation of the BAM diagram to the ECNM, by adding the cultural factors (C) affecting the geographical distribution of a cultural tradition/archaeological culture. Green shaded area: ecological sphere. Yellow shaded area: cultural sphere. White zone: eco-cultural sphere. Dots: geographical distribution of the entity examined.

usefulness of this distinction and what it might allow us to explore as an anthropological issue.

To this aim, we shall return to the **BAM** diagram, which defines an analytical framework for the factors that influence the spatial distribution of a species, and let us try to transpose it to the archaeological record (Fig. 4). Here, we need to add a fourth factor, arbitrarily called “Culture” (C). We thus obtain a Venn diagram with four ellipses (Venn, 1880), showing different geographical distributions and the niches associated with them. This leads to the need to formulate hypotheses about what factors B, A, M and C represent in this new theoretical framework. Once again, it seems to me that these hypotheses require collective discussion and input from the various specialities involved in the study of prehistory. For example, the applicability of the Eltonian noise hypothesis to the **BAMC** diagram constitutes an interesting question. This has already been mentioned by W. E. Banks (2017b), who rightly pointed out that such a hypothesis has never been formally evaluated within the framework of the ECNM. This author therefore proposes integrating faunal remains in the form of ecological niche models into predictors of eco-cultural niches, in order to test whether the results differ radically from models predicted without these new variables. The aim would be to concretely assess whether the distribution of sites of a specific archaeological culture is significantly correlated with the potential geographical range of certain species of prey (which may be true at the scale of a locality, but not necessarily at the scale of the geographical distribution of human groups employing the same cultural trait; *ibid.*).

n'a jamais été formellement évaluée dans le cadre de la MNEC. Cet auteur propose alors d'intégrer les restes fauniques sous la forme de modèles de niches écologiques aux prédicteurs des niches éco-culturelles, afin de vérifier si les résultats diffèrent radicalement de modèles prédits sans ces nouvelles variables. Il s'agirait ainsi d'évaluer concrètement si la distribution des sites archéologiques d'une culture archéologique spécifique est significativement corrélée à la répartition géographique potentielle de certaines proies (ce qui peut être vrai à l'échelle d'une localité, mais pas nécessairement à l'échelle de la répartition géographique de groupes humains employant un même trait culturel ; *ibid.*).

EXEMPLE D'APPLICATION : LES TRAJECTOIRES TECHNIQUES LITHIQUES DU GRAVETTIEU MOYEN ET RÉCENT EN FRANCE

Afin d'illustrer notre approche, je présente succinctement un exemple d'application à la question de l'apparition, la généralisation et la disparition d'une tradition technique lithique particulière du Gravettien, appelée le Rayssien (Vignoles, 2021).

Contexte archéologique

Le Rayssien correspond à un moment particulier du Gravettien français, entre *ca.* 30,5 et 28,5 ka cal. BP (Banks *et al.*, 2024), pendant lequel se développe une tradition technique lithique originale visant à l'obtention d'éléments d'armatures (supposés) sensiblement différents des pièces à dos traditionnelles dites « de la Gravette » (Klaric *et al.*, 2021). Ces éléments d'armatures sont obtenus par la mise en œuvre d'une méthode spécifique, appelée méthode du Raysse (Klaric *et al.*, 2002 ; Klaric, 2017). Celle-ci repose sur un débitage unipolaire, qui se développe à partir de la tranche gauche d'une lame ou d'un éclat selon une progression semi-tournante vers la face inférieure du support. Le détachement de chaque lamelle est soigneusement préparé par la technique du « facettage latéralisé oblique », qui vise à mettre en exergue le futur point d'impact sous la forme d'un micro-éperon (*ibid.*). Ce schéma est systématiquement appliqué sur une large variété de supports conduisant à l'obtention de supports standardisés – les lamelles du Raysse (Pottier, 2006) – qui ne nécessitent par la suite que très peu de modifications pour aboutir à l'élément d'armature final – appelé lamelle de la Picardie (Klaric *et al.*, 2002).

Ce schéma opératoire représente une rupture conceptuelle significative par rapport aux méthodes de production de pointes à dos du Noaillien – précédant le Rayssien – et du Gravettien récent – qui lui succède (Klaric *et al.*, 2021). Au Noaillien, les supports de pièces à dos sont obtenus par le biais de débitages lamino-lamellaires sur tranche ou sur bloc, aux modalités unipolaires strictes, unipolaires à plans de frappe opposés-décalés ou bipolaires (par ex.

CASE STUDY: LITHIC TECHNICAL TRAJECTORIES FROM THE MIDDLE AND LATE GRAVETTIAN PERIODS IN FRANCE

To illustrate our approach, I briefly present an example of its application to the question of the emergence, spread and disappearance of a particular lithic technical tradition from the Gravettian, known as the Rayssian (Vignoles, 2021).

Archaeological context

The Rayssian corresponds to a particular phase of the French Gravettian, occurring between *ca.* 30.5 and 28.5 ka cal. BP (Banks *et al.*, 2024), during which an original lithic technical tradition developed, aiming to obtain armatures that were (presumably) significantly different from the traditional “Gravette” pieces (Klaric *et al.*, 2021). These implements were obtained using a specific technique, called the Raysse method (Klaric *et al.*, 2002; Klaric, 2017). This is based on unipolar debitage, which develops from the left edge of a blade or flake in a semi-rotating progression towards the ventral side of the blank. The removal of each bladelet is carefully prepared using the “lateralized oblique faceting” technique, which aims to expose the future point of impact in the form of a micro-spur (*ibid.*). This pattern is systematically applied to a wide variety of blanks, resulting in the production of standardised blanks – the Raysse bladelets (Pottier, 2006) – which then require very few modifications to produce the final armature element – called the Picardie bladelet (Klaric *et al.*, 2002).

This operative schema represents a significant conceptual departure from the methods used to produce the backed points of the Noaillian – which preceded the Rayssian – and from the Late Gravettian – which followed it (Klaric *et al.*, 2021). During the Noaillian, backed points were produced by blade and bladelet debitage on edges or on blocks, with strict unipolar, unipolar with opposite-offset or bipolar striking platforms (e.g., Klaric, 2003; Simonet, 2009; Gottardi, 2011; Vignoles, 2022b), or by bladelet debitage on “burins-cores” (Klaric, 2003; Simonet, 2009; Vignoles, 2022b). These debitage methods offer greater operational flexibility in terms of debitage or preparation of the striking platform, and therefore result in elongated blanks that are less standardised than the Raysse method. These blanks then require greater technical investment to shape the point by retouching the back (e.g., Klaric, 2003, 2008; Simonet, 2009, 2011). During the Late Gravettian period, the blanks used for backed elements also originated from blade/bladelet debitage on blocks generally characterised by extensive preparation of the cores (Nespoulet, 1996; Klaric, 2003; Kildea and Lang, 2011; Pelegrin, 2011; Paris, 2020), or from bladelet debitage on blades or flakes according to relatively flexible patterns, such as debitage on polyhedral burins-cores or prepared Kostienki blades (Klaric, 1999, 2000, 2003; Klaric *et al.*, 2009, 2015; Paris, 2020; Cormarèche, 2020). As with the

Klaric, 2003 ; Simonet, 2009 ; Gottardi, 2011 ; Vignoles, 2022b), ou encore des débitages lamellaires sur « burins-nucléus » (Klaric, 2003 ; Simonet, 2009 ; Vignoles, 2022b). Ces débitages présentent une plus grande souplesse opératoire dans la conduite du débitage ou la préparation du plan de frappe, et aboutissent de ce fait à des supports lamino-lamellaires moins standardisées que pour la méthode du Raysse. Ces supports requièrent ensuite un plus fort investissement technique dans le façonnage de la pointe par la retouche du dos (par ex. Klaric, 2003, 2008 ; Simonet, 2009, 2011). Au Gravettien récent, les supports de pièces à dos proviennent également de modalités de débitages lamino-lamellaires sur blocs caractérisés en général par une préparation poussée des nucléus (Nespoulet, 1996 ; Klaric, 2003 ; Kildea et Lang, 2011 ; Pelegrin, 2011 ; Paris, 2020), ou bien de débitages lamellaires sur lame ou éclat selon des schémas relativement souples, comme les débitages sur burins-nucléus polyédriques ou les lames à aménagement de Kostienki (Klaric, 1999, 2000, 2003 ; Klaric *et al.*, 2009, 2015 ; Paris, 2020 ; Cormarèche, 2020). De la même façon que pour le Noaillien, les supports lamino-lamellaires requièrent un investissement technique important pour être transformés en pointe de la Gravette (Klaric, 2003).

Le Rayssien semble correspondre à une tradition technique régionale, étant donné que sa répartition géographique est restreinte au nord de l'Aquitaine et au sud du Bassin parisien, avec des occurrences isolées en Bretagne et en Bourgogne (fig. 5a ; Touzé, 2013 ; Klaric, 2017 ; Vignoles *et al.*, 2024). À l'inverse, la répartition géographique du Noaillien est plus étendue, couvrant le sud de la Loire, jusqu'à l'Èbre en Espagne ainsi que le pourtour tyrrhénien jusqu'en Italie (fig. 5a ; Touzé, 2013 ; Vignoles *et al.*, sous presse). Sa chronologie est plus complexe car ne semble pas avoir la même durée d'existence dans toute son étendue géographique ; il est remplacé par le Rayssien dans le nord de l'Aquitaine autour de l'événement de Heinrich 3 (fig. 5c ; Klaric, 2008 ; Banks *et al.*, 2024), mais semble perdurer jusqu'à la fin du Gravettien dans la région pyrénéenne (fig. 5c ; Foucher *et al.*, 2011 ; Banks *et al.*, 2024). En ce qui concerne la transition entre le Rayssien et le Gravettien récent, elle semble se produire pendant l'amélioration climatique de l'interstade du Groenland 4 (fig. 5c ; Banks *et al.*, 2024). La répartition géographique du Gravettien récent est également plus étendue que celle du Rayssien, incluant des territoires plus septentrionaux en France et en Allemagne (fig. 5b ; Klaric *et al.*, 2009 ; Cormarèche, 2020 ; Paris, 2020 ; Vignoles *et al.*, 2024).

De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer l'apparition et la disparition d'une tradition technique aussi originale que le Rayssien, en invoquant souvent des facteurs environnementaux (par ex. une « adaptation environnementale » ou un changement lié à une « pression environnementale » ; Djindjian *et al.*, 1999 ; Pottier, 2005) ou culturels (par ex. une variabilité fonctionnelle ou une compatibilité du Rayssien et du Noaillien au sein d'une plus large « entité noaillienne » : David, 1985 ; Rigaud, 1988 ; Touzé, 2013 ; voir Vignoles,

Noaillien, elongated blanks require significant technical investment to be transformed into Gravette points (Klaric, 2003).

The Rayssian seems to correspond to a regional technical tradition, as its spatial distribution is restricted to the north of Aquitaine and the south of the Paris Basin, with some isolated finds in Brittany and Burgundy (Fig. 5a; Touzé, 2013; Klaric, 2017; Vignoles *et al.*, 2024). Conversely, the Noaillian is more widely distributed, covering the south of the Loire as far as the Ebro in Spain, as well as the Tyrrhenian coast all the way to Italy (Fig. 5a; Touzé, 2013; Vignoles *et al.*, 2024). Its chronology is more complex, as it does not seem to have been in existence for the same length of time throughout its geographical extent; it was replaced by the Rayssian in northern Aquitaine around the time of the Heinrich 3 event (Fig. 5c; Klaric, 2008; Banks *et al.*, 2024), but appears to have lasted until the end of the Gravettian in the Pyrenean region (Fig. 5c; Foucher *et al.*, 2011; Banks *et al.*, 2024). The transition from the Rayssian to the Late Gravettian apparently occurred during the climatic improvement of the Greenland 4 interstadial (Fig. 5c; Banks *et al.*, 2024). The Late Gravettian's spatial distribution is also more extensive than that of the Rayssian, encompassing more northern territories in France and Germany (Fig. 5b; Klaric *et al.*, 2009; Cormarèche, 2020; Paris, 2020; Vignoles *et al.*, 2024).

Numerous hypotheses have been advanced to explain the emergence and disappearance of a technical tradition as distinctive as the Rayssian, often invoking environmental factors (e.g., an “environmental adaptation” or a change related to “environmental pressure”; Djindjian *et al.*, 1999; Pottier, 2005) or cultural factors (e.g., functional variability or compatibility of the Rayssian and Noaillian within a broader “Noaillian entity”; David, 1985; Rigaud, 1988; Touzé, 2013; see Vignoles, 2021, 19-30, for a detailed review of these hypotheses). None of these hypotheses have ever been tested using an approach that takes into account the environments associated with this tradition. I have therefore proposed to explore the extent to which the history of the Rayssian is linked to the occupation of particular environments in relation to the lithic technical traditions of the Noaillian and Late Gravettian using eco-cultural niche modelling.

Materials and methods

Data

The Noaillian, Rayssian and Late Gravettian occurrence datasets were compiled in a bibliographic and analytical relational database: SIGMENT (for “Sites du Gravettien Moyen et récent”; Vignoles *et al.*, 2024). This database aims to compile all references to these three archaeological cultures in the literature, as well as contextual and typo-technological information allowing the reliability of these references to be assessed according to explicit qualitative criteria. This analytical historiographic work also includes unpublished data on 19 archaeo-

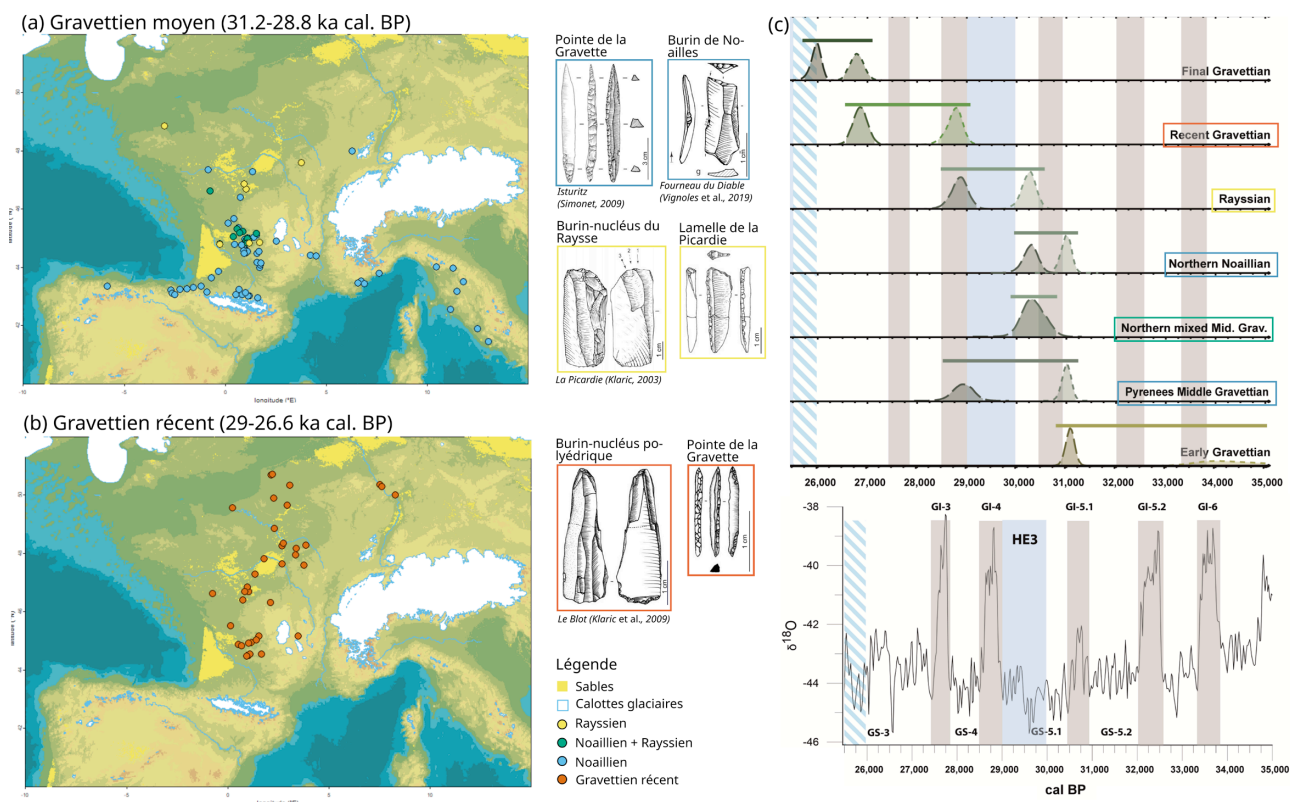


Fig. 5 – Contexte chrono-culturel du (a) Gravettien moyen et du (b) Gravettien récent en France. Répartition des sables : Bertran *et al.*, 2016. Calottes glaciaires : Ehlers et Gibbard, 2004. Fond topographique : Modèle Numérique de Terrain ETOPO1 (Amante et Eakins, 2009) seuillé à -90m (trait de côte aux environs de -30 ka d’après Siddall *et al.*, 2003). (c) Chronologie régionale du Gravettien en France, modélisée avec le logiciel Chronomodel (Lanos et Philippe, 2017). Corrélation avec la chronologie climatique fondée sur les variations de $\delta^{18}O$ de NGRIP ; les bandes bleues mettent en évidence les intervalles chronologiques des événements de Heinrich (HE), tandis que les bandes grises mettent en évidence les interstades du Groënland (GI). (d’après Banks *et al.*, 2024, modifié)

Fig. 5 – Chrono-cultural context of the (a) Middle and (b) Late Gravettian in France. Sand distribution: Bertran *et al.*, 2016. Ice caps: Ehlers and Gibbard, 2004. Topographical background: ETOPO1 Digital Terrain Model (Amante and Eakins, 2009) set at -90m (coastline at around -30 ka based on Siddall *et al.*, 2003). (c) Gravettian regional chronology in France, modelled with the Chronomodel software (Lanos and Philippe, 2017). Correlation with climatic chronology based on NGRIP $\delta^{18}O$ variations; blue stripes show chronological intervals of Heinrich events (HE), while grey stripes show Greenland interstadials (GI) (adapted from Banks *et al.*, 2024).

2021, p. 19-30, pour un état des lieux détaillé de ces hypothèses). Ces hypothèses n’ont jamais été testées avec une approche prenant en compte les environnements associés à cette tradition. J’ai donc proposé d’explorer à quel point l’histoire du Rayssien est liée à l’occupation d’environnements particuliers par rapport aux traditions techniques lithiques du Noaillien et du Gravettien récent, en utilisant l’approche de la modélisation de niches éco-culturelles.

Matériel et méthodes

Données

Les jeux de données d’occurrences du Noaillien, du Rayssien et du Gravettien récent ont été constitués par le biais d’une base de données relationnelle bibliographique et critique : SIGMENT (pour « Sites du Gravettien Moyen et récent ; Vignoles *et al.*, 2024). Celle-ci vise à recenser toutes les mentions de ces trois unités archéologiques dans la littérature, ainsi que des informations contextuelles et typo-technologiques permettant d’évaluer la fiabilité de

logical collections from sites in south-western France, which were used to discuss the representativeness of the datasets (*ibid.*).

Ultimately, we selected 75 sites for the Noaillien, 26 sites for the Rayssien and 15 sites for the Late Gravettian (see Fig. 6.1). The datasets were then spatially filtered to limit spatial autocorrelation and the oversampling of certain environments in areas with a high concentration of sites (e.g., northern Aquitaine), which can create biases in the models (Anderson and Gonzalez, 2011; Boria *et al.*, 2014; Aiello-Lammens *et al.*, 2015; Valavi *et al.*, 2018). The method used is that of spatial rarefaction according to the nearest neighbour, using a minimum distance of ca. 33 km (or twice the spatial resolution of the environmental variables, see below). This step was performed in R (v4.2.2; R Core Team 2024), using the “thin” function of the spThin package (Aiello-Lammens *et al.*, 2015).

The climate data used are simulations generated by the HadCM3b general circulation model (Gordon *et al.*, 2000; Singarayer and Valdes, 2010; Valdes *et al.*, 2017). The dataset employed contains a series of high-resolution ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) simulations of the northern hemisphere cli-

ces mentions à l'aune de critères qualitatifs explicites. Ce travail historiographique critique intègre également des données inédites sur 19 collections archéologiques issues de sites du Sud-Ouest français qui ont servi à discuter de la représentativité des jeux de données (*ibid.*).

In fine, nous avons retenu 75 sites pour le Noaillien, 26 sites pour le Rayssien et 15 sites pour le Gravettien récent (voir fig. 6.1). Les jeux de données ont ensuite été filtrés spatialement pour limiter l'auto-corrélation spatiale et le sur-échantillonnage de certains environnements dans les zones de forte concentration de sites (par ex. le Nord de l'Aquitaine), ce qui peut créer des biais dans les modèles (Anderson et Gonzalez, 2011 ; Boria *et al.*, 2014 ; Aiello-Lammens *et al.*, 2015 ; Valavi *et al.*, 2018). La méthode employée est celle de la raréfaction spatiale selon le voisin le plus proche, en utilisant une distance minimale de *ca.* 33 km (soit le double de la résolution spatiale des variables environnementales, voir *infra*). Cette étape a été réalisée dans R (v4.2.2 ; R Core Team, 2024), en utilisant la fonction « thin » du paquet spThin (Aiello-Lammens *et al.*, 2015).

Les données climatiques utilisées sont des simulations issues du modèle de circulation générale HadCM3b (Gordon *et al.*, 2000 ; Singarayer et Valdes, 2010 ; Valdes *et al.*, 2017). Le jeu de données employé contient un ensemble de simulations du climat de l'hémisphère nord à haute résolution ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) modélisé pour chaque mois entre l'actuel et 60 ka BP (Armstrong *et al.*, 2019). À partir de ces simulations, j'ai généré six climatologies permettant de représenter des conditions moyennes annuelles et des extrema saisonniers : les températures et précipitations moyennes annuelles, les températures du mois le plus chaud et du mois le plus froid, et les précipitations du mois le plus sec et du mois le plus humide (voir fig. 6.2).

Nous avons choisi deux tranches temporelles : une fourchette de 500 ans autour de 30 ka BP pour représenter les conditions climatiques lors du Gravettien moyen, et une fourchette de 500 ans autour de 28.5 ka BP pour celles du Gravettien récent, suivant les résultats du modèle chronologique bayésien régional de Banks *et al.* (2019, 2024). La résolution spatiale de ces climatologies a ensuite été artificiellement augmentée à *ca.* 15 km² par un modèle de descente d'échelle GAM (par ex. Vrac *et al.*, 2007 ; Levavasseur *et al.*, 2011 ; Latombe *et al.*, 2018) calibré sur les climatologies du CRU (New *et al.*, 2002).

Enfin, afin de visualiser les modèles dans un espace tri-dimensionnel (voir *infra*, « Modélisation »), j'ai résumé les jeux de données par les trois premières composantes d'une analyse en composante principale (voir fig. 6.2, suivant la méthodologie proposée par le paquet R ntbox ; Osorio-Olvera *et al.*, 2020).

Modélisation

Afin de modéliser les dynamiques environnementales des niches éco-culturelles du Gravettien moyen et récent, notre choix s'est porté vers un algorithme simple de forme convexe au sein d'un espace environnemental

mate modélisé pour chaque mois entre le présent et 60 ka BP (Armstrong *et al.*, 2019). From these simulations, I generated six climatologies to represent average annual conditions and seasonal extremes: average annual temperatures and precipitation, temperatures for the warmest and coldest months, and precipitation for the driest and wettest months (see Fig. 6.2).

We selected two temporal ranges: a 500-year range around 30 ka BP to represent climatic conditions during the Middle Gravettian, and a 500-year range around 28.5 ka BP for those of the Late Gravettian, following the results of the regional Bayesian chronological model by Banks *et al.* (2019, 2024). The spatial resolution of these climatologies was then artificially increased to around 15 km² by a GAM downscaling model (e.g., Vrac *et al.*, 2007; Levavasseur *et al.*, 2011; Latombe *et al.*, 2018) calibrated on the CRU climatologies (New *et al.*, 2002).

Finally, in order to display the models in a three-dimensional space (see *infra*, "Modelling"), I summarised the datasets by the first three components of a principal component analysis (see Fig. 6.2, according to the methodology proposed by the R ntbox package; Osorio-Olvera *et al.*, 2020).

Modelling

To model the environmental dynamics of Middle and Late Gravettian eco-cultural niches, I chose a simple algorithm with a convex shape only within an environmental space: it is the minimum volume ellipsoid algorithm implemented in the R ellipsenm package (see Fig. 6.3; Banks *et al.*, 2021; Nuñez-Penichet *et al.*, 2021; Cobos *et al.*, 2024). The volumes of the modelled ellipsoids were measured before being compared using the Jaccard J index (Mammola, 2019). This calculates the overlap between two volumes in a multivariate space. The statistical significance of J was then assessed using a randomisation test (see Fig. 6.3; Warren *et al.*, 2008, 2021) according to two conditions: full background overlap, for which the statistical significance of the overlap is measured in relation to 1,000,000 random points of the background of the two models, and background union overlap, for which the significance is measured by considering only the background shared by the two ellipsoids. The empirical J value for the comparison of a pair of ellipsoids is compared to the distribution of J values calculated for 1,000 pairs of ellipsoids randomly generated from the "background" (absolute or relative depending on the chosen test). The significance level at which the ellipsoids are judged to be different is 95% (i.e., $p < 0.05$).

The "background" used to calibrate and compare the niches was based on the hypothesis that the various archaeological units were exposed to certain environmental conditions (commonly called **M** hypothesis, see Fig. 6.2; with reference to the **BAM** diagram; Peterson *et al.*, 2011, p. 135; Barve *et al.*, 2011; Vignoles, 2022a, p. 85; see Figs. 2 and 2.2). The **M** hypothesis proposed in this work relies on the inclusion of the exposed portions of the continental shelf around 30 ka BP (*ca.* -90 m cf.

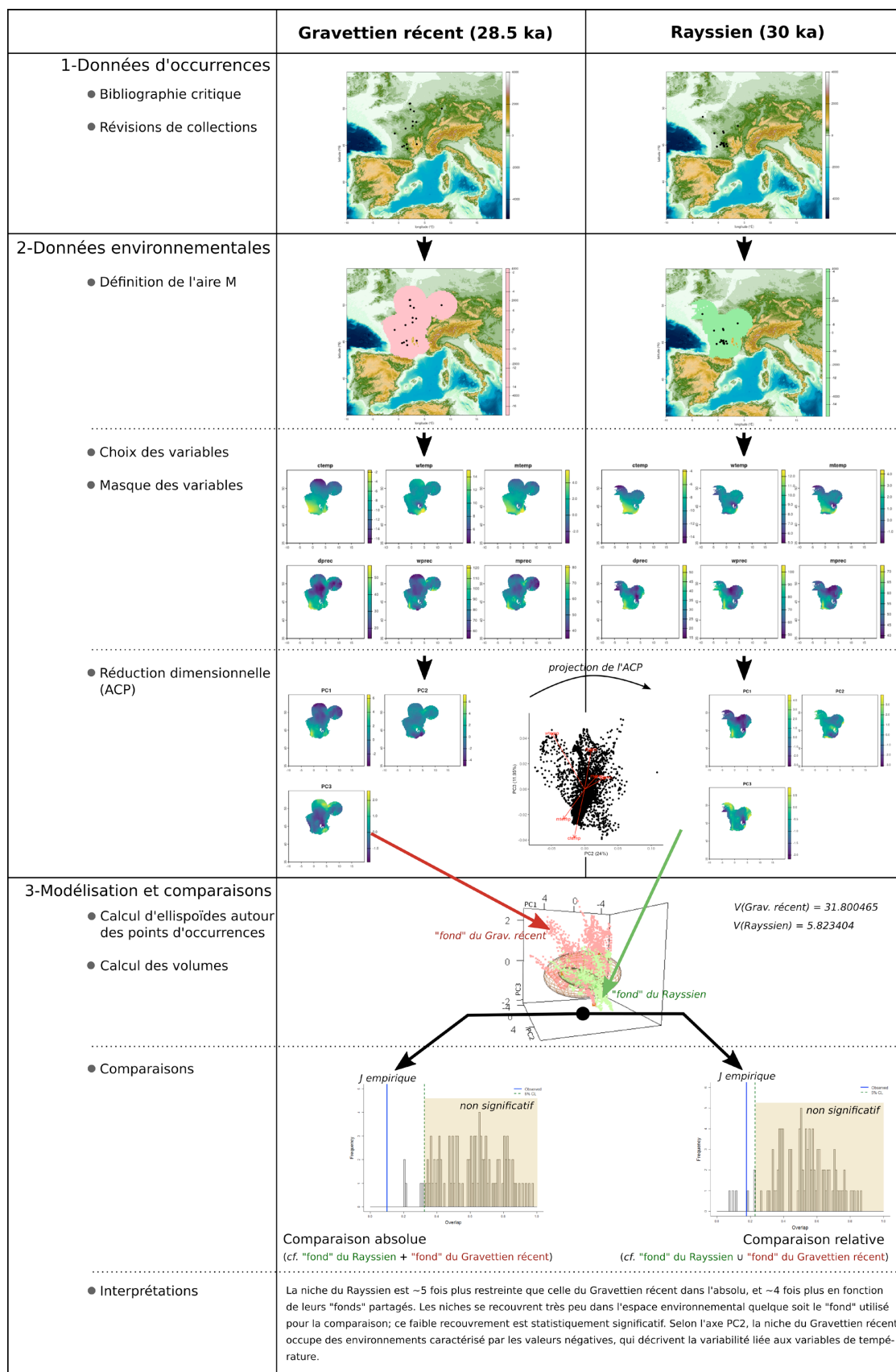


Fig. 6 – Schéma synthétique des principales étapes de la méthodologie de modélisation de niches éco-culturelles mise en œuvre dans cet article. Exemple de la comparaison du Rayssien à 30 ka avec le Gravettien récent à 28,5 ka. Les différents éléments de la figure peuvent être reproduits à partir des codes partagés en supplément de l'article.

Fig. 6 – Outline of the main methodological stages used for modelling eco-cultural niches presented in this article. Example of comparison of the Rayssien at 30 ka with the Late Gravettian at 28.5 ka. The various elements of the figure may be reproduced using the codes shared in the supplement to the article.

uniquement : il s'agit de l'algorithme d'ellipsoïde de volume minimal implémenté dans le paquet R *ellipsoid* (voir fig. 6.3 ; Banks *et al.*, 2021 ; Nuñez-Penichet *et al.*, 2021 ; Cobos *et al.*, 2024). Le volume des ellipsoïdes modélisés a été mesuré, puis comparé par l'indice de Jaccard J (Mammola, 2019). Celui-ci permet de mesurer le recouvrement entre deux volumes dans un espace multivarié. La signification statistique de J a ensuite été évaluée via un test de randomisation (voir fig. 6.3 ; Warren *et al.*, 2008, 2021) selon deux modalités : le recouvrement absolu (« *full background overlap* »), pour lequel la signification statistique du recouvrement est mesurée vis-à-vis de 1 000 000 points aléatoires du « fond » des deux modèles (*background* en anglais), et le recouvrement relatif (« *background union overlap* »), pour lequel la signification est mesurée en prenant en compte uniquement le « fond » partagé par les deux ellipsoïdes. La valeur empirique J pour la comparaison d'une paire d'ellipsoïdes est comparée à la distribution de valeurs de J calculées pour 1 000 paires d'ellipsoïdes générés aléatoirement à partir du « fond » (absolu ou relatif en fonction du test choisi). Le seuil de signification choisi pour que les ellipsoïdes soient jugés différents est de 95 % (soit $p < 0.05$).

Le « fond » choisi pour calibrer et comparer les niches s'est basé sur une hypothèse d'accessibilité des différentes unités archéologiques à certaines conditions environnementales (communément appelée hypothèse **M**, voir fig. 6.2 ; en référence au diagramme de **BAM** ; Peterson *et al.*, 2011, p. 135 ; Barve *et al.*, 2011 ; Vignoles, 2022a, p. 85 ; voir fig. 2 et 2.2.). L'hypothèse **M** proposée dans ce travail repose sur la prise en compte des portions émergées du plateau continental autour de 30 ka BP (*ca.* -90 m *cf.* Siddall, *et al.*, 2003), la prise en compte des glaciers, considérés comme zones inhospitalières (Ehlers et Gibbard, 2004) et l'estimation de la distance maximale des déplacements/contacts à partir de l'origine des matières premières lithiques (voir Vignoles, 2021, p. 223-224 pour une synthèse).

Résultats et discussion

Proposition d'un modèle des dynamiques de niches éco-culturelles du Gravettien moyen au Gravettien récent en France

La comparaison des niches éco-culturelles associées aux différentes trajectoires culturelles du Gravettien moyen et récent français a permis de mettre en évidence les dynamiques écologiques associées aux ruptures et continuités observées dans le registre archéologique.

Tout d'abord, on note une contraction de la niche éco-culturelle associée au Rayssien par rapport à celle du Noaillien, ainsi qu'un recouvrement important des deux niches dans l'espace environnemental (fig. 7a). Ce résultat suggère une spécialisation du Rayssien sur des environnements moins variables, mais qui restent contenus dans la variabilité de la niche du Noaillien. Il en est de même si l'on compare deux territoires caractérisés par des trajectoires

Siddall, *et al.*, 2003), the inclusion of glaciers, considered as inhospitable areas (Ehlers and Gibbard, 2004) and the estimation of the maximum distance of movements/contacts based on the origin of the raw lithic materials (see Vignoles, 2021, 223-224 for a summary).

Results and discussion

A proposed model of the dynamics of eco-cultural niches from the Middle Gravettian to the Late Gravettian periods in France

The comparison of eco-cultural niches associated with the different cultural trajectories of the French Middle and Late Gravettian period has enabled us to highlight the ecological dynamics associated with the breaks and continuities observed in the archaeological record.

The first observation is that the eco-cultural niche associated with the Rayssian is smaller than that of the Noaillian, and that the two niches overlap significantly in environmental space (Fig. 7a). This suggests a specialisation of the Rayssian into less varied environments, but which remain within the variability of the Noaillian niche. The same is true if we compare two territories characterised by different cultural trajectories at the Middle Gravettian scale, namely the north of the Garonne–Ariège axis, where the Noaillian was eventually replaced by the Rayssian, and the Pyrenean foothills, where the Noaillian persisted until the end of the Gravettian (see *supra*, “Archaeological context”). We can see that the Noaillian sites in the Pyrenean–Cantabrian area are associated with a wider eco-cultural niche than the sites north of the Garonne. It should be noted, however, that this is accompanied by a shift of the niche in the environmental space (Fig. 7b). This suggests that certain parts of the niches are not shared in environmental space, suggesting environmental specificities associated with the distribution of these two groups of sites. Unfortunately, the difference between the Noaillian and Rayssian niches, or between the Pyrenean Noaillian and northern Middle Gravettian niches, is not statistically significant, and accordingly cannot currently be interpreted. By contrast, the transition from the Middle Gravettian (Rayssian) to the Late Gravettian is accompanied by a significant change in the eco-cultural niche: this involves a major expansion associated with a shift in environmental space in relation to temperature variables (Fig. 7c).

Based on the analysis of these niche dynamics in relation to typo-technological data on lithic and hard animal material industries, subsistence strategies and palaeoenvironmental data, I have been able to propose three main mechanisms that could explain the breaks and continuities observed in lithic technological adaptations during the Middle and Late Gravettian period.

I argue that the environmental specificities of each territory are a major factor in explaining the archaeological differentiation of the northern Garonne from the Pyrenean-Cantabrian area. Such specificities could also explain the likely reindeer hunting specialisation north

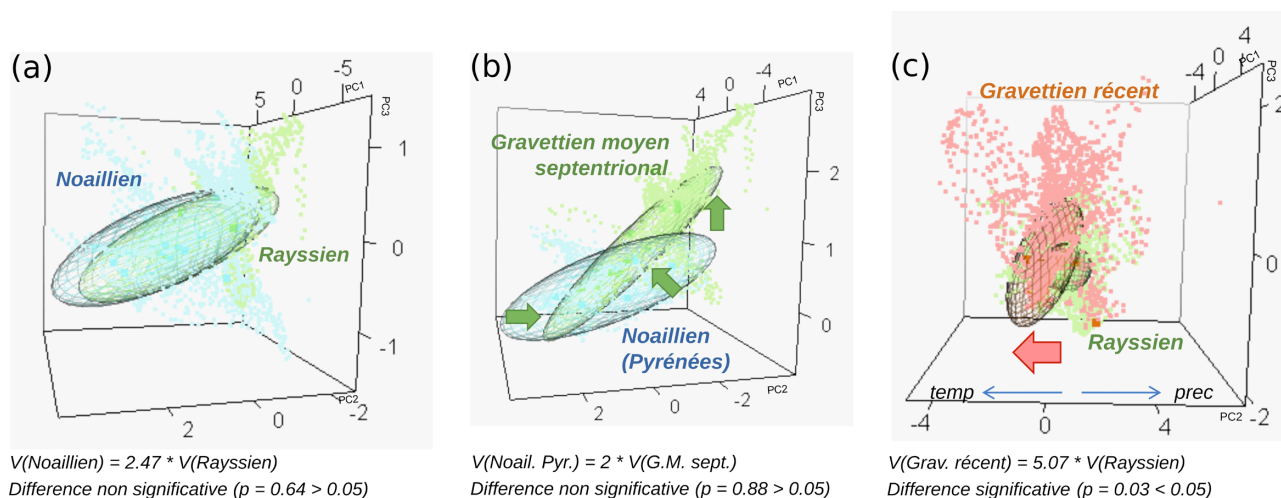


Fig. 7 – Dynamiques environnementales des niches éco-culturelles associées aux unités archéologiques lithiques étudiées dans le cadre de ce cas d'étude. Les résultats statistiques sont résumés sous la forme de comparaisons des volumes V et de la valeur de signification p associée au test de recouvrement relatif des volumes : (a) comparaison des niches éco-culturelles du Noaillien et du Rayssien ; (b) comparaison des niches éco-culturelles du Noaillien pyrénéo-cantabrique et du Gravettien moyen septentrional ; (c) comparaison des niches éco-culturelles du Rayssien et du Gravettien récent.

Fig. 7 – Environmental dynamics of the eco-cultural niches associated with the lithic archaeological units presented in this case study. The statistical results are summarised as comparisons of the volumes V and the significance value p associated with the relative volume overlap test: (a) comparison of the Noaillien and Rayssian eco-cultural niches; (b) comparison of the Pyrenean–Cantabrian Noaillien and Northern Middle Gravettian eco-cultural niches; (c) comparison of the Rayssian and Late Gravettian eco-cultural niches.

culturelles différentes à l'échelle du Gravettien moyen, à savoir le Nord de l'axe Garonne-Ariège où le Noaillien est à terme remplacé par le Rayssien, et le piedmont pyrénéen, où le Noaillien persiste jusqu'à la fin du Gravettien (voir *supra*, « Contexte archéologique »). En effet, les sites noailliens de l'aire pyrénéo-cantabrique sont associés à une niche éco-culturelle plus large que les sites du nord de la Garonne. Notons toutefois que ceci s'accompagne d'un pivot de la niche dans l'espace environnemental (fig. 7b). Cela nous indique que certaines parties des niches ne sont pas partagées dans l'espace environnemental, ce qui suggère des spécificités environnementales associées à la distribution de ces deux groupes de sites. Malheureusement, la différence entre les niches du Noaillien et du Rayssien ou entre les niches du Noaillien pyrénéen et du Gravettien moyen septentrional n'est pas statistiquement significative, et ne peut donc être interprétée en l'état actuel des analyses. En revanche, la transition du Gravettien moyen (Rayssien) au Gravettien récent s'accompagne d'un changement significatif de niche éco-culturelle : il s'agit d'une expansion importante associée à un déplacement dans l'espace environnemental en relation avec les variables de température (fig. 7c).

L'analyse de ces dynamiques de niches mise en relation avec les données typo-technologiques des industries lithiques et en matières dures d'origine animale, des stratégies de subsistance et des données paléoenvironnementales, m'a conduite à proposer trois grands mécanismes pouvant expliquer les ruptures et continuités observées dans les adaptations techniques lithiques au Gravettien moyen et récent.

Pour expliquer la différenciation archéologique du nord de la Garonne par rapport à l'aire pyrénéo-cantabrique, je

of the Garonne (Lacarrière 2015; Klaric et al., 2021). In this context, the emergence of the Raysse method (**M1** mechanism) could be the result of a proliferation of operative methods used for the production of backed pieces and bladelets with marginal retouching on burins-cores (Vignoles, 2022b). Over the course of generations, this method may have been selected until it became predominant, possibly even being the subject of a conceptual transfer into laminar debitage (Klaric, 2003). The mechanism associated with this generalisation (**M2** mechanism) may have been a change in the transmission biases⁶ within these populations, which favoured the reproduction of this method, initially anecdotal compared with other, more flexible, debitage methods (Creanza et al., 2017; Vignoles, 2022b). This bias may have been accentuated by a degree of demographic isolation from the Pyrenean–Cantabrian area, which could have been due to an ecological barrier (the periglacial desert of the Landes and the Garonne corridor; Bertran et al., 2013, 2016; Bruxelles and Jarry, 2011, 2012). A demographic decline during this period, linked to the strong climatic instability of the Heinrich 3 event, may also have played a role in limiting contacts. These factors remain to be explored in greater detail using the archaeological record.

The disappearance of the Raysse method (**M3** mechanism) and the return to less standardised debitage processes from the point of view of their chaîne opératoire for the production of backed pieces during the Late Gravettian are, in my opinion, partly the result of an environmental disruption linked to the warming of the climate. This climatic change would have caused a reorganisation of resources (particularly meat) across the landscape, in conjunction with permafrost and vegetation dynamics

propose que les spécificités environnementales de chaque territoire représentent un facteur majeur. Ces différences pourraient aussi expliquer la probable spécialisation de la chasse sur le renne au nord de la Garonne (Lacarrière, 2015 ; Klaric *et al.*, 2021). Dans ce contexte, l'apparition de la méthode du Raysse (mécanisme **M1**) pourrait résulter d'un foisonnement de modalités opératoires employées pour la production des pièces à dos et lamelles à retouches marginales sur burins-nucléus (Vignoles, 2022b). Cette méthode aurait, au fil des générations, été sélectionnée jusqu'à devenir prédominante, et même, jusqu'à faire l'objet d'un possible transfert conceptuel aux débitages laminaires (Klaric, 2003). Le mécanisme lié à cette généralisation (mécanisme **M2**) serait potentiellement composé d'une modification des biais de transmission⁶ au sein de ces populations, qui aurait favorisé la reproduction de cette méthode initialement anecdotique par rapport aux autres modalités de débitage sur burins-nucléus, plus souples (Creanza *et al.*, 2017 ; Vignoles, 2022b). Ce biais a pu être accentué par un certain isolement démographique vis-à-vis de l'aire pyrénéo-cantabrique, ce qui a pu être le fait d'une barrière écologique (désert périglaciaire des Landes et couloir de la Garonne ; Bertran *et al.*, 2013, 2016 ; Bruxelles et Jarry, 2011, 2012). Une baisse démographique à cette période, liée à la forte instabilité climatique de l'événement de Heinrich 3, aura pu également jouer dans la limitation des contacts. Ces facteurs restent à explorer plus en détail dans le registre archéologique.

La disparition de la méthode du Raysse (mécanisme **M3**) et le retour à des débitages moins normés du point de vue de leur chaîne opératoire pour la production de pièces à dos au Gravettien récent résultent d'après moi en partie d'une déstabilisation environnementale liée à l'adoucissement du climat. Ce changement climatique aurait causé une réorganisation des ressources (notamment carnées) dans le paysage, en lien avec les dynamiques de pergélisol et de végétation dans le nord de la France (Antoine *et al.*, 2016 ; Moine *et al.*, 2017 ; Paris, 2020). Ce facteur, couplé à l'hypertélie⁷ de la méthode du Raysse (Klaric, 2021 ; Klaric *et al.*, en prép.), aurait favorisé un relâchement de la conformité dans la transmission. Les générations successives auraient donc moins mis l'accent sur les différentes spécificités techniques de la méthode dans sa transmission. Enfin, les continuités observées entre Rayssien et Gravettien récent – notamment la chasse focalisée sur le renne (Lacarrière, 2015) et les modalités de débitage baguettaire en matières dures d'origine animales (Goutas *et al.*, 2018 ; Klaric *et al.*, 2021) – permettent de mettre en évidence un phénomène d'arythmie des changements techniques. Toutefois, l'action exacte de ces facteurs reste encore à explorer dans le registre archéologique : ce changement climatique a-t-il impacté l'éthologie des proies, conduisant les chasseurs-cueilleurs à s'adapter en retour ? La persistance d'une focalisation de la chasse sur le renne a-t-elle pu en quelque sorte « forcer » la réorganisation du système technique lithique, sans pour autant causer de changement majeur dans les adaptations techniques osseuses ? Ces propositions ouvrent autant de pistes à explorer dans le registre archéologique dans les études futures.

in northern France (Antoine *et al.*, 2016; Moine *et al.*, 2017; Paris, 2020). This phenomenon, coupled with the Raysse method's hypertely⁷ (Klaric, 2021; Klaric *et al.*, in prep.), would have favoured a loosening of conformity during transmission. Successive generations would therefore have placed less emphasis on the various technical characteristics of the method when passing it on. Lastly, the observed continuities between the Rayssian and Late Gravettian periods – notably a focus on reindeer hunting (Lacarrière, 2015) and the methods of rod debitage using hard animal materials (Goutas *et al.*, 2018; Klaric *et al.*, 2021) – suggest an arrhythmia of technical changes. However, the exact role of these factors remains to be explored in the archaeological record: did this climatic change have an impact on the ethology of prey, leading hunter-gatherers to adapt in return? Did the continued focus on reindeer hunting somehow “force” the reorganisation of the lithic technical system, without bringing about any major changes in terms of bone technology? These suggestions open up a number of avenues to be explored by future archaeological investigations.

Limits and perspectives to investigate

This study opens up a number of points of discussion concerning the limitations of ECNM, as well as possible ways of improving this approach.

To begin with, the environment used to create and compare these models remains simplistic, reduced solely to annual maxima, minima and averages of the temperature and precipitation variables. However, it would seem appropriate to include other variables that may impact the dispersal of human populations and the spread of technical traits. These could be variables linked to the identification of a cold climate, such as snowfall, wind chill or the number of freeze/thaw days, or to the determination of a dry climate, such as relative humidity. It would be interesting to include these variables into new calculations and to analyse their influence on the results. One of the challenges associated with this perspective is the availability of variables for the set of simulations and time frame chosen, all the more so if we seek to estimate the variability of the models according to the set of simulations used (since we then need access to the same variables for the different datasets to be compared; Vignoles, 2021). Collaboration with climate modellers would make it possible to obtain datasets that are better suited to the ECNM's research investigations.

This leads directly to the question of what other variables might influence the geographical distribution of a technological tradition. These can include topographical and geomorphological factors, such as the presence of landforms or particular types of landscape (e.g., the periglacial desert of the Landes region; Bertran *et al.*, 2013), which can limit movement and trade. Integrating this type of data can present difficulties if we add them directly as environmental variables. Firstly, niche modelling algorithms do not readily accept the integration of categorical variables, such as geological or soil maps. Secondly, it is

Limites et perspectives à explorer

Cette étude permet d'ouvrir plusieurs points de discussions sur les limites de la MNEC, ainsi que des perspectives à développer pour améliorer cette approche.

Tout d'abord, l'environnement employé pour créer et comparer ces modèles reste simpliste, réduit uniquement aux maxima, minima et moyennes des variables de températures et de précipitations. Or, il semblerait pertinent d'inclure d'autres variables pouvant impacter la dispersion de populations humaines et la diffusion de traits techniques. Il pourrait s'agir de variables liées à la définition d'un climat froid, comme la nivométrie, le refroidissement éolien ou le nombre de jours gel/dégel, ou à celle d'un climat sec, comme l'humidité relative. Il serait ici intéressant d'intégrer ces variables à de nouveaux calculs et d'analyser l'influence de celles-ci sur les résultats. Une des difficultés liées à cette perspective reste la disponibilité des variables pour le jeu de simulations et la tranche chronologique choisie, et ce d'autant plus si l'on cherche à estimer la variabilité des modèles en fonction du jeu de simulations utilisé (puisque'il faut alors accéder aux mêmes variables pour les différents jeux de données à comparer : Vignoles, 2021). En cela, des collaborations avec des modélisateurs du climat permettraient d'aboutir à des jeux de données plus adaptés aux problématiques de la MNEC.

Cette perspective conduit directement à s'interroger sur les autres variables à même d'influencer la répartition géographique d'une tradition technique. On peut penser par exemple à des facteurs topographiques et géomorphologiques, comme la présence de reliefs ou de types de paysages particuliers (par ex. le désert périglaciaire landais ; Bertran *et al.*, 2013) qui peuvent limiter les déplacements et échanges. L'intégration de ce type de données peut poser des difficultés si l'on les intègre directement comme variables environnementales. Tout d'abord, les algorithmes de modélisation de niches acceptent assez difficilement l'intégration de variables catégorielles, comme le sont souvent les cartes géologiques ou pédologiques. Ensuite, il est assez peu recommandé d'utiliser des variables qui ne varient pas entre les environnements de calibration et ceux de projection ; par exemple, utiliser l'élévation actuelle pour calibrer un modèle et le projeter dans le passé peut fausser les résultats étant donné que la corrélation entre élévation et certaines variables climatiques (comme la température) n'est pas constante (Peterson *et al.*, 2011, p. 85). Enfin, une difficulté majeure est de pouvoir reconstituer des paléotopographies et paléopaysages (par ex. Génuite *et al.*, 2022) à l'échelle à laquelle on se place en MNEC, c'est-à-dire sur de larges territoires suprarégionaux.

Toutefois, ces variables peuvent être employées pour mieux définir les aires de calibration **M**, ces dernières étant fondées sur des hypothèses de capacité de dispersion. Ainsi, une meilleure prise en compte de la topographie, la géomorphologie, l'accessibilité à certaines ressources localisées (comme les gîtes de matières premières lithiques), de potentielles barrières géographiques, etc.,

not recommended to include variables that do not vary between the calibration and projection environments; for instance, using current elevation data to calibrate a model and projecting it into the past can distort the results, since the correlation between elevation and some climate variables (such as temperature) is not constant (Peterson *et al.*, 2011; 85). Lastly, one major difficulty lies in being able to reconstruct palaeotopographies and palaeoscapes (e.g., Génuite *et al.*, 2022) on the scale used for ECNM, i.e., over large supra-regional territories.

Nevertheless, these variables can be used to better define the **M** calibration areas, which are based on hypotheses about dispersal capacity. Thus, better consideration of topography, geomorphology, accessibility of certain local resources (such as lithic raw material deposits), potential geographic barriers, etc. in such hypotheses would improve the realism of "background" sampling for calibration and comparison. Here, we can propose the use of topographically constrained agent models (e.g., Gravel-Miguel and Wren, 2018) or least-cost path models constrained by topography and accessibility to remote lithic material deposits (e.g., Vaissié, 2021).

Another category of factors to be taken into account belongs to the class of biotic factors (see **BAM** diagram; Fig. 2.a), in particular the presence of prey animals, a recurring hypothesis to explain the territorial ties of Upper Palaeolithic hunter-gatherers (e.g., Lacarrière *et al.*, 2011; Kuntz, 2011; Soulier, 2013; Castel *et al.*, 2014; Fontana and Chavière, 2018). Several approaches can be considered, such as the direct comparison of ecological niches for key species with eco-cultural niches (e.g., Challier, 2021), or the use of ecological niche models as variables that describe the environment in the same way as climate variables (e.g., Banks, 2017b). These approaches have received very little attention to date and are likely to be a major prospect for the development of ECNM in the coming years.

To conclude, we must always bear in mind the archaeological record's inherent limitations and their impact on eco-cultural niche models (e.g., Myers *et al.*, 2015). Indeed, the distribution of archaeological sites remains subject to numerous biases related to the factors that will have allowed or prevented the remains associated with the technical traditions studied to be preserved, and then to be recognised by prehistorians (Binford, 1981; Perreault, 2019) on a transregional scale. Such biases include, for instance, the differential preservation of sites and remains (Texier, 2009; Bertran *et al.*, 2019), a lack of research interest in certain regions compared to others, which are far better explored (e.g., Angevin *et al.*, 2018), the visibility of sites in the landscape (e.g., Schiffer *et al.*, 1978; Perreault, 2019; 84), or researchers' methodologies and excavation, conservation, study and publication practices (e.g., Vignoles *et al.*, 2024). A large-scale map of these various spatial biases would be of definite use in improving ECNM investigations. Initially, this could enable environmental variables to be masked so as to leave out regions where archaeological sites have very little chance of being preserved or discovered, which would reduce the

dans ces hypothèses améliorerait le réalisme de l'échantillonnage du « fond » pour la calibration et les comparaisons. Ici, on peut proposer l'utilisation de modèles d'agents contraints par la topographie (par ex. Gravel-Miguel et Wren, 2018) ou encore des modèles de chemins du moindre coût contraints par la topographie et l'accessibilité aux gîtes de matériaux lithiques éloignés (par ex. Vaissié, 2021).

D'autres facteurs à prendre en compte appartiennent à la classe des facteurs biotiques (voir diagramme de **BAM** ; fig. 2.a), en particulier la présence de proies, hypothèse récurrente pour expliquer les attaches territoriales des chasseurs-cueilleurs du Paléolithique supérieur (par ex. Lacarrière *et al.*, 2011 ; Kuntz, 2011 ; Soulier, 2013 ; Castel *et al.*, 2014 ; Fontana et Chavière, 2018). Plusieurs approches peuvent être envisagées, comme la comparaison directe de niches écologiques d'espèces-clés et de niches éco-culturelles (par ex. Challier, 2021) ou l'utilisation de modèles de niches écologiques comme variables décrivant l'environnement au même titre que des variables climatiques (par ex. Banks, 2017b). Ces approches ont jusqu'à aujourd'hui très peu été explorées et semblent constituer une perspective probablement majeure pour le développement de la MNEC dans les prochaines années.

Pour conclure, il faut toujours garder à l'esprit les limites inhérentes au registre archéologique et l'impact de celles-ci sur les modèles de niches éco-culturelles (par ex. Myers *et al.*, 2015). En effet, la distribution des sites archéologiques reste soumise à de nombreux biais liés aux facteurs qui auront permis ou non aux vestiges associés aux traditions techniques étudiées de se conserver, puis d'être reconnus par les préhistorien-ne-s (Binford, 1981 ; Perreault, 2019) à l'échelle transrégionale. Il s'agit par exemple de phénomènes de conservation différentielle de sites et des vestiges (Texier, 2009 ; Bertran *et al.*, 2019), d'un désintéressement de la recherche pour certaines régions par rapport à d'autres, beaucoup mieux explorées (par ex. Angevin *et al.*, 2018), de la visibilité des sites dans le paysage (par ex. Schiffer *et al.*, 1978 ; Perreault, 2019, p. 84), ou encore des méthodologies et pratiques de fouille, de conservation, d'étude et de publications des chercheur-e-s (par ex. Vignoles *et al.*, 2024). Une cartographie à large échelle de ces différents biais spatiaux présenterait une utilité certaine pour améliorer les études de MNEC. Elle pourrait permettre dans un premier temps de masquer les variables environnementales afin de laisser de côté des régions où les sites archéologiques n'ont que très peu de chance d'être conservés ou découverts, ce qui diminuerait la surinterprétation des pseudo-absences dans ces zones-là (une approche souvent menée en palaeoENM : Myers *et al.*, 2015). À plus long terme, ces cartes permettraient aussi d'identifier des régions et des sites sur lesquelles il sera nécessaire de concentrer les efforts, à la fois du point de vue des prospections et du terrain, et de celui de la reprise de collections anciennes et peu étudiées.

over-interpretation of pseudo-absences in these areas (an approach often used in palaeoENM; Myers *et al.*, 2015). In the longer term, this mapping would also serve to identify regions and sites where efforts need to be concentrated, not only in terms of surveys and fieldwork, but also in terms of the re-examination of old and under-studied collections.

CONCLUSION AND PERSPECTIVES

This case study demonstrates the benefits of combining prehistoric archaeology and ecological niche modelling within a unified approach to investigate human–environment relationships during the Upper Palaeolithic; this approach allows us to deconstruct mechanisms and assess in greater detail the influence of different factors on the evolutionary trajectories of prehistoric material cultures. It relies on correlating critically analysed archaeological data with climate simulations to identify the environments occupied by populations employing specific cultural traits – in other words, to model their eco-cultural niche. Using a statistical approach, this modelling also ensures that comparisons between models are more meaningful, giving quantitative weight to subsequent interpretations. Within the framework of the example presented here, the interpretative scenario that I am proposing combines different hypotheses about the cultural, social and environmental factors that may have influenced the appearance, spread and disappearance of the Rayssian within the French Gravettian, through the integration of a model of human–environment relations associated with different ways of producing potential hunting armature pieces.

Looking ahead, and to build on the work by David Graeber and David Wengrow (Graeber and Wengrow, 2021), one of the authors' most interesting proposals concerns the possible existence of societies with seasonal political organisation during the Upper Palaeolithic. They allude to populations, such as the Nambikwara (Lévi-Strauss, 1948), which move from highly hierarchical structures to smaller, more egalitarian groups depending on the season (in relation to the availability of resources). These examples highlight the flexibility that can characterise the relationship between humans, and between humans and non-humans, even on an annual scale. In fact, this flexibility is frequently observed in the world of ecological niches, despite the highly intransigent connotations that the latter carry. This is the case, for example, with the wood thrush, a bird with seasonal behaviour that occupies different environments at different times of the year (Ingenloff, 2020; Ingenloff and Peterson, 2020). It would therefore seem interesting to explore the seasonal flexibility of the eco-cultural niche, and to see to what extent a seasonal dimension could be integrated into it.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Ce cas d'étude démontre l'intérêt de combiner l'archéologie préhistorique et la modélisation de niches écologiques au sein d'une approche unifiée pour examiner les relations humains-environnement au Paléolithique supérieur ; celle-ci permet de décomposer les mécanismes et d'évaluer plus finement l'influence de différents facteurs sur les trajectoires d'évolution des cultures matérielles préhistoriques. Elle repose sur la mise en corrélation de données archéologiques critiquées et de simulations climatiques pour identifier les environnements occupés par des populations employant des traits culturels – c'est-à-dire, de modéliser leur niche éco-culturelle. L'approche statistique de cette modélisation permet en outre de garantir une meilleure signification des comparaisons entre modèles, et ainsi de donner un poids quantitatif aux interprétations subséquentes. Dans le cadre de l'exemple présenté ici, le scénario interprétatif que je propose met en synergie différentes hypothèses sur les facteurs culturels, sociaux et environnementaux ayant pu influencer l'apparition, la généralisation et la disparition du Rayssien au sein du Gravettien français, par l'intégration d'un modèle des relations humains-environnements associé à différentes manières de produire des potentiels éléments d'armature de chasse.

En perspective, pour rebondir sur l'ouvrage de David Graeber et David Wengrow (Graeber et Wengrow, 2021), une proposition intéressante de ces auteurs concerne la possibilité de sociétés à l'organisation politique saisonnière au Paléolithique supérieur. Ils font en effet référence à des populations qui passent d'organisations très hiérarchisées à des petits groupes plus égalitaires en fonction de la saison (en lien avec la disponibilité des ressources), comme les Nambikwara (Lévi-Strauss, 1948). Ces exemples soulignent la flexibilité qui peut caractériser la relation des humains avec les humains et non-humains, même à une échelle annuelle. Or, celle-ci s'observe assez fréquemment dans l'univers des niches écologiques, malgré la connotation fort intransigeante que ces dernières transportent. C'est par exemple le cas de la grive des bois, un oiseau au comportement saisonnier qui n'occupe pas les mêmes environnements en fonction de la période de l'année (Ingenloff, 2020 ; Ingenloff et Peterson, 2020). Il me semblerait donc intéressant comme perspective d'explorer la flexibilité saisonnière de la niche éco-culturelle, et de voir dans quelle mesure une dimension saisonnière pourrait s'y intégrer.

SUPPLÉMENTS

Les analyses de niche présentées dans cet article peuvent être reproduites à partir du dépôt Github dédié : <https://github.com/ALVignoles/Rayssian-niches>

SUPPLEMENTS

The niche analyses presented in this article can be reproduced from the dedicated Github repository: <https://github.com/ALVignoles/Rayssian-niches>

NOTES

1. This is due to the better preservation of stone within archaeological sites and to the history of research, which has long given typology precedence in the classification of archaeological assemblages. However, other aspects of material culture can also be included in certain definitions of “archaeological cultures”, such as industries made of hard materials of animal origin (Goutas, 2013), graphic and stylistic conventions (Delporte, 1993) and dwelling structures (Djindjian, 2013).
2. I should point out here that I am using the term “evolution” in the Darwinian sense, i.e., a process of divergences and ramifications which is not linear, and which does not connote any notion of progress or hierarchy of the various successive stages.
3. Hereafter, the term “cultural change” is employed to include, more broadly, modifications in all forms of human behaviour detectable in the archaeological record (mainly technical, but also symbolic, linked to mobility, etc.). The term “cultural” is therefore used here in the sense derived from “archaeological culture” (sensu Clarke, 1968), and not with the aim of reducing the “culture” of a given population to a part of its material production (Klaric et al., 2021).
4. Fitness is a measure of an individual's ability to reproduce and pass on its genotype to the next generation. It can be understood as the probability of survival and fertility of an individual or population in a given ecological setting. For example, fitness can be related to the “source-sink” theory (e.g., Pulliam, 1988), which describes the impact of the quality of the ecological habitat on population dynamics: if a habitat is of “good quality”, individuals will have a higher fitness because they will find ideal conditions for survival and reproduction, which should logically lead to population growth (“source”). Conversely, if the habitat is of “poor quality”, the fitness of the individuals will be reduced, leading to a gradual decline in the population (“sink”).
5. In Fig. 1, I have chosen this type of display (in step) and geometric shape (rectangle) in the interest of pedagogy; it allows the environmental space to be divided into favourable vs. non-favourable environments. In reality, such a display is unrealistic, and should be a gradient, with more or less favourable portions within the fundamental niche.
6. A transmission bias is the phenomenon whereby learners choose their cultural model (for instance, the cultural trait employed by the largest number of people or, on the contrary, by a marginal group), which influences the prevalence of a cultural trait within a population (Creanza et al., 2017).
7. This concept was proposed by the philosopher of technology G. Simondon, to designate the “exaggerated specialisation of a technical object which becomes ill-suited to any change, however slight, in its conditions of use or manufacture” (Simondon, 1989; 51).

NOTES

1. Ce fait découle de la meilleure conservation des restes en pierre dans les sites archéologiques et de l'histoire des recherches qui ont longtemps fait prévaloir la typologie dans le classement des assemblages archéologiques. D'autres aspects de la culture matérielle peuvent néanmoins être mobilisés dans certaines définitions de « cultures archéologiques », comme les industries en matières dures d'origine animales (Goutas, 2013), les conventions graphiques et stylistiques (Delporte, 1993) ou les structures d'habitats (Djindjian, 2013).
2. Je précise ici que j'utilise le terme d'« évolution » dans le sens darwinien, c'est-à-dire un processus de divergences et de ramifications qui n'est donc pas linéaire, et qui ne connote pas d'une notion de progrès ou de hiérarchie des différents stades successifs.
3. Dans la suite du texte, le terme de « changement culturel » est employé pour inclure plus largement des modifications dans toutes formes de comportements humains décelables dans le registre archéologique (principalement techniques, mais aussi symboliques, liés à la mobilité, etc.). Le qualificatif « culturel » s'entend donc ici dans l'acception dérivée de « culture archéologique » (*sensu* Clarke, 1968), et non dans un objectif de réduire la « culture » de telle population à une partie de ses productions matérielles (Klaric *et al.*, 2021).
4. La valeur sélective (*fitness* en anglais) est une mesure de la capacité d'un individu à se reproduire et à transmettre son génotype à la génération suivante. On peut envisager cette mesure comme la probabilité de survie et de fertilité d'un individu ou d'une population dans un contexte écologique donné. La valeur sélective peut par exemple être mise en relation avec la théorie « source-puits » (par ex. Pulliam, 1988), qui décrit l'impact de la qualité de l'habitat écologique sur les dynamiques de population : si un habitat est de « bonne qualité », les individus auront une meilleure valeur sélective car ils y trouveront les conditions idéales à leur survie et reproduction, ce qui devrait logiquement conduire à une croissance de la population (« source »). À l'inverse, si l'habitat est de « mauvaise qualité », la valeur sélective des individus sera diminuée, conduisant au déclin progressif de la population (« puits »).
5. Dans la fig. 1, j'ai choisi ce type de réponse (en *step*) et de forme géométrique (rectangle) dans un souci de pédagogie ; cela permet de binariser l'espace environnemental en environnements favorables vs. non-favorables. En réalité, ce type de réponse est irréaliste, il faut plutôt l'envisager comme un gradient, avec des portions plus ou moins favorables au sein de la niche fondamentale.
6. Un biais de transmission est le phénomène par lequel les apprenants choisissent leur modèle culturel (par exemple, le trait culturel employé par le plus grand nombre de personnes ou au contraire, par un groupe marginal), ce qui peut influencer la prévalence d'un trait culturel au sein d'une population (Creanza *et al.*, 2017).
7. Ce concept a été proposé par le philosophe des techniques G. Simondon, comme désignant la « spécialisation exagérée d'un objet technique qui se retrouve désadapté par rapport à un changement, même léger, survenant dans ses conditions d'utilisation ou de fabrication » (Simondon, 1989, p. 51).

Acknowledgements. I am grateful to the organising committee of the round table for inviting me to present my approach during the General Assembly of the SPF: Ludovic Mevel, Jean-Denis Vigne, Sébastien Plutniak.

I would also like to thank the various people who helped me formulate the ideas and results presented in this article through our exchanges, in particular: William Banks, Laurent Klaric, Nejma Goutas, Town Peterson, Marlon E. Cobos and Pierre Noiret. Thanks to Sonja Tomasso for her careful proofreading of an advanced version of the manuscript and her suggestions for further improvements, and to Solène Escarguel for her input on one of the figures. Finally, my manuscript would not have been of the same quality without the comments of the three reviewers and Ludovic Mevel, whose constructive remarks enabled me to go further in my presentation and deliberations.

This article is a continuation of my PhD thesis (funding: GravetoNiches project, Aquitaine Regional Council, 2018-1R40205, W. E. Banks dir.) and of the theoretical issues addressed by my ClimDivE post-doctoral project (funded by the Marie Skłodowska-Curie Actions, grant n°101107882).

Remerciements. Je remercie le comité d'organisation de la table ronde de m'avoir invitée à présenter mon approche lors de l'AG de la SPF : Ludovic Mevel, Jean-Denis Vigne, Sébastien Plutniak.

Merci aux différentes personnes avec qui les discussions m'ont permis de nourrir et élaborer les réflexions et résultats présentées dans cet article, et en particulier : William Banks, Laurent Klaric, Nejma Goutas, Town Peterson, Marlon E. Cobos, Pierre Noiret. Merci à Sonja Tomasso pour sa relecture attentive d'une version avancée du manuscrit et ses suggestions de clarification, ainsi qu'à Solène Escarguel pour ses suggestions pour l'une des figures. Enfin, mon manuscrit n'aurait pas eu la même qualité sans les commentaires des trois relecteurs et de Ludovic Mevel, dont les remarques constructives m'ont permis d'aller plus loin dans ma présentation et mes réflexions.

Cet article s'inscrit dans la suite de ma thèse de doctorat (financement : projet GravettoNiches, Conseil Régional Aquitaine, 2018-1R40205, W. E. Banks dir.) et dans les problématiques théoriques de mon projet post-doctoral ClimDivE (financé par les Marie Skłodowska-Curie Actions, bourse n°101107882).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES / BIBLIOGRAPHICAL REFERENCES

- AIELLO-LAMMENS M.E., BORJA R.A., RADOSAVLJEVIC A., VILELA B., ANDERSON R.P. (2015) – spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models, *Ecography*, 38, 5, p. 541-545.
- AMANTE C., EAKINS B.E. (2009) – *ETOPO1 1 Arc-Minute Global Relief Model: Procedures, Data Sources and Analysis*, NOAA, NOAA Technical Memorandum, 25 p.
- ANDERSON R.P., GONZALEZ I. JR. (2011) – Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent, *Ecological Modelling*, 222, p. 2796-2811.
- ANGEVIN R., KILDEA F., DJEMMALI N., ALILAIRE P., DELVIGNE V., DEPONT J., LAFARGE A., MEVEL L., SCHEMMAMA V., SURMELY F., VERJUX C. (2018) – Le Paléolithique supérieur dans le sud du Bassin parisien à la lumière des découvertes récentes : faits attendus, faits nouveaux, in O. Troubat (dir.) *Préhistoire de la France centrale : actes du colloque de Montluçon, 19 novembre 2016*, Montluçon, Cercle archéologique de Montluçon et de la région, p. 49-71.
- ANGILLETTA M.J. (2009) – *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*, Oxford ; New York, Oxford University Press, 289 p.
- ANTOINE P., COUTARD S., GUERIN G., DESCHODT L., GOVAL E., LOCHT J.-L., PARIS C. (2016) – Upper Pleistocene loess-paleosol records from northern France in the European context: Environmental background and dating of the Middle Palaeolithic, *Quaternary International*, 411, p. 424.
- ANTOINE P., ROUSSEAU D.-D., MOINE O., KUNESCH S., HATTÉ C., LANG A., TISSOUX H., ZÖLLER L. (2009) – Rapid and cyclic aeolian deposition during the Last Glacial in European loess: a high-resolution record from Nussloch, Germany, *Quaternary Science Reviews*, 28, 2526, p. 2955-2973.
- ARAÚJO M.B., ANDERSON R.P., MÁRCIA BARBOSA A., BEALE C.M., DORMANN C.F., EARLY R., GARCIA R.A., GUIGAN A., MAIORANO L., NAIMI B., O'HARA R.B., ZIMMERMANN N.E., RAHBEK C. (2019) – Standards for distribution models in biodiversity assessments, *Science Advances*, 5, 1.
- ARAÚJO M.B., GUIGAN A. (2006) – Five (or so) challenges for species distribution modelling, *Journal of Biogeography*, 33, 10, p. 1677-1688.
- ARAÚJO M.B., PETERSON A.T. (2012) – Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling, *Ecology*, 93, 7, p. 1527-1539.
- ARAÚJO M.B., ROZENFELD A. (2013) – The geographic scaling of biotic interactions, *Ecography*, 37, 5, p. 406-415.
- ARMSTRONG E., HOPCROFT P.O., VALDES P.J. (2019) – A simulated Northern Hemisphere terrestrial climate dataset for the past 60,000 years, *Scientific Data*, 6, 1, p. 265.
- AVERBOUH A., GOUTAS N., MÉRY S. (DIR.) (2021) – *Nomad lives from prehistoric times to the present day: dedicated to Claudine Karlin, research engineer exceptional class at the CNRS, Paris*, Publications scientifiques du Museum National d'Histoire Naturelle, 671 p.
- BACA M., POPOVIĆ D., LEMANIK A., BAÑULS-CARDONA S., CONARD N.J., CUENCA-BESCÓS G., DESCLAUX E., FEWLASS H., GARCIA J.T., HADRAVOVA T., HECKEL G., HORÁČEK I., KNUL M.V., LEBRETON L., LÓPEZ-GARCÍA J.M., LUZI E., MARKOVIĆ Z., LENARDIĆ J.M., MURELAGA X., NOIRET P., PETCULESCU A., POPOV V., RHODES S.E., RIDUSH B., ROYER A., STEWART J.R., STOJAK J., TALAMO S., WANG X., WÓJCIK J.M., NADACHOWSKI A. (2023) – Ancient DNA reveals interstadials as a driver of the common vole population dynamics during the last glacial period, *Journal of Biogeography*, 50, p. 183-196.
- BANKS W.E. (2017a) – The application of Ecological Niche Modeling methods to archaeological data in order to examine Culture-Environment relationships and cultural trajectories, *Quaternaire*, 28, 2, p. 271-276.
- BANKS W.E. (2017b) – Improving eco-cultural niche estimations : the potential of archaeological faunal remains for taking biotic interactions into consideration, in J.-Ph. Brugal (dir.) *TaphonomieS*, Paris, Éditions des Archives Contemporaines, p. 1-10 (encart 10).
- BANKS W.E., AUBRY T., D'ERRICO F., ZILHÃO J., LIRA-NORIEGA A., TOWNSEND PETERSON A. (2011) – Eco-cultural niches of the Badegoulian: Unraveling links between cultural adaptation and ecology during the Last Glacial Maximum in France, *Journal of Anthropological Archaeology*, 30, 3, p. 359-374.
- BANKS W.E., BERTRAN P., DUCASSE S., KLARIC L., LANOS P., RENARD C., MESA M. (2019) – An application of hierarchical Bayesian modeling to better constrain the chronologies of Upper Paleolithic archaeological cultures in France between ca. 32,000–21,000 calibrated years before present, *Quaternary Science Reviews*, 220, p. 188-214.
- BANKS W.E., D'ERRICO F., DIBBLE H.I., KRISHTALKA L., WEST D., OLSZEWSKI D.I., TOWNSEND PETERSON A., ANDERSON D.G., CHRISTOPHER GILLAM J., MONTET-WHITE A., CRUCIFIX M., MAREAN C.W., SÁNCHEZ-GOÑI M.F., WOHLFARTH B., VANHAERAN M. (2006) – Eco-Cultural Niche Modeling: New Tools for

- Reconstructing the Geography and Ecology of Past Human Populations, *PaleoAnthropology*, p. 68–83.
- BANKS W.E., D'ERRICO F., PETERSON A.T., VANHAEREN M., KAGEYAMA M., SEPULCHRE P., RAMSTEIN G., JOST A., LUNT D. (2008) – Human ecological niches and ranges during the LGM in Europe derived from an application of eco-cultural niche modeling, *Journal of Archaeological Science*, 35, 2, p. 481-491.
- BANKS W.E., MONCEL M.-H., RAYNAL J.-P., COBOS M.E., ROMERO-ALVAREZ D., WOILLEZ M.-N., FAIVRE J.-P., GRAVINA B., D'ERRICO F., LOCHT J.-L., SANTOS F. (2021) – An ecological niche shift for Neanderthal populations in Western Europe 70,000 years ago, *Scientific Reports*, 11, 1.
- BANKS W.E., VIGNOLES A., LACARRIÈRE J., MORALA A., KLARIC L. (2024) – A Hierarchical Bayesian Examination of the Chronological Relationship between the Noaillian and Rayssian Phases of the French Middle Gravettian, *Quaternary*, 7, 2, p. 26.
- BANKS W.E., ZILHÃO J., D'ERRICO F., KAGEYAMA M., SIMA A., RONCHITELLI A. (2009) – Investigating links between ecology and bifacial tool types in Western Europe during the Last Glacial Maximum, *Journal of Archaeological Science*, 36, 12, p. 2853-2867.
- BARVE N., BARVE V., JIMÉNEZ-VALVERDE A., LIRA-NORIEGA A., MAHER S.P., PETERSON A.T., SOBERÓN J., VILLALOBOS F. (2011) – The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling, *Ecological Modelling*, 222, 11, p. 1810-1819.
- BERTRAN P., LIARD M., SITZIA L., TISSOUX H. (2016) – A map of Pleistocene aeolian deposits in Western Europe, with special emphasis on France, *Journal of Quaternary Science*, 31, 8.
- BERTRAN P., SITZIA L., BANKS W.E., BATEMAN M.D., DEMARS P.-Y., HERNANDEZ M., LENOIR M., MERCIER N., PRODEO F. (2013) – The Landes de Gascogne (southwest France): periglacial desert and cultural frontier during the Palaeolithic, *Journal of Archaeological Science*, 40, 5, p. 2274-2285.
- BERTRAN P., TODISCO D., BORDES J.-G., DISCAMPS E., VALLIN L. (2019) – Perturbation assessment in archaeological sites as part of the taphonomic study: a review of methods used to document the impact of natural processes on site formation and archaeological interpretations, *Paléo*, 301, p. 52-75.
- BINFORD L.R. (1981) – Behavioral Archaeology and the « Pompeii Premise », *Journal of Anthropological Research*, 37, 3, p. 195-208.
- BLAAUW M., WOHLFARTH B., CHRISTEN J.A., AMPEL L., VERES D., HUGHEN K.A., PREUSSER F., SVENSSON A. (2010) – Were last glacial climate events simultaneous between Greenland and France? A quantitative comparison using non-tuned chronologies, *Journal of Quaternary Science*, 25, 3, p. 387-394.
- BON F. (2009) – *Préhistoire : la fabrique de l'homme*, Paris, Éditions du Seuil, 338 p.
- BOND G., BROECKER W., JOHNSEN S.J., MCMANUS J., LABEYRIE L., JOUZEL J., BONANI G. (1993) – Correlations between climate records from the North Atlantic sediments and Greenland ice, *Nature*, 365, p. 143-147.
- BORIA R.A., OLSON L.E., GOODMAN S.M., ANDERSON R.P. (2014) – Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models, *Ecological Modelling*, 275, p. 73-77.
- BOSSELIN B., DJINDJIAN F. (1994) – La chronologie du Gravettien français, *Préhistoire européenne*, 6, p. 77-115.
- BREUIL H. (1913) – Les subdivisions du paléolithique supérieur et leur signification, in *Congrès international d'anthropologie et d'archéologie préhistoriques - compte-rendu de la XIV^e session*, Genève, Imprimerie Albert Kündig, p. 165-238.
- BRUXELLES L., JARRY M. (2011) – Climatic conditions, settlement patterns and cultures in the Paleolithic: The example of the Garonne Valley (southwest France), *Journal of Human Evolution*, 61, 5, p. 538-548.
- BRUXELLES L., JARRY M. (2012) – Climats et cultures paléolithiques : quand la vallée devient frontière..., *Archeopages*, 3, p. 72-85.
- CALOSI P., BILTON D.T., SPICER J.I., VOTIER S.C., ATFIELD A. (2010) – What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size relationships in European diving beetles (*Coleoptera: Dytiscidae*), *Journal of Animal Ecology*, 79, 1, p. 194-204.
- CARRASCO J., LISÓN F., JIMÉNEZ L., WEINTRAUB A. (2022) – *A new method to estimate the ecological niche through n-dimensional hypervolumes that combines convex hulls and elliptical envelopes*, BioRxiv Consultable à <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2022.03.03.482921>.
- CASTEL J.-C., BOUDADI-MALIGNE M., DUCASSE S., RENARD C., CHAUVIÈRE F.-X., KUNTZ D., MALLYE J.-B. (2014) – Animal Exploitation Strategies in eastern Aquitaine (France) during the Last Glacial Maximum, in F. W. F. Foulds, H. C. Drinkall, A. R. Perri, D. T. G. Clinnick, J. W. P. Walker (dir.) *Wild Things. Recent Advances in Palaeolithic and Mesolithic Research*, Oxford, Philadelphia, Oxbow Books, p. 160-174.
- CHALLIER A. (2021) – *La niche écosymbiotique : un outil pour étudier les systèmes symboliques paléolithiques. Étude de faisabilité sur l'antilope saïga*, mémoire de master 2, Université de Bordeaux, Pessac, 67 p.
- CHASE J.M., LEIBOLD M.A. (2003) – *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*, Chicago, University of Chicago Press, 212 p.
- CLARKE D.L. (1968) – *Analytical Archaeology*, London, Methuen&Co Ltd, 511 p.
- COBOS M. E., OSORIO-OLVERA L., SOBERÓN J., BARVE V., BARVE N., PETERSON A. T. (2024) – *ellipsenm: An R package for ecological niche's characterization using ellipsoids*, Github repository, Consultable à <https://github.com/marloncobos/ellipsenm?tab=readme-ov-file>
- COLWELL R.K., RANGEL T.F. (2009) – Hutchinson's duality: The once and future niche, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 2, p. 19651-19658.
- CORMARÈCHE E. (2020) – *Les comportements techniques au Gravettien récent. Réflexions sur la diversité de l'équipement cynégétique lithique*, thèse de doctorat, Université Paris Nanterre, Paris, 399 p.

- CREANZA N., KOLODNY O., FELDMAN M.W. (2017) – Cultural evolutionary theory: How culture evolves and why it matters, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 30, p. 7782-7789.
- DANSGAARD W., JOHNSEN S.J., CLAUSEN H.B., DAHL-JENSEN D., GUNDESTRUP N.S., HAMMER C.U., HVIDBERG C.S., STEFFENSEN J.P., SVEINBJÖRNSDÓTTIR A.E., JOUZEL J., BOND G. (1993) – Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record, *Nature*, 364, 6434, p. 218-220.
- DAVID N. (1985) – *The Noaillian (level 4) assemblages and the Noaillian Culture in Western Europe*, Cambridge, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, 355 p.
- DELPORTE H. (1993) – *L' image de la femme dans l'art préhistorique*, Paris, Éditions Picard, 287 p.
- DEMJÁN P., DRESLEROVÁ D., KOLÁŘ J., CHUMAN T., ROMPORTL D., TRNKA M., LIESKOVSKÝ T. (2022) – Long time-series ecological niche modelling using archaeological settlement data: Tracing the origins of present-day landscape, *Applied Geography*, 141.
- D'ERRICO F., BANKS W.E. (2013) – Identifying Mechanisms behind Middle Paleolithic and Middle Stone Age Cultural Trajectories, *Current Anthropology*, 54, 8, p. 371-387.
- D'ERRICO F., BANKS W.E., WARREN D.L., SGUBIN G., NIEKERK K. VAN, HENSHILWOOD C., DANIAU A.-L., GOÑI M.F.S. (2017) – Identifying early modern human ecological niche expansions and associated cultural dynamics in the South African Middle Stone Age, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 30, p. 7869-7876.
- DESCOLA P. (2019) – *Une écologie des relations*, Paris, CNRS Éditions, 64 p.
- DE SIQUEIRA M.F., DURIGAN G., DE MARCO JÚNIOR P., PETERSON A.T. (2009) – Something from nothing: Using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species, *Journal for Nature Conservation*, 17, 1, p. 2532.
- DISCAMPS E., JAUBERT J., BACHELLERIE F. (2011) – Human choices and environmental constraints: deciphering the variability of large game procurement from Mousterian to Aurignacian times (MIS 5-3) in southwestern France, *Quaternary Science Reviews*, 30, 1920, p. 2755-2775.
- DJINDJIAN F. (2013) – Les structures d'habitat du Gravettien en Europe, in M. Otte (dir.) *Les Gravettiens*, Arles, Éditions Errance, p. 162-189.
- DJINDJIAN F., KOSLOWSKI J., OTTE M. (1999) – *Le Paléolithique supérieur en Europe*, Paris, Éditions Armand Colin, 473 p.
- DRAKE J.M. (2015) – Range bagging: a new method for ecological niche modelling from presence-only data, *Journal of The Royal Society Interface*, 12, 107.
- DUPRAT-OUALID F., RIUS D., BÉGEOT C., MAGNY M., MILLET L., WULF S., APPELT O. (2017) – Vegetation response to abrupt climate changes in Western Europe from 45 to 14.7k cal ka BP: the Bergsee lacustrine record (Black Forest, Germany), *Journal of Quaternary Science*, 32, 7, p. 1008-1021.
- EHLERS J., GIBBARD P. (2004) – *Quaternary Glaciations - Extent and Chronology, Part I: Europe.*, vol. 2a, Amsterdam, Elsevier, 488 p.
- ESCOBAR L.E., LIRA-NORIEGA A., MEDINA-VOGEL G., TOWNSEND PETERSON A. (2014) – Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference, *Geospatial health*, 9, 1, p. 221-229.
- ESCOBAR L.E., QIAO H., LEE C., PHELPS N.B.D. (2017) – Novel Methods in Disease Biogeography: A Case Study with Heterosporosis, *Frontiers in Veterinary Science*, 4, p. 105.
- FENG X., PARK D.S., WALKER C., PETERSON A.T., MEROW C., PAPEŞ M. (2019) – A checklist for maximizing reproducibility of ecological niche models, *Nature Ecology & Evolution*, 3, 10, p. 1382-1395.
- FLETCHER W.J., SÁNCHEZ GOÑI M.F., ALLEN J.R.M., CHEDDADI R., COMBOURIEU-NEBOUT N., HUNTLEY B., LAWSON I., LONDEIX L., MAGRI D., MARGARI V., MÜLLER U.C., NAUGHTON F., NOVENKO E., ROUCOUX K., TZEDAKIS P.C. (2010) – Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe, *Quaternary Science Reviews*, 29, 2122, p. 2839-2864.
- FONTANA L., CHAUVIÈRE F.-X. (2018) – Economie et nomadisme au Pléniglaciaire supérieur et au Tardiglaciaire en Europe de l'ouest: le système Renne, in F. Djindjian (dir.) *La préhistoire de la France*, Paris, Hermann Éditeurs, p. 141-148.
- FOUCHER P., JUAN-FOUCHER C.S., OBERLIN C. (2011) – Les niveaux d'occupation gravettiens de Gargas (Hautes-Pyrénées): nouvelles données chronostratigraphiques, in N. Goutas, L. Klaric, D. Pesesse, P. Guillermin (dir.) *À la recherche des identités gravettiennes. Actualités, questionnements, perspectives, actes de la table ronde sur le Gravettien en France et dans les pays limitrophes (Aix-en-Provence, 2008)*, Paris, Société préhistorique française (Mémoire, 52), p. 373-385.
- FOURCADE T., SÁNCHEZ GOÑI M.F., LAHAYE C., ROSSIGNOL L., PHILIPPE A. (2022) – Environmental changes in SW France during the Middle to Upper Paleolithic transition from the pollen analysis of an eastern North Atlantic deep-sea core, *Quaternary Research*, 110, p. 147-164.
- GAUSE G.F. (1934) – *The struggle for existence*, Baltimore, The Williams & Wilkins Company, 163 p.
- GENUITE K., VOINCHET P., DELANNOY J.-J., BAHAIN J.-J., MONNEY J., ARNAUD J., BRUXELLES L., MONCEL M.-H., PHILIPPE A., PONS-BRANCHU E., REVEL A., RICHARD M., JAILLET S. (2022) – Middle and Late Pleistocene evolution of the Ardèche Valley archaeological landscapes (France), *Quaternary Science Reviews*, 297, p. 107812.
- GIAMPOUDAKIS K., MARSKE K.A., BORREGAARD M.K., UGAN A., SINGARAYER J.S., VALDES P.J., RAHBEK C., NOGUÉS-BRAVO D. (2017) – Niche dynamics of Palaeolithic modern humans during the settlement of the Palaeartic: Climatic niche dynamics of Palaeolithic modern humans, *Global Ecology and Biogeography*, 26, 3, p. 359-370.
- GIBERT C., VIGNOLES A., CONTOUX C., BANKS W.E., BARBONI D., BOISSERIE J.-R., CHAVASSEAU O., FLUTEAU F., GUY F., NOÛS C., OTERO O., SEPULCHRE P., SOURON A., RAMSTEIN G. (2022) – Climate-inferred distribution estimates of mid-to-late Pliocene hominins, *Global and Planetary Change*, 210.

- GORDON C., COOPER C., SENIOR C.A., BANKS H., GREGORY J.M., JOHNS T.C., MITCHELL J.F.B., WOOD R.A. (2000) – The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transports in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments, *Climate Dynamics*, 16, p. 147-168.
- GOTTARDI G.G. (2011) – *La question des faciès au Gravettien : fonctions, traditions ou chronologie ?*, mémoire de master 2, Université de Bordeaux, Pessac, 72 p.
- GOUTAS N. (2013) – De Brassempouy à Kostienki : l'exploitation technique des ressources animales dans l'Europe gravettienne, in M. Otte (dir.) *Les Gravettiens*, Arles, Éditions Errance, p. 105-160.
- GOUTAS N., BODU P., HINGUANT S., AVERBOUH A., CHRISTENSEN M. (2018) – La « production baguettaire » au Gravettien: étude de cas et discussions à partir de l'industrie en bois de cervidé de Laugerie-Haute (Dordogne, France), in M. Christensen, N. Goutas (dir.), *À coups d'éclats ! La fracturation des matières osseuses en Préhistoire : discussions autour d'une modalité d'exploitation en apparence simple et pourtant mal connue*, Paris, Société préhistorique française (coll. Séance 13), p. 139-180.
- GRAEBER D., WENGROW D. (2021) – *The Dawn of Everything*, Allen Lane, Great Britain, Penguin Books, 736 p.
- GRAVEL-MIGUEL C. (2016) – Using Species Distribution Modeling to contextualize Lower Magdalenian social networks visible through portable art stylistic similarities in the Cantabrian region (Spain), *Quaternary International*, 412, p. 112-123.
- GRAVEL-MIGUEL C., WREN C.D. (2018) – Agent-based least-cost path analysis and the diffusion of Cantabrian Lower Magdalenian engraved scapulae, *Journal of Archaeological Science*, 99, p. 19.
- GREEN R.H. (1971) – A Multivariate Statistical Approach to the Hutchinsonian Niche: Bivalve Molluscs of Central Canada, *Ecology*, 52, 4, p. 543-556.
- GUISAN A., ZIMMERMANN N.E. (2000) – Predictive habitat distribution models in ecology, *Ecological Modelling*, 135, 23, p. 147-186.
- HARRISON S.P., SANCHEZ GOÑI M.F. (2010) – Global patterns of vegetation response to millennial-scale variability and rapid climate change during the last glacial period, *Quaternary Science Reviews*, 29, 2122, p. 2957-2980.
- HUTCHINSON G.E. (1957) – Population studies: Animal ecology and demography, *Bulletin of Mathematical Biology*, 53, 12, p. 193-213.
- INGENLOFF K. (2020) – *Enhancing the correlative ecological niche modeling framework to incorporate the temporal dimension of species' distributions*, thèse de doctorat, University of Kansas, Lawrence, 184 p.
- INGENLOFF K., PETERSON A.T. (2021) – Incorporating time into the traditional correlational distributional modeling framework: a proof-of-concept using the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*), *Methods in Ecology & Evolution*, 12, p. 311-321.
- INGOLD T. (1992) – Culture and the perception of the environment, in *Bush Base, Forest Farm Culture, Environment and Development*, London ; New York, Routledge, p. 39-56.
- INGOLD T. (2013) – *Marcher avec les dragons*, Paris, Éditions Points, 511 p.
- JACKSON S.T., OVERPECK J.T. (2000) – Responses of Plant Populations and Communities to Environmental Changes of the Late Quaternary, *Paleobiology*, 26, 4, p. 194-220.
- JIMÉNEZ L., SOBERÓN J., CHRISTEN J.A., SOTO D. (2019) – On the problem of modeling a fundamental niche from occurrence data, *Ecological Modelling*, 397, p. 74-83.
- JIMÉNEZ-VALVERDE A., LOBO J.M., HORTAL J. (2008) – Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling, *Diversity and Distributions*, 14, 6, p. 885-890.
- JONES L.A., MANNION P.D., FARNSWORTH A., BRAGG F., LUNT D.J. (2022) – Climatic and tectonic drivers shaped the tropical distribution of coral reefs, *Nature Communications*, 13, 1.
- KARGER D.N., CONRAD O., BÖNHER J., KAWOHL T., KREFT H., SORIA-AUZA R.W., ZIMMERMANN N.E., LINDER H.P., KESSLER M. (2017) – Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas., *Scientific Data*, 4.
- KEARNEY M., PORTER W. (2009) – Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges, *Ecology Letters*, 12, 4, p. 334-350.
- KILDEA F., LANG L. (2011) – Le Gravettien de la vallée du Cher : le site de la Croix-de-Bagneux à Mareuil-sur-Cher (Loir-et-Cher, France), in N. Goutas, L. Klaric, D. Pesesse, P. Guillermin (dir.) *À la recherche des identités gravettiennes. Actualités, questionnements, perspectives, actes de la table ronde sur le Gravettien en France et dans les pays limitrophes (Aix-en-Provence, 2008)*, Paris, Société préhistorique française (coll. Mémoire, 52), p. 273-290.
- KLARIC L. (1999) – *Un schéma de production lamellaire original dans l'industrie gravettienne de l'ensemble moyen du gisement du Blot à Cerzat (Haute-Loire)*, mémoire de D.E.A, Université Panthéon-Sorbonne - Paris I, Paris, 157 p.
- KLARIC L. (2000) – Note sur la présence de lames aménagées par technique de Kostienki dans les couches gravettiennes du Blot (Cerzat, Haute-Loire), *Bulletin de la Société préhistorique française*, 97, 4, p. 625-636.
- KLARIC L. (2003) – *L'unité technique des industries à burins du Raysse dans leur contexte diachronique. Réflexions sur la variabilité culturelle au Gravettien à partir des exemples de la Picardie, d'Arcy-sur-Cure, de Brassempouy et du Cirque de la Patrie*, thèse de doctorat, Université Panthéon-Sorbonne - Paris I, Paris, 427 p.
- KLARIC L. (2008) – Anciennes et nouvelles hypothèses d'interprétation du gravettien moyen en France : la question de la place des industries à burins du Raysse au sein de la mosaïque gravettienne, *Paléo*, 20, p. 257-276.
- KLARIC L. (2017) – « La réussite d'une production repose sur l'attention prêtée aux détails »: l'exemple des débitages lamellaires par méthode du Raysse (Gravettien moyen, France), *Journal of Lithic Studies*, 4, 2, p. 387-421.
- KLARIC L. (2021) – Transmission et diffusion de la méthode du Raysse : scénariser le « maillon faible », in *Hiatus, lacunes et absences : identifier et interpréter les vides archéologiques*, (pré-actes), p. 80.

- KLARIC L., GUILLERMIN P., AUBRY T. (2009) – Des armatures variées et des modes de productions variables. Réflexions à partir de quelques exemples issus du Gravettien d'Europe occidentale (France, Portugal, Allemagne), *Gallia Préhistorique*, 51, 1, p. 113-154.
- KLARIC L., LEV S., GIRIA Y., POLANSKÁ M. (2015) – « Cou-teaux de Kostienki et lames aménagées par technique de Kostienki » : retour sur un malentendu historique, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 112, 3, p. 421-474.
- KUNTZ D. (2011) – *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, Université Toulouse le Mirail - Toulouse II, Toulouse, 497 p.
- LACARRIÈRE J., BODU P., JULIEN M.-A., DUMARÇAY G., GOUTAS N., LEJAY M., PESCHAUX C., NATON H.-G., THÉRY-PARISOT I., VASILIU L. (2015) – Les Bossats (Ormesson, Paris basin, France): A new early Gravettian bison processing camp, *Quaternary International*, 359360, p. 520-534.
- LACARRIÈRE J., GOUTAS N., NORMAND C., SIMONET A. (2011) – Vers une redéfinition des occupations gravettiennes de la grotte d'Isturitz (Pyrénées-Atlantiques, France) : révision critique des collections « anciennes » par l'approche intégrée des données lithiques, fauniques et de l'industrie osseuse, in N. Goutas, L. Klaric, D. Pesesse, P. Guillermin (dir.) *À la recherche des identités gravettiennes. Actualités, questionnements, perspectives, actes de la table ronde sur le Gravettien en France et dans les pays limitrophes (Aix-en-Provence, 2008)*, Paris, Société préhistorique française (Mémoire, 52), p. 67-84.
- LANDAIS A., GOÑI M.F.S., TOUCANNE S., RODRIGUES T., NAUGHTON F. (2021) – Abrupt climatic variability: Dansgaard-Oeschger events, in D. Palacios, P. D. Hugues, J. M. García-Ruiz, N. Andrés (dir.) *European Glacial Landscapes*, Amsterdam, Elsevier, p. 175-180.
- LANOS P., PHILIPPE A. (2017) – Hierarchical Bayesian modeling for combining dates in archeological context, *Journal de la Société Française de Statistique*, 158, 2, p. 72-88.
- LATOMBE G., BURKE A., VRAC M., LEVASSEUR G., DUMAS C., KAGEYAMA M., RAMSTEIN G. (2018) – Comparison of spatial downscaling methods of general circulation model results to study climate variability during the Last Glacial Maximum, *Geoscientific Model Development*, 11, 7, p. 2563-2579.
- LEROI-GOURHAN A. (1945) – *L'homme et la matière*, vol. I, Paris, Éditions Albin Michel, 348 p.
- LEVASSEUR G., VRAC M., ROCHE D.M., PAILLARD D., MARTIN A., VANDENBERGHE J. (2011) – Present and LGM permafrost from climate simulations: contribution of statistical downscaling, *Climate of the Past*, 7, p. 1225-1246.
- LÉVI-STRAUSS C. (1948) – La vie familiale et sociale des Indiens Nambikwara, *Journal de la Société des Américanistes*, 37, 1, p. 11-32.
- LÉVI-STRAUSS C. (1955) – *Tristes Tropiques*, Paris, Éditions Plon, 504 p.
- LUNA-ARANGURÉ C., SOBERÓN J., VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ E. (2019) – A tale of four bears: Environmental signal on the phylogeographical patterns within the extant *Ursus* species, *Journal of Biogeography*, , 47, p. 472-486.
- LUTTERSCHMIDT W.I., HUTCHISON V.H. (1997) – The critical thermal maximum: history and critique, *Canadian Journal of Zoology*, 75, 10, p. 1561-1574.
- MAMMOLA S. (2019) – Assessing similarity of *n*- dimensional hypervolumes: Which metric to use?, *Journal of Biogeography*, 46, 9, p. 2012-2023.
- MARQUES R., KRÜGER R.F., CUNHA S.K., SILVEIRA A.S., ALVES D.M.C.C., RODRIGUES G.D., PETERSON A.T., JIMÉNEZ-GARCÍA D. (2021) – Climate change impacts on *Anopheles (K.) cruzii* in urban areas of Atlantic Forest of Brazil: Challenges for malaria diseases, *Acta Tropica*, 224, p. 106-123.
- MARQUES R., KRÜGER R.F., PETERSON A.T., DE MELO L.F., VICENZI N., JIMÉNEZ-GARCÍA D. (2020) – Climate change implications for the distribution of the babesiosis and anaplasmosis tick vector, *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*, *Veterinary Research*, 51, 1, p. 81.
- MEROW C., SMITH M.J., JR T.C.E., GUIBAN A., MCMAHON S.M., NORMAND S., THULLER W., WÜEST R.O., ZIMMERMANN N.E., ELITH J. (2014) – What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models?, *Ecography*, 37, 12, p. 1267-1281.
- MOINE O., ANTOINE P., HATTÉ C., LANDAIS A., MATHIEU J., PRUD'HOMME C., ROUSSEAU D.-D. (2017) – The impact of Last Glacial climate variability in west-European loess revealed by radiocarbon dating fossil earthworm granules, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 24, p. 6209-6214.
- MOINE O., ROUSSEAU D.-D., ANTOINE P. (2008) – The impact of Dansgaard-Oeschger cycles on the loessic environment and malacofauna of Nussloch (Germany) during the Upper Weichselian, *Quaternary Research*, 70, 1, p. 91-104.
- MYERS C.E., STIGALL A.L., LIEBERMAN B.S. (2015) – PaleoENM: applying ecological niche modeling to the fossil record, *Paleobiology*, 41, 2, p. 226-244.
- NESPOULET R. (1996) – *Le Périgordien VI de l'abri Pataud, Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne. Etude technologique et typologique de l'industrie lithique de la couche 3*, thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 260 p.
- NEW M., LISTER D., HULME M., MAKIN I. (2002) – A high-resolution data set of surface climate over global land areas, *Climate Research*, 21, p. 125.
- NUÑEZ-PENICHER C., COBOS M.E., SOBERON J. (2021) – Non-overlapping climatic niches and biogeographic barriers explain disjunct distributions of continental *Urania* moths, *Frontiers of Biogeography*, 13, 2.
- ORILLE A.C., McWHINNIE R.B., BRADY S.P., RAFFEL T.R. (2020) – Positive Effects of Acclimation Temperature on the Critical Thermal Maxima of *Ambystoma mexicanum* and *Xenopus laevis*, *Journal of Herpetology*, 54, 3, p. 289-292.
- OSORIO-OLVERA L., LIRA-NORIEGA A., SOBERÓN J., PETERSON A.T., FALCONI M., CONTRERAS-DÍAZ R.G., MARTÍNEZ-MEYER E., BARVE V., BARVE N. (2020) – ntbox: An R package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches, *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 10, p. 1199-1206.

- PARIS C. (2020) – *La période du Gravettien dans la zone loessique du Nord de la France. Traditions culturelles et dynamiques de peuplement*, thèse de doctorat, Université Paris 1, Panthéon-Sorbonne, Paris, 398 p.
- PEDERSEN J.B., ASSMANN J.J., NORMAND S., KARGER D.N., RIEDE F. (2023) – Climate Niche Modeling Reveals the Fate of Pioneering Late Pleistocene Populations in Northern Europe, *Current Anthropology*, 64, 5, p. 599-608.
- PELEGRIN J. (2011) – Sur les débitages laminaires du Paléolithique supérieur, in F. Delpech, J. Jaubert (dir) *François Bordes et la Préhistoire*, Paris, CTHS, p. 141-152.
- PERREAULT C. (2019) – *The Quality of the Archaeological Record*, Chicago ; London, University of Chicago Press, 265 p.
- PETERSON A.T., NAVARRO-SIGÜENZA A.G. (2009) – Making biodiversity discovery more efficient: An exploratory test using Mexican birds, *Zootaxa*, 2246, 1, p. 58-66.
- PETERSON A.T., PAPEŞ M., SOBERÓN J. (2015) – Mechanistic and Correlative Models of Ecological Niches, *European Journal of Ecology*, 1, 2, p. 28-38.
- PETERSON A.T., SOBERÓN J. (2012) – Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right, *Natureza & Conservação*, 10, 2, p. 102-107.
- PETERSON A.T., SOBERÓN J., PEARSON R.G., ANDERSON R.P., MARTINEZ-MEYER E., NAKAMURA M., ARAÚJO M.B. (2011) – *Ecological niches and geographic distributions*, Princeton, Princeton University Press, 314 p.
- PHILLIPS S.J., ANDERSON R.P., DUDÍK M., SCHAPIRE R.E., BLAIR M.E. (2017) – Opening the black box: an open-source release of Maxent, *Ecography*, 40, 7, p. 887-893.
- PHILLIPS S.J., ANDERSON R.P., SCHAPIRE R.E. (2006) – Maximum entropy modeling of species geographic distributions, *Ecological Modelling*, 190, 34, p. 231-259.
- POTTIER C. (2005) – *Le Gravettien moyen de l'abri Pataud (Dordogne, France): le niveau 4 et l'éboulis 3/4. Etude technologique et typologique de l'industrie lithique*, thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 397 p.
- POTTIER C. (2006) – Productions lamellaires et burins du Raysse du Gravettien Moyen de l'Abri Pataud (Dordogne, France), in M. de Araujo Igreja, J.-P. Bracco et F. Lebrun-Ricalens (dir.) *Burins préhistoriques : formes, fonctionnements, fonctions*, Luxembourg, Archéologiques 2, p. 121-140.
- PULLIAM H.R. (1988) – Sources, Sinks, and Population Regulation, *The American Naturalist*, 132, 5, p. 652-661.
- PULLIAM H.R. (2000) – On the relationship between niche and distribution, *Ecology Letters*, 3, 4, p. 349-361.
- QIAO H., PETERSON A.T., CAMPBELL L.P., SOBERÓN J., JI L., ESCOBAR L.E. (2016) – NicheA: creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios, *Ecography*, 39, 8, p. 805-813.
- RASMUSSEN S.O., BIGLER M., BLOCKLEY S.P., BLUNIER T., BUCHARDT S.L., CLAUSEN H.B., CVIJANOVIC I., DAHL-JENSEN D., JOHNSEN S.J., FISCHER H., GKINIS V., GUILLEVIC M., HOEK W.Z., LOWE J.J., PEDRO J.B., POPP T., SEIERSTAD I.K., STEFFENSEN J.P., SVENSSON A.M., VALLELONGA P., VINSTER B.M., WALKER M.J.C., WHEATLEY J.J., WINSTRUP M. (2014) – A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: refining and extending the INTIMATE event stratigraphy, *Quaternary Science Reviews*, 106, p. 14-28.
- RAXWORTHY C.J., MARTINEZ-MEYER E., HORNING N., NUSSBAUM R.A., SCHNEIDER G.E., ORTEGA-HUERTA M.A., TOWNSEND PETERSON A. (2003) – Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar, *Nature*, 426, 6968, p. 837-841.
- R CORE TEAM (2024) – R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. Consultable à <https://www.R-project.org/>.
- RIGAUD J.-P. (1988) – The Gravettian Peopling of Southwestern France, in *Upper Pleistocene prehistory of Western Eurasia*, Philadelphia, University Museum Monograph, p. 387-397.
- ROEDER K.A., DANIELS J.D. (2022) – Thermal tolerance of western corn rootworm: Critical thermal limits, knock-down resistance, and chill coma recovery, *Journal of Thermal Biology*, 109.
- ROYER A., MONTUIRE S., LEGENDRE S., DISCAMPS E., JEANNET M., LÉCUYER C. (2016) – Investigating the Influence of Climate Changes on Rodent Communities at a Regional-Scale (MIS 1-3, Southwestern France), *PLoS ONE*, 11, 1.
- SÁNCHEZ GOÑI M.F., FOURCADE T., SALONEN S., LESVEN J., FRIGOLA J., SWINGEDOUW D., SIERRA F.J. (2021) – Muted cooling and drying of NW Mediterranean in response to the strongest last glacial North American ice surges, *GSA Bulletin*, 133, 34, p. 451-460.
- SÁNCHEZ GOÑI M.F., LANDAIS A., FLETCHER W.J., NAUGHTON F., DESPRAT S., DUPRAT J. (2008) – Contrasting impacts of Dansgaard-Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters, *Quaternary Science Reviews*, 27, 1112, p. 1136-1151.
- SAUPE E.E., BARVE V., MYERS C.E., SOBERÓN J., BARVE N., HENSZ C.M., PETERSON A.T., OWENS H.L., LIRA-NORIEGA A. (2012) – Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors, *Ecological Modelling*, 237238, p. 11-22.
- SAUPE E.E., MYERS C.E., TOWNSEND PETERSON A., SOBERÓN J., SINGARAYER J., VALDES P., QIAO H. (2019) – Spatio-temporal climate change contributes to latitudinal diversity gradients, *Nature Ecology & Evolution*, 3, 10, p. 14191429.
- SCHIFFER M.B., SULLIVAN A.P., KLINGER T.C. (1978) – The design of archaeological surveys, *World Archaeology*, 10, 1, p. 128.
- SIDDALL M., ROHLING E.J., ALMOGI-LABIN A., HEMLEBEN CH., MEISCHNER D., SCHMELZER I., SMEED D.A. (2003) – Sea-level fluctuations during the last glacial cycle, *Nature*, 423, p. 853-858.
- SILLERO N., ARENAS-CASTRO S., ENRIQUEZ-URZELAI U., VALE C.G., SOUSA-GUEDES D., MARTÍNEZ-FREIRÍA F., REAL R., BARBOSA A.M. (2021) – Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling, *Ecological Modelling*, 456.

- SILLERO N., BARBOSA A.M. (2020) – Common mistakes in ecological niche models, *International Journal of Geographical Information Science*, 35, 2, p. 213-226.
- SIMON M.N., RIBEIRO P.L., NAVAS C.A. (2015) – Upper thermal tolerance plasticity in tropical amphibian species from contrasting habitats: Implications for warming impact prediction, *Journal of Thermal Biology*, 48, p. 36-44.
- SIMONDON G. (1989) – *Du mode d'existence des objets techniques*, Paris, Aubier, 333 p.
- SIMONET A. (2009) – *Les gravettiens des Pyrénées. Des armes aux sociétés.*, thèse de doctorat, Université Toulouse Le Mirail - Toulouse II, Toulouse, 398 p.
- SIMONET A. (2011) – La Pointe des Vachons : nouvelles approches d'un fossile directeur controversé du Gravettien à partir des exemplaires du niveau IV de la grotte d'Isturitz (Pyrénées-Atlantiques, France) et des niveaux 4 des abris 1 et 2 des Vachons (Charente, France), *Paléo*, 22, p. 271-298.
- SINGARAYER J.S., VALDES P.J. (2010) – High-latitude climate sensitivity to ice-sheet forcing over the last 120 kyr, *Quaternary Science Reviews*, 29, p. 43-55.
- SOBERÓN J. (2007) – Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species, *Ecology Letters*, 10, 12, p. 1115-1123.
- SOBERÓN J., NAKAMURA M. (2009) – Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 2, p. 19644-19650.
- SOBERÓN J., PETERSON A.T. (2005) – Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas, *Biodiversity Informatics*, 2, p. 110.
- SOBERÓN J., PETERSON A.T. (2011) – Ecological niche shifts and environmental space anisotropy: a cautionary note, *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, p. 1348-1355.
- SOBERÓN J., PETERSON A.T. (2020) – What is the shape of the fundamental Grinnellian niche?, *Theoretical Ecology*, 13, 1, p. 105-115.
- SOBRAL-SOUZA T., SANTOS J.P., MALDANER M.E., LIMA-RIBEIRO M.S., RIBEIRO M.C. (2021) – EcoLand: A multiscale niche modelling framework to improve predictions on biodiversity and conservation, *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19, 3, p. 362-368.
- SOHN N., FERNANDEZ M.H., PAPES M., ANCIÃES M. (2013) – Ecological niche model in practice: flagship species and regional conservation planning, *Oecologia Australis*, 17, 3, p. 429-440.
- SOULIER M.-C. (2013) – *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, Université Toulouse Le Mirail - Toulouse II, Toulouse, 757 p.
- TEXIER J.-P. (2009) – *Histoire géologique de sites préhistoriques classiques du Périgord : une vision actualisée. La Micoque, la Grotte vaufrey, le Pech de l'Azé I et II, la Ferrassie, l'Abri Castanet, le Flageolet, Laugerie Haute*, Paris, CTHS, 193 p.
- TOUZÉ O. (2013) – De la signification du Noaillien et du Raysien, in C. de la Heras, J.A. Lasheras, A. Arrizalaga, M. de la Rasilla (Ed.) *Pensando el Gravetiense*, Madrid, Museo Nacional y Centro de Investigación de Altamira, Santander (monografías 23), p. 383-400.
- ÚJVÁRI G., STEVENS T., MOLNÁR M., DEMÉNY A., LAMBERT F., VARGA G., JULL A.J.T., PÁLL-GERGELY B., BUYLAERT J.-P., KOVÁCS J. (2017) – Coupled European and Greenland last glacial dust activity driven by North Atlantic climate, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 50.
- VAISSIÉ E. (2021) – Mobility of Paleolithic Populations: Biomechanical Considerations and Spatiotemporal Modelling, *PaleoAnthropology*, 1, p. 120-144.
- VALAVI R., ELITH J., LAHOZ-MONFORT J.J., GUILLERA-ARROITA G. (2018) – blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models, *Methods in Ecology & Evolution*, 10, 2, p. 225-232.
- VALDES P.J., ARMSTRONG E., BADGER M.P.S., BRADSHAW C.D., BRAGG F., CRUCIFIX M., DAVIES-BARNARD T., DAY J.J., FARNSWORTH A., GORDON C., HOPCROFT P.O., KENNEDY A.T., LORD N.S., LUNT D.J., MARZOCCHI A., PARRY L.M., POPE V., ROBERTS W.H.G., STONE E.J., TOURIE G.J.L., WILLIAMS J.H.T. (2017) – The BRIDGE HadCM3 family of climate models: HadCM3@Bristol v1.0, *Geoscientific Model Development*, 10, 10, p. 3715-3743.
- VAN AELST S., ROUSSEEUW P. (2009) – Minimum volume ellipsoid, *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 1, 1, p. 71-82.
- VENN J. (1880) – On the diagrammatic and mechanical representation of propositions and reasonings, *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 10, 59, p. 118.
- VIDAL-CORDASCO M., NUEVO-LÓPEZ A. (2021) – Difference in ecological niche breadth between Mesolithic and Early Neolithic groups in Iberia, *Journal of Archaeological Science: Reports*, 35.
- VIGNOLES A. (2021) – *Trajectoires technologiques et dynamiques de niches éco-culturelles du Gravettien moyen au Gravettien récent en France*, thèse de doctorat, Université de Bordeaux, Pessac, 727 p.
- VIGNOLES A. (2022a) – Guide francophone pour la modélisation de niches écologiques, *Biodiversity Informatics*, 17, p. 67-95.
- VIGNOLES A. (2022b) – Le mythe du site de référence : décalage entre publication et réalité. L'exemple de la collection noaillienne de l'Abri du Facteur, à Tursac (Dordogne, France), in E. Orellana-González, O. Spinelli Sanchez, T. Balbin-Estanguet, V. Sergues, N. Taffin (dir.), *Imagination et construction mentale. La fabrique du discours scientifique*, Actes de la 8ème journée des doctorants de la Fédération des Sciences Archéologiques de Bordeaux, Pessac, @usonius éditions, p. 17-32.
- VIGNOLES A., BANKS W.E., KLARIC L., KAGEYAMA M., COBOS M.E., ROMERO-ALVAREZ D. (2021) – Investigating relationships between technological variability and ecology in the Middle Gravettian (ca. 32e28 ky cal. BP) in France, *Quaternary Science Reviews*, 253.
- VIGNOLES A., CAILLO A., BANKS W.E., KLARIC L. (2024) – SIGMENT : une base de données bibliographique critique pour estimer la répartition géographique des unités

- archéologiques lithiques du Gravettien moyen et récent en France, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 121, 2, p. 151-186.
- VOLTERRA V. (1926) – *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*, Roma, Accademia nazionale dei Lincei, 538 p.
- VRAC M., MARBAIX P., PAILLARD D., NAVEAU P. (2007) – Non-linear statistical downscaling of present and LGM precipitation and temperatures over Europe, *Climate of the Past*, 3, p. 669-682.
- WARREN D.L. (2012) – In defense of ‘niche modeling’, *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 9, p. 497-500.
- WARREN D.L., DORNBURG A., ZAPFE K., IGLESIAS T.L. (2021) – The effects of climate change on Australia’s only endemic Pokémon: Measuring bias in species distribution models, *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 6, p. 985-995.
- WARREN D.L., GLOR R.E., TURELLI M. (2008) – Environmental Niche Equivalency *versus* Conservatism : Quantitative Approaches to Niche Evolution, *Evolution*, 62, 11, p. 2868-2883.
- WHITTAKER R.H., LEVIN S.A., ROOT R.B. (1973) – Niche, Habitat, and Ecotope, *The American Naturalist*, 107, 955, p. 321-338.
- WOLFF E.W., CHAPPELLAZ J., BLUNIER T., RASMUSSEN S.O., SVENSSON A. (2010) – Millennial-scale variability during the last glacial: The ice core record, *Quaternary Science Reviews*, 29, 2122, p. 2828-2838.
- YAWORSKY P.M., NIELSEN E.S., NIELSEN T.K. (2024) – The Neanderthal niche space of Western Eurasia 145 ka to 30 ka ago, *Scientific Reports*, 14, 1, p. 77-88.

Anais VIGNOLES

Post-doctorante à l’Université de Liège
Service d’archéologie préhistorique
Université de Liège
Place du XX Août, 7
4000 Liège
anais.l.vignoles@gmail.com

traduction en anglais :
Mélanie LACAN

