



HAL
open science

Rennes, hommes et loups à la grotte ouest du Portel (Ariège) : Analyse paleoécologique et taphonomique de l'impact des carnivores de l'ensemble F-F3

Jean-Baptiste Fourvel, Nicolas Frerebeau, Pierre Magniez, Anne-Marie Moigne, Régis Vézian

► To cite this version:

Jean-Baptiste Fourvel, Nicolas Frerebeau, Pierre Magniez, Anne-Marie Moigne, Régis Vézian. Rennes, hommes et loups à la grotte ouest du Portel (Ariège) : Analyse paleoécologique et taphonomique de l'impact des carnivores de l'ensemble F-F3. *Quaternaire*, 2021, 32 (3), pp.183-202. 10.4000/quaternaire.15888 . hal-03622182

HAL Id: hal-03622182

<https://hal.science/hal-03622182>

Submitted on 15 Oct 2022

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.

RENNES, HOMMES ET LOUPS À LA GROTTTE OUEST DU PORTEL (ARIÈGE) : ANALYSE PALEOÉCOLOGIQUE ET TAPHONOMIQUE DE L'IMPACT DES CARNIVORES DE L'ENSEMBLE F-F3

Jean-Baptiste FOURVEL¹, Nicolas FREREBEAU², Pierre MAGNIEZ¹,
Anne-Marie MOIGNE³ & Régis VÉZIAN^{3,4}

RÉSUMÉ

La grotte Ouest du Portel (Ariège) est un gisement archéologique majeur pour la connaissance des modalités d'acquisition et d'exploitation des ressources carnées par les communautés humaines du Paléolithique moyen. L'ensemble moustérien F (MIS 3) présente l'accumulation osseuse la plus riche (avec le renne dominant) et dont l'analyse archéozoologique a démontré l'origine anthropique. Si l'impact des carnivores sur cet ensemble a été reconnu, la reconnaissance précise de leur rôle reste un aspect essentiel tant pour comprendre les relations entre les prédateurs humains et non-humains que pour estimer les biais induits par le chapardage secondaire d'éléments osseux issus d'un dépôt primaire. Parmi les faunes de carnivores, les canidés, en particulier, sont abondamment représentés dans cet ensemble : le Loup *Canis lupus* est attesté par 156 restes osseux et dentaires pour un minimum de 12 individus ; le Renard roux *Vulpes vulpes*, quant à lui, est représenté par 597 vestiges paléontologiques attestant d'un minimum de 17 individus. Les études précédemment menées identifient la présence de ces prédateurs comme relevant d'une occupation naturelle de la grotte sans intervention humaine volontaire. La question se pose donc de savoir quel rôle inférer à ces taxons dans la mise en place ou la remobilisation du dépôt primaire reflétant les reliefs alimentaires des communautés humaines. La présente étude s'attachera à caractériser le statut paléoécologique des canidés du Portel-Ouest ensemble F à partir d'une série d'analyse visant à décrire les populations canines (représentation squelettique, structure des populations, identification sous-spécifique) et identifier l'impact taphonomique de ceux-ci sur les restes osseux de renne (traces de dents, morphotype osseux...). À terme, cette étude permet de caractériser la place de ces canidés et de discuter leur comportement opportuniste (charognard) résultant de la pression de compétition avec les communautés humaines.

Mots-clés : Le Portel-Ouest, Paléolithique moyen, Carnivores, Loup, Renard, taphonomie, paléoécologie, relation Homme-Canidé

ABSTRACT

REINDEER, MEN AND WOLVES AT THE PORTEL-WEST CAVE OF THE PORTEL (ARIÈGE): A TAPHONOMIC ANALYSIS OF THE CARNIVORES FROM THE F-F3 UNIT.

The Portel-West Cave (Ariège) is a major archaeological site for our understanding of the modalities of acquisition and exploitation of meat resources in Middle Palaeolithic communities. The Mousterian F levels (MIS 3) is characterized by an important bone assemblage (mainly dominated by the reindeer) resulting of human activities as demonstrated by zooarchaeological studies. Even though the carnivore impact has been recognized, the precise identification of their specific role is essential to understand human-carnivore interactions as well as estimating the potential bias resulting of secondary scavenging on the primary bone deposit. Among the carnivores, the canids are abundant: 156 dental and postcranial remains belong to the wolf *Canis lupus* representing at least 12 individuals, while the red fox *Vulpes vulpes* is represented by 597 remains and 17 individuals. The previous researches have identified the presence of these canids as resulting of a natural occupation of the cavity without any direct human interactions. Accordingly, the canids implication on the bone deposit dynamics (as potential secondary predators scavenging the bone remains firstly exploited by human communities) is questioned. This paper is focused on canids implication on the bone remains from the Portel-West Cave F level. We provide here a palaeoecological research describing both the canid populations (skeletal part distribution, population structure, subspecific identification) and their taphonomical implication on reindeer remains (toothmarks, bone morphotypes...). Finally, this study allows us to characterize the palaeoecological status of the canids as well as discuss their opportunistic behaviour (scavengers) resulting of competition with the human communities.

Keywords: Le Portel-Ouest, Middle Paleolithic, Carnivore, Wolf, Fox, taphonomy, palaeoecology, Hominid-Canid relationship

1 - INTRODUCTION

Le rôle des grands carnivores sur la mise en place des dépôts archéo-paléontologiques ou leur remobilisation secondaire n'est plus à démontrer. Depuis plus d'une trentaine d'année, la littérature scientifique regorge

de travaux taphonomiques et paléobiologiques visant à mettre en évidence les capacités ostéophagiques et qualités accumulatrices des carnivores. Qu'il s'agisse de l'Hyène (Fosse, 1994 ; Letourneux, 2003 ; Diedrich & Zak, 2006 ; Discamps, 2011 ; Fourvel, 2012 ; Diedrich, 2006, 2017 ; Discamps *et al.*, 2019), du Léopard

¹ UMR 7269 LAMPEA (CNRS, Aix-Marseille Université, Ministère de la Culture), 5 rue du Château de l'Horloge, FR-13094 AIX-EN-PROVENCE cedex 2. *Courriels* : Jean-baptiste.fourvel@univ-amu.fr, pierre.magniez@univ-amu.fr

² UMR 5060 IRAMAT-CRP2A, (CNRS, Université Bordeaux Montaigne), Maison de l'Archéologie, Université Bordeaux Montaigne, FR-33607 PESSAC cedex. *Courriel* : nicolas.frerebeau@u-bordeaux-montaigne.fr

³ UMR 7194 HNHP (CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle), Centre Européen de Recherches Préhistoriques, FR-66720 TAUTAVEL. *Courriel* : moigne@mnhn.fr

⁴ E.I. Purpan Université de Toulouse, 75 voie du TOEC, BP-57611, FR-31076 TOULOUSE cedex 3. *Courriel* : regis.vezian@purpan.fr

(Yravedra, 2006 ; Sauqué *et al.*, 2014, 2017 ; Sauqué & Sanchis, 2017 ; Castañón *et al.*, 2017 ; Fosse *et al.*, 2019 ; Sanchis *et al.*, 2019), du Dhole (Binford, 1988 ; Mallye *et al.*, 2012 ; Sanchis *et al.*, 2019) ou même de taxons plus petits comme le Renard (Castel, 1999 ; Castel *et al.*, 2011 ; Cáceres *et al.*, 2009, 2011 ; Krajcarz & Krajcarz, 2014 ; Yravedra *et al.*, 2014 ; Arilla *et al.*, 2018 ; Baumann *et al.*, 2020) et le Blaireau (Mallye, 2007 ; Mallye *et al.*, 2008 ; Young *et al.*, 2015 ; Arilla *et al.*, 2020), les développements taphonomiques ont clairement mis en lumière leur rôle paléocologique.

Il reste cependant quelques espèces pour lesquelles il semble moins évident de souligner leur capacité à créer ou perturber un ensemble ostéologique. Le Loup fait partie de celles-ci. La présence récurrente et parfois même abondante du Loup est attestée dans de nombreux gisements pléistocènes comme le Lazaret (Valensi, 1994), Gabasa (Blasco-Sancho, 1995) et l'Observatoire (Brugal *et al.*, 2017), pour lesquels son rôle taphonomique (capacités ostéophagiques et accumulatrices de restes de proies autre que la petite et mésofaune) est parfois envisagé sur la mise en place ou la remobilisation des dépôts osseux – pour plus de détails, voir Fosse *et al.*, 2011, 2012 ; voir notamment Le Portel-Ouest (Gardeisen, 1997, 1999), Les Pêcheurs (Daujeard, 2008 ; Daujeard *et al.*, 2019), Les Barasses (Daujeard, 2008, 2018 ; Daujeard *et al.*, 2019), Le Grand Abri aux Puces (Slimak *et al.*, 2010 ; Fourvel *et al.*, 2014b) et l'Igüe du Gral (Castel *et al.*, 2010). Il n'existe cependant pas, à l'heure actuelle, de grille de lecture caractérisant l'impact du Loup au même titre que celles développées pour l'Hyène des cavernes mêlant des traits strictement taphonomiques (morphotypes ou taphotypes sensu, Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2015, traces de dents, etc.), des aspects paléocologiques (diversité des proies, etc.) et paléobiologiques (structures des populations de carnivore, etc.). De nombreuses études néo-taphonomiques se sont intéressées au Loup, mais celles-ci se sont essentiellement focalisées sur la description des dommages résultant de la consommation osseuse (Binford, 1981 ; Castel, 2004 ; Campmas & Beauval, 2008 ; Yravedra *et al.*, 2011, 2019 ; Fosse *et al.*, 2012 ; Sala *et al.*, 2014). Alors que les approches néo-taphonomiques portant sur le Loup, mises en place depuis les années 1980 (Binford, 1981 ; Haynes, 1981), n'ont eu de cesse de marteler l'idée d'un loup « consommateur » d'os, les limites inhérentes à la confrontation de deux modèles non-analogues (Bunge, 1981 ; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2002 et références associées) sont souvent à l'origine de la non-reconnaissance de critères taphonomiques diagnostiques. En effet, les recherches sont contraintes par des comparaisons qui semblent a priori caduques : on confronte un modèle moderne où le Loup est un prédateur n'accumulant pas d'ossements en grotte ou en tanière avec des ensembles fossiles où le Loup semble adopter un comportement tout autre, accumulateur et potentiellement ostéophage. Pour ces raisons, il devient nécessaire de dépasser le concept d'actualisme afin, d'une part, d'envisager toute la diversité des comportements s'inscrivant dans un cadre temporel

long et, d'autre part, d'intégrer toute une diversité de contextes écosystémiques pour lesquels aucun analogue moderne ne peut être identifié. De fait, en prenant en considération les différences entre écosystèmes fossiles et référentiels actuels, les analyses taphonomiques doivent intégrer le plus grand nombre et la plus grande diversité de référentiels modernes pour mieux cerner les comportements fossiles.

De plus, pour dépasser les problématiques propres à la comparaison de données analogues, le recours à de nouveaux outils devient fondamental. Avec le développement d'outils statistiques, de procédés analytiques et l'intégration de jeux de données plus complexes, de nouvelles perspectives se dégagent depuis moins d'une décennie en termes d'analyse taphonomique (Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2015 ; Arriaza *et al.*, 2019 ; Yravedra *et al.*, 2019). Les traces de dents, leur morphologie comme leur taille, ont souvent amené à conclure à leur non-pertinence, mais leur association à d'autres aspects constitutifs de l'assemblage (espèce-proie, localisation des traces, degré de fragmentation, fracturation) peut participer directement à l'identification de l'espèce prédatrice.

La présente étude, menée sur l'ensemble F de la grotte Ouest du Portel (Loubens, Ariège), s'intéresse à ces problématiques actuelles et vise à discuter le rôle des espèces prédatrices et leur position paléocologique au sein des écosystèmes anciens. Cet ensemble a livré plusieurs occupations attribuées au Moustérien. Gardeisen (1994, 1997, 1999) a déjà souligné l'abondance des carnivores à fortes potentialités ostéophagique et bioturbatrice (grands canidés et hyénidés) et mis en lumière un impact taphonomique qui semble pouvoir leur être attribué (traces de dent). Cependant leur rôle est alors jugé marginal vis-à-vis du signal anthropique. Ces observations ont motivé le choix de cet assemblage pour comprendre l'impact des loups sur une accumulation anthropique en grotte de faible altitude. L'objectif des travaux réalisés dans le cadre de cette publication est de réévaluer le rôle de ces prédateurs non-humains en se focalisant sur l'espèce-proie la plus abondante à savoir le Renne *Rangifer tarandus*. Il ne s'agit pas de procéder à une révision de l'intégralité des faunes de l'ensemble F du Portel-Ouest mais bien de réévaluer l'impact des carnivores (canidés en particulier) dans la (re)mobilisation du dépôt osseux préexistant mis en place en grande partie par les communautés humaines néandertaliennes.

L'analyse de cet ensemble archéologique couple principalement deux champs disciplinaires : la paléontologie (focalisée sur les faunes de carnivores et les canidés en particulier) et la taphonomie. L'étude se base sur le matériel osseux de l'ensemble F (regroupant les couches F, F1, F2 et F3) et plus particulièrement les restes osseux de renne d'une part et des carnivores - loup, renard et hyène - d'autre part. Il ne s'agit pas ici de procéder à une réévaluation de l'ensemble du matériel osseux de l'ensemble F couvrant toutes les espèces reconnues ainsi que la révision des éléments indéterminés. Au contraire, notre analyse est centrée sur

un unique taxon, le renne, abondamment représenté et appartenant au spectre de proies des prédateurs humains et non-humains (loup en particulier). Ce travail vise donc à évaluer l'implication de prédateurs multiples sur une proie unique. Par extension, cette étude cherche à réviser la place des différents agents biologiques vis-à-vis d'un stock alimentaire commun.

2 - MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1 - LE PORTEL-OUEST (LOUBENS, ARIÈGE)

La grotte du Portel, située en Ariège (fig. 1 ; commune de Loubens), à une dizaine de kilomètres au Nord-Ouest de Foix, est connue depuis la fin du XIX^e siècle suite aux fouilles menées par Noulet en 1880. Il s'agit d'un gisement majeur pour la connaissance des comportements de subsistance des groupes humains paléolithiques.

Les œuvres rupestres du Portel sont découvertes et inventoriées à partir de 1908 par Jeannel, Jammes et Régnauld (Jeannel, 1908), puis par l'Abbé Breuil en avril de la même année (Breuil *et al.*, 1908). Les sondages menés par Vézian dans la galerie d'accès et la grande salle révèlent un important matériel archéologique rapporté au Magdalénien moyen.

Le gisement moustérien (dit de « l'arrière-fond ») du Portel est découvert en 1919 par l'Abbé Breuil et Vézian au cours des recherches de terrain menées au fond de la galerie principale. Ces niveaux sont fouillés par Vézian et son fils Jean entre 1920 et 1949, dans des conditions d'accessibilité et d'évacuation des déblais rendues délicates par une chatière au fond de la galerie principale menant au gisement. La mise au jour de ce secteur, qui deviendra le Portel-Ouest, est le résultat de prospections de surface. Un terrier de blaireau riche en matériel lithique est alors découvert ; ce matériel est comparable à l'industrie mise au jour lors de la fouille de l'arrière-fond (Vézian, 2014).

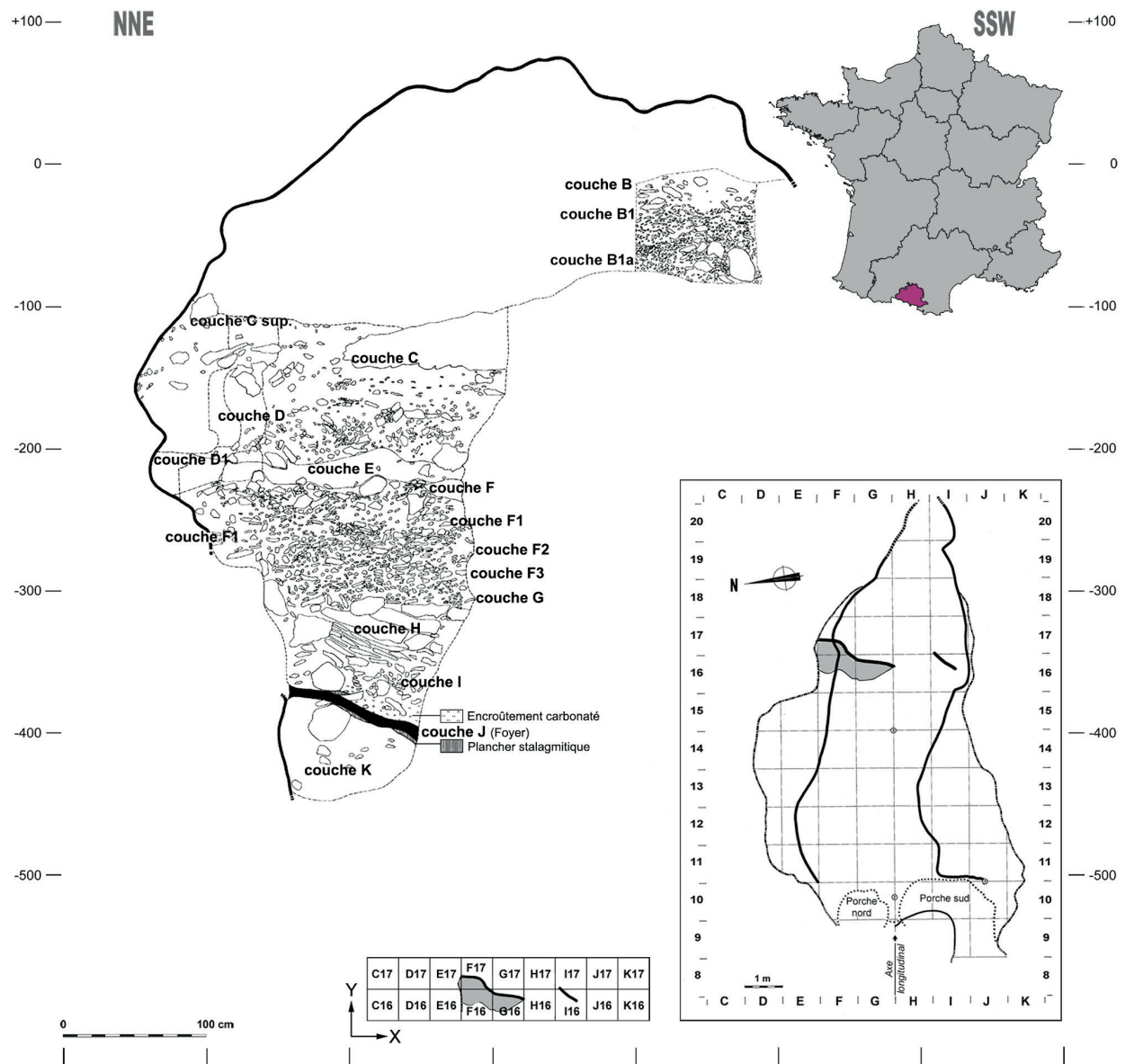


Fig. 1 : Localisation de la Grotte du Portel et coupe stratigraphique synthétique.

Modifié d'après les relevés de S. Deguillaume, M. Laurent et M. Menzhi.

Fig. 1: Location of Portel cave and synthetic cross-section. Modified from S. Deguillaume, M. Laurent and M. Menzhi.

Des fouilles systématiques avec enregistrement fin des vestiges sont entreprises au Portel-Ouest entre 1949 et 1986, permettant la mise au jour et la collecte de plus de 200 000 éléments (Vézian, 2014). La stratigraphie, d'une épaisseur de 5 m, comprend 21 couches regroupées en 4 ensembles archéo-stratigraphiques. Notre étude se concentre sur le premier ensemble moustérien constitué des couches F, F1, F2, F3 (fig. 1) au sein desquelles 33 restes humains néandertaliens (essentiellement cranio-dentaires) ont été identifiés (Bertrand, 1999 ; Bécam & Chevallier, 2019). Les couches F à F3 ont fait l'objet d'un tamisage fin ayant permis le recueil de vestiges microfauniques ayant permis une étude du cadre paléoenvironnemental (Marquet *et al.*, 1998). Les datations ESR réalisées sur les couches F1 à F3 situent l'ensemble F dans le MIS 3, donnant les âges suivants : 44 400 ± 6600 BP (F1), 44 000 ± 6600 BP (F2) et 44 900 ± 6700 BP (F3) (Tissoux, 2004 ; Tissoux, *et al.* 2004).

Le matériel faunique, a fait l'objet d'une étude archéozoologique complète (Gardeisen, 1994, 1997). L'ensemble F comprend un important assemblage osseux totalisant plus de 9500 vestiges attribués à une quinzaine d'espèces de macro-mammifères (tab. 1). Cette faune est répartie dans les quatre couches, F, F1, F2 et F3, comprenant respectivement 430, 574, 6033 et 2527 éléments osseux. Parmi les ongulés, trois taxons dominant systématiquement le spectre : le Cheval *Equus caballus* (NR = 2445, NMI = 58), le Bison des steppes *Bison priscus* (NR = 1145, NMI = 39) et le Renne *Rangifer tarandus* (NR = 4319, NMI = 72). Ce dernier est particulièrement abondant dans les couches F2 (NR = 2532, NMI = 40 soit 29 % des individus) et F3 (NR = 1461, NMI = 20 soit 45 % des individus). Par ailleurs ces individus présentent un gabarit relativement important par rapport aux populations de renne du Pléistocène supérieur d'Europe occidentale, en cohérence avec le climat froid et humide de cette région pendant le stade 3 (Magniez, 2010). Le Cerf *Cervus elaphus*

(NR = 667, NMI = 19) est fréquent. Le Chevreuil *Capreolus capreolus* est attesté par quelques pièces dans les couches F2 et F3 (NR = 16, NMI = 3). Les espèces rupicoles, Bouquetins des Pyrénées *Capra praepyrenaica* (NR = 106, NMI = 10) et Chamois *Rupicapra rupicapra* (NR = 33, NMI = 6) sont plus rares, mais présentes dans toute la séquence de l'ensemble F. La présence de la mégafaune est anecdotique : le Mammouth *Mammuthus primigenius* est signalé par un fragment dentaire au sein de la couche F3 (Gardeisen, 1997).

Les cinq familles de carnivores sont attestées dans l'ensemble F. Les mustélidés (Blaireau *Meles meles* et Putois *Mustela putorius*) occupent une place marginale, représentés par sept restes (respectivement six pour le blaireau, soit un minimum de deux individus, et une pièce pour le putois) dispersés au sein de F2 et F3. Le Lion des cavernes *Panthera (Leo) spelaea* est le seul féliné reconnu (NR = 2, NMI = 1), soulignons d'ailleurs que l'un des deux spécimens (un radius) issus de la couche F2 présente des traces d'exploitation anthropique attestant ici de son statut de proie (Gardeisen, 1994). L'Ours des cavernes *Ursus spelaeus* est marginal, bien que présent dans chacune des couches (NR dans les couches F, F1, F2, F3 : 2, 3, 5 et 2, respectivement). L'Hyène des cavernes *Crocota crocuta spelaea* est présente dans tous les niveaux à l'exception de F3 (couche F : NR = 4, NMI = 2 ; couche F1 : NR = 13, NMI = 3 ; couche F2 : NR = 37, NMI = 5). Elle reste systématiquement abondante en comparaison des autres carnivores (% NMI variant entre 4 et 8 % des carnivores). Son implication sur la remobilisation de l'ensemble peut être discutée. Les canidés restent les prédateurs les mieux représentés. loups et renards sont présents dans chaque couche.

vernaculaire	binomial	couche F			couche F1			couche F2			couche F3			couches F-F3		
		NR	NMI	%NMI	NR	NMI	%NMI	NR	NMI	%NMI	NR	NMI	%NMI	NR	NMI	%NMI
Loup	<i>Canis lupus</i>	6	2	7	8	1	3	111	5	4	31	4	7	156	12	5
Renard	<i>Vulpes vulpes</i>	16	1	4	34	2	6	428	9	7	119	5	9	597	17	7
Ours des cavernes	<i>Ursus spelaeus</i>	2	1	4	3	1	3	5	1	1	2	1	2	12	4	2
Blaireau	<i>Meles meles</i>							2	1	1	4	1	2	6	2	1
Putois	<i>Mustela putorius</i>									0	1	1	2	1	1	0
Lion des cavernes	<i>Panthera (Leo) spelaea</i>							2	1	1				2	1	0
Hyène des cavernes	<i>Crocota crocuta spelaea</i>	4	2	7	13	3	8	37	5	4				54	10	4
Total Carnivores		28	6	21	58	7	19	585	22	16	157	12	21	828	47	18
Mammouth	<i>Mammuthus primigenius</i>										1	1	2	1	1	0
Cheval	<i>Equus caballus</i>	133	6	21	168	6	17	1522	36	26	622	10	18	2445	58	22
Bison	<i>Bison priscus</i>	66	6	21	127	9	25	792	21	15	160	5	9	1145	41	16
Mégacéros	<i>Megaloceros giganteus</i>				1	1	3	3	1	1				4	2	1
Renne	<i>Rangifer tarandus</i>	165	6	21	161	6	17	2532	40	29	1461	20	35	4319	72	28
Cerf	<i>Cervus elaphus</i>	30	2	7	55	5	14	502	9	7	80	3	5	667	19	7
Chevreuil	<i>Capreolus capreolus</i>							12	2	1	4	1	2	16	3	1
Bouquetin	<i>Capra pyrenaica</i>	6	1	4	3	1	3	60	4	3	37	4	7	106	10	4
Chamois	<i>Rupicapra rupicapra</i>	2	1	4	1	1	3	25	3	2	5	1	2	33	6	2
Total Ongulés		402	22	79	516	29	81	5448	116	84	2370	45	79	8736	212	82
Total		430	28	100	574	36	100	6033	138	100	2527	57	100	9564	259	100

Tab. 1 : Spectre faunique de l'ensemble F du Portel. NR, NMI et fréquences associées.

Modifié d'après Gardeisen (1994, 1997).

Tab. 1: Faunal spectrum of the Portel-West Level F. NISP, MNI and associated frequencies. Modified from Gardeisen (1994, 1997).

2.2 - ÉCHANTILLONNAGE

L'échantillon ostéologique étudié comprend un total de 5126 restes identifiés spécifiquement et anatomiquement. Cet assemblage regroupe les restes de carnivores, de canidés en particulier (loups et renards, NR = 753, NMI = 29), abondamment représentés dans les couches F-F3, et un ongulé, le renne *R. tarandus* (NR = 4319, NMI = 72). Les données archéozoologiques, caractérisant le traitement du renne par les communautés moustériennes, sont pour l'essentiel issues des travaux de Gardeisen (1994) et ne seront reprises ici qu'à titre indicatif.

2.3 - ANALYSE PALÉONTOLOGIQUE

L'analyse paléontologique des carnivores vise à préciser les caractéristiques paléobiologiques (structure des populations) et écomorphologiques (incidence paléoéthologique de traits morphologiques) des différentes populations prédatrices (loup, renard, hyène) afin de préciser le statut paléoécologique de chaque espèce et tenter d'identifier leur impact respectif sur la remobilisation de l'ensemble archéologique. À ce titre, le loup fait l'objet d'une analyse paléontologique particulière afin de préciser l'identification sous-spécifique, et les implications écologiques de cette identification. Cette analyse fait appel aux approches classiques mises en place dans ce domaine. Les restes osseux et dentaires de loup ont fait l'objet d'une étude métrique reprenant les principaux protocoles de mesures généraux (von den Driesch, 1976) ou plus spécifiques (Argant, 1991 ; Testu, 2006 ; Boudadi-Maligne, 2010). L'ensemble des mesures est pris au pied à coulisse et les valeurs sont rapportées en millimètre (précision : $\pm 0,02$ mm). L'étude du loup fait l'objet ici d'un soin particulier. Les données du Portel sont ainsi comparées à plusieurs populations couvrant le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur afin d'en reconnaître le stade évolutif et les qualités écomorphologiques. Nous faisons donc appel ici :

- aux populations du Pléistocène moyen (MIS 11-7) de Lunel-Viel 1 et de Balaruc VII (Hérault), de Coudoulous I (Lot), de l'Igüe des Rameaux (Tarn-et-Garonne) et de l'Aven 1 de la Fage (Corrèze) (Brugal, 1981 ; Boudadi-Maligne, 2010 ; Brugal & Boudadi-Maligne, 2011) ;
- aux séries à la transition entre le Pléistocène moyen final et la première moitié du Pléistocène supérieur (MIS 6 jusqu'au début du MIS 3) de Romain-la-Roche (Doubs), de Santenay (Côte d'Or), du Lazaret (Alpes-Maritimes), de Tourville-la-Rivière (Seine-Maritime), de Villereversure (Ain) (Descombes, 1980 ; Argant, 1991, 2010 ; Boudadi-Maligne, 2010, 2012) ;
- aux séries de la seconde partie du Pléistocène supérieur (MIS 3-2) de Jaurens (Corrèze), de la grotte de Maldidier (Dordogne), de l'Igüe du Gral (Lot) et de l'Aven de l'Arquet (Gard) (Martin,

1968 ; Ballésio, 1979 ; Valensi, 1994 ; Boudadi-Maligne, 2010, 2012).

Le renard et l'hyène du Portel font, quant à eux, l'objet d'observations paléobiologiques génériques (abondance, distribution squelettique, structure des populations). Qu'il s'agisse du renard ou de l'hyène, l'analyse paléontologique n'apporte aucune précision quant à leur implication potentielle dans la mise en place ou la remobilisation de l'assemblage.

2.4 - ANALYSE TAPHONOMIQUE

Si l'impact des carnivores, dont le rôle du loup, a été observé au sein de l'ensemble F du Portel-Ouest (Gardeisen, 1999), les données de l'analyse taphonomique présentées ici revêtent un caractère inédit. Nous enregistrons l'ensemble des traces de carnivores observables sur les surfaces osseuses des restes de renne. Ces surfaces ont été examinées à la loupe (grossissement x20). La reconnaissance de l'impact des carnivores résulte de l'identification de traces de consommation selon les grilles préétablies par différents auteurs (Sutcliffe, 1970 ; Maguire *et al.*, 1980 ; Binford, 1981 ; Brain, 1981). L'identification de l'impact des carnivores sur le matériel du Portel suit les définitions suivantes :

- les traces circulaires caractérisent l'impact des dents touchant (*pit*) ou perforant (*puncture*) la surface osseuse (Maguire *et al.*, 1980 ; Binford, 1981) ;
- les traces de mâchonnement (*gnawing* ou *chewing*, ou encore *pitting*) correspondent généralement à des portions osseuses non-fracturables et se caractérisent par des plages de surface osseuse mêlant quantité de petites traces (Maguire *et al.*, 1980 ; Brain, 1981) ;
- les encoches (*lunate-shaped fractures scars* ou *chipping-back*), de forme globalement semi-circulaire, résultent de la pression dentaire lors de la fracturation d'un os, elles sont parfois associées à un esquillement de matière osseuse interne à la fracture (*back-flake* ou *pressure-flaking* ; Maguire *et al.*, 1980 ; Binford, 1981 ; Villa & Bartram, 1996) ;
- les os digérés (*digested* ou *acid-etching and erosion of bone*) peuvent être reconnus d'après leurs surfaces corrodées, des bords tranchants et des petits trous circulaires ou sub-circulaires (Sutcliffe, 1970 ; Maguire *et al.*, 1980).

De plus, la localisation des traces sur les différentes portions osseuses est prise en compte (éléments crâniens et bois, élément axial et ceinture, os longs, métapodes, os courts).

Ces traces d'impressions dentaires font l'objet d'une analyse morphométrique respectant un protocole précis de collecte des données primaires (Domínguez-Rodrigo & Piqueras, 2003 ; Delaney-Rivera *et al.*, 2009 ; Andrés *et al.*, 2012). Cette analyse se concentre sur les traces circulaires perforantes (*punctures*). Les *pits* (traces

circulaires non-perforantes) n'ont pas été inclus en raison des difficultés d'observation et de mesure de ces traces. Chaque trace est mesurée dans un premier temps au moyen d'un pied à coulisse (précision : $\pm 0,02$ mm). Les données enregistrées correspondent aux diamètres minimum et maximum de la trace. Les mensurations de ces traces sont ensuite confrontées à différents corpus d'origine connue dont les ursidés, les hyénidés, les canidés et les félidés (Fourvel, 2012 ; Rabal Garcés, 2013 ; Sauqué *et al.*, 2014, 2017). Une première description graphique des résultats permet de confronter les proportions obtenues au sein de chaque groupe spécifique et de positionner l'échantillon du Portel vis-à-vis de ces différents ensembles.

Les morphotypes osseux, reflétant le degré de consommation osseuse (Campmas & Beauval, 2008 ; Fourvel, 2012 ; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2015), font l'objet d'une description précise. Il s'agit ici d'observer et de quantifier les différentes portions osseuses présentes dans l'assemblage. À ce titre, les os longs sont classés en six catégories de morphotypes distincts : les extrémités (proximales, type 1, et distales, type 2) seules, les extrémités (proximales, type 3, et distales, type 4) associées à un élément diaphysaire, les éclats diaphysaires (type 5) et les cylindres de diaphyse (type 6). Le degré de consommation osseuse via la reconnaissance de morphotypes est aussi envisagé pour certains os courts (par exemple calcanéum).

L'ensemble des données taphonomiques collectées, traces ou morphotypes osseux, est confronté à un jeu de données de comparaison afin de discuter les similitudes ou dissemblances du Portel avec des échantillons modernes (*infra*) et fossiles d'origine connue, des repaires d'hyène ou des tanières de léopard. Concernant les échantillons modernes, nous excluons ici toute comparaison avec les nourrissages en captivité. En effet, il a été démontré que le comportement d'un prédateur captif a une incidence majeure sur les processus de consommation et de réduction osseuse (Gidna *et al.*, 2013 ; Sala *et al.*, 2014). De fait, l'emploi de modèles actuels issus de milieu captif pour décrire des comportements sauvages est inadéquat. Il est préféré ici l'emploi de données contrôlées en milieu naturel. En dépit de différences contextuelles (type de site, type de prédateur, type de proie), la confrontation de ces comportements sauvages est plus appropriée, bien qu'elle doit rester nuancée. Nous avons choisi ici de privilégier les échantillons que nous avons personnellement étudié et qui ont pu être partiellement ou entièrement publiés. La collecte des données primaires a ainsi été réalisée en respectant un protocole identique afin de disposer de données contrôlées. Ce corpus regroupe des données issues de contextes écologiques (type de site, écosystèmes) et spécifiques (proies et prédateurs) fortement diversifiés. Si la comparaison de données analogues est souvent de mise, nous rappelons ici la nécessité de dépasser le concept de l'actualisme et d'envisager toute la diversité des comportements s'inscrivant dans un cadre temporel long et intégrant toute une diversité d'écosystèmes pour lesquels aucun analogue moderne ne peut être identifié (*supra*).

Il apparaît particulièrement difficile, sinon impossible, de vouloir identifier un agent taphonomique particulier sur la seule base d'un examen biométrique des traces de dents et en particulier en l'absence de comparaison avec un corpus moderne riche. Afin de disposer du maximum d'éléments pour discuter la valeur des traces enregistrées au Portel. Ainsi notre corpus moderne comprend des ensembles osseux produits ou modifiés par deux canidés (le Renard roux et le Loup) et trois Hyénidés (Hyènes tachetées, rayées et brunes). Ces assemblages sont le fruit de trois dynamiques comportementales distinctes : les accumulations en tanière, les sites de mise à mort de proies et un ensemble dit d'aires de nourrissage (étape entre la mise à mort et l'accumulation en tanière visant à limiter les phénomènes de kleptoparasitisme ; pour plus de détail, voir Kruuk, 1972, 1976 ; Brain, 1981 ; Skinner *et al.*, 1986 ; Selvaggio, 1998). Pour les canidés, nous disposons de deux ensembles représentant le renard d'une part et le loup d'autre part. La tanière de renard dit Souche n°1 (Monieux, Vaulcuse) est un ensemble osseux mis en place par le canidé dans la partie supérieure du remplissage d'un aven-piège comblé. On retrouve une faune diversifiée incluant des lagomorphes, des chiens mais aussi des ovins et des caprins tous portant des traces de manducation (Crégut *et al.*, 2014). Les différents sites de mise à mort (*kill-sites*) de loups de Pologne (issus de deux secteurs : Bialowieza et Biezsady) ont fait l'objet de plusieurs publications (Fosse *et al.*, 2004, 2011, 2012). Il s'agit de carcasses de cerfs et de bisons européens chassés et consommés. Depuis plusieurs années maintenant nous mettons en place un important référentiel néo-taphonomique sur les hyénidés. Nous disposons à ce jour de nombreuses accumulations osseuses en repaire ou sites de mise à mort provenant de différents secteurs africains (Djibouti et Namibie) et correspondant au trois grands hyénidés modernes : l'hyène tachetée, l'hyène rayée et l'hyène brune. Ces ensembles ont déjà fait l'objet de publications visant à caractériser ces accumulations (Fosse *et al.*, 2010 ; Fourvel, 2012) et d'approches morphométriques en vue d'identifier la valeur spécifique des traces de dent (Fourvel *et al.*, 2015). Partant de là, nous avons cherché à mettre en place une première analyse visant à discriminer l'impact des différents prédateurs à l'échelle spécifique. Cette analyse repose sur un corpus de données de comparaison représentatif. Au regard des données disponibles, une analyse des correspondances multiples (ACM) a été réalisée. L'ACM permet en effet de croiser des individus et leurs réponses à plusieurs variables qualitatives et de superposer les représentations des individus et des modalités des variables grâce aux relations de transitions (Husson *et al.*, 2009). Quatre variables ont été utilisées : la taille de la proie (dans l'ordre croissant : la classe 1, intégrant essentiellement la mésofaune dont les lagomorphes ; la classe 2, intégrant les petits caprinés, cervidés et antilopinés ; la classe 3 intégrant les grands antilopinés jusqu'à la taille de l'oryx, les petits équides comme l'âne et les cervidés jusqu'au cerf ; la classe 4, intégrant les grands bovidés, les grands équidés, jusqu'à la mégafaune), le type d'os ainsi que l'excentricité et l'aire de la trace (calculées à partir des

deux diamètres mesurés, la trace de dent étant assimilée ici à une ellipse). L'espèce prédatrice (issue de deux familles de carnivores et quatre genres) a été utilisée comme variables illustrative et les traces mesurées au Portel-Ouest ont été intégrées comme individus supplémentaires. L'excentricité et l'aire des traces de dents ont préalablement été discrétisées en utilisant les quartiles comme bornes de classes.

L'ensemble des analyses a été réalisé avec R v.3.6.3 (R Core Team, 2020) et les packages *dplyr* v.0.8.5 (Wickham *et al.*, 2020), *ggplot2* v.3.3.0 (Wickham, 2016), *FactoMineR* v.2.3 (Lê *et al.*, 2008), *khroma* v.1.3.0 (Frerebeau, 2019) et *magrittr* v.1.5 (Bache & Wickham, 2014).

3 - RÉSULTATS

3.1 - LE LOUP *CANIS LUPUS* LINNAEUS, 1758

Peu connu dans l'actuel pour occuper et exploiter les cavités ou consommer et y accumuler des restes osseux, la présence du loup au Portel pose la question de ses potentialités d'ostéophage et donc de son rôle taphonomique et de son statut paléocologique, en tant que prédateur primaire (accumulateur) ou consommateur opportuniste. Suite à l'étude archéozoologique menée par Gardeisen (1994), le Loup apparaît comme le grand prédateur le plus important de l'ensemble F avec 156 restes et 12 individus, bien que le renard reste le carnivore le plus abondant (Gardeisen, 1994). La révision du matériel paléontologique ne nous a permis de décompter et d'attribuer que 114 restes (crâniens et post-crâniens) au loup soit 10 individus, différence avec les décomptes de Gardeisen qui peut être le résultat de matériel disparu (tab. 2). Si Gardeisen décompte trois individus juvéniles (répartis équitablement entre les couches F, F2 et F3) sur la base de dents lactéales, celles-ci n'ont pu être observées lors de cette révision. Le décompte des individus est ici réévalué ; à titre d'exemple on soulignera la présence de cinq individus adultes dans la couche F2 selon nos décomptes et quatre adultes et un juvénile selon Gardeisen. Faute de pouvoir reproduire les résultats publiés, nous exploitons ici nos propres décomptes. Si l'on considère l'absence de juvénile, cet élément pourrait alors indiquer que les différents niveaux n'ont pas servi de tanière. Cependant, gardons en mémoire la potentielle existence de dents lactéales qui pourrait tempérer nos propos.

La présence du loup dans l'ensemble F peut donc être le fruit de plusieurs phénomènes :

- l'apport anthropique ;
- une mort naturelle ;
- le reflet d'une compétition inter- ou intra-spécifique ;
- une occupation de type tanière (si l'on considère l'existence de juvéniles sur la base des données produites par Gardeisen).

Gardeisen observe des stries de boucherie sur les restes de loup de l'ensemble F : il s'agit de trois pièces (une première phalange issue de la couche F et deux vertèbres provenant de la couche F2 ; Gardeisen, 1994, 1997). Les fracturations osseuses, bien que d'origine biologique ne peuvent être rapportées de manière univoque à une origine anthropique. La part d'origine anthropique du loup dans l'ensemble F est donc à première vue assez marginale. On peut ainsi envisager que le site ait été exploité secondairement par le loup après le passage des groupes humains, supposant par la même que le loup adopte au Portel-Ouest une position de prédateur opportuniste, c'est à dire charognard. À l'inverse, les traces de carnivores sont plus fréquentes. Gardeisen décompte jusqu'à 21 % des restes de loup présentant des traces de dent (toutes couches confondues ; Gardeisen, 1994, 1997). Pour notre part, nous avons pu observer que seuls 9 des 55 restes post-crâniens (16,4 % NR post-crânien ; 7,9 % NRt) présentent des traces de dents. Il s'agit pour l'essentiel de traces de mâchonnement (n = 4) et de digestion (n = 5) sur les métapodes et les phalanges. La présence de ces restes consommés peut tout à fait refléter les phénomènes de compétition inter- ou intra-spécifique tel qu'on les observe dans le registre moderne. Ainsi, chez le loup la confrontation entre individus de meutes distinctes peut se traduire par la mise à mort (Landry, 2017). De même, la majeure partie des repaires d'hyène contient une petite composante de carnivores traduisant ce phénomène de compétition inter-spécifique (Kuhn, 2011 ; Fourvel, 2012). Une autre possibilité, quant à l'origine de ces os consommés, serait le charognage de restes de loups déjà morts.

Nous envisageons et explorons ici les capacités ostéophagiques du loup du Portel-Ouest par une approche biométrique. En dépit d'un échantillon paléontologique important, le matériel mesurable dont nous avons pu disposer reste peu abondant. Ainsi seules 33 dents peuvent faire l'objet d'une étude métrique. Les données ainsi collectées pour les dents jugales inférieures et supérieures sont présentées dans les tableaux 3 et 4.

Couche	Gardeisen (1994)				Cette étude			
	NR	NMI	NMI juv.	NMI ad.	NR	NMI	NMI juv.	NMI ad.
F	6	2	1	1	3	1		1
F1	8	1		1	6	1		1
F2	111	5	1	4	78	5		5
F3	31	4	1	3	27	3		3
Total Ensemble F	156	12	3	9	114	10	0	10

Tab. 2 : Distribution des restes de loups selon la couche et comparaison avec les données de Gardeisen (1994).

Tab. 2: Distribution of wolf remains according to the layer and comparison with Gardeisen's data (1994).

L'analyse biométrique se concentre sur la m1 en raison de son caractère diagnostique (pour plus de détail voir Boudadi-Maligne, 2010, 2012 ; Brugal & Boudadi-Maligne, 2011). Nous confrontons les m1 du Portel avec différentes populations représentant les trois principales sous-espèces reconnues pour le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur d'Europe de l'Ouest (pour plus

de détail, voir Bonifay, 1971 ; Argant, 1991 ; Boudadi-Maligne, 2010, 2012 ; Brugal & Boudadi-Maligne, 2011) :

- *Canis lupus lunellensis*, du Pléistocène moyen ;
- *Canis lupus santenaisiensis*, du stade isotopique 6 au début du stade isotopique 3 ;
- *Canis lupus maximus*, couvrant la fin du Pléistocène supérieur.

Numéro	Latéralité	c		p4		m1		m2	
		DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD
F2.18149	droit	10,0	15,2						
F2.45159	droit	9,0	13,0						
F2.45158	gauche	8,0	13,1						
F.5436	gauche	9,7	14,2						
F2.45667	gauche			7,2	15,0				
F2.45164	gauche					11,0	30,0		
F2.23328	droit					12,0	29,6	9,0	12,0
Moyenne		9,2	13,9	-	-	11,5	29,8	-	-
Écart-type		0,9	1,0	-	-	0,7	0,3	-	-

Tab. 3 : Odontométrie des différents rangs dentaires (dents jugales inférieures) des loups de l'ensemble F du Portel-Ouest.

Données en millimètre. DVL : diamètre vestibulo-lingual ; DMD : diamètre mesio-distal.

Tab. 3: Odontometry of the different dental ranks (lower jugal teeth) of the wolves from Portel-West Level F. Data in millimeters. DVL: vestibulo-lingual diameter; DMD: mesio-distal diameter.

Numéro	Latéralité	C		P1		P2		P3		P4		M1		M2	
		DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD
F2.15041	gauche	9,2	14,0												
F3.45157	gauche	9,1	14,0												
F3.3527	gauche	11,0	15,5												
F2.45661	droit	9,5	15,0												
F1.5457	gauche			7,0	9,0										
F2.637	droit			6,0	9,0										
F2.45669	droit			6,0	8,9										
F2.664	droit					6,8	15,5								
F2.45166	gauche					6,4	15,3								
F2.45167	droit					6,0	15,0								
F2.45168	droit					6,2	15,2								
F2.3654	gauche							7,8	14,4						
F2.5541	gauche							8,8	17,8						
F2.14214	gauche							7,5	15,4						
F2.45162	droit							7,2	15,6						
F2.4000	droit									16,0	28,0				
F3.45172	gauche											-	18,0		
F3.16316	gauche											19,5	17,0		
F2.45174	gauche											21,0	17,3		
F3.20242	gauche											22,0	17,5		
F2.3995	gauche											22,9	18,5		
F2.15210	droit											20,0	17,3		
F2.22946	droit											19,5	16,5		
F2.45175	droit													13,0	9,0
F2.45177	gauche													12,0	8,0
Moyenne		9,7	14,6	6,3	9,0	6,4	15,3	7,8	15,8	-	-	20,8	17,4	12,5	8,5
Écart-type		0,9	0,8	0,6	0,1	0,3	0,2	0,7	1,4	-	-	1,4	0,7	0,7	0,7

Tab. 4 : Odontométrie des différents rangs dentaires (dents jugales supérieures) des loups de l'ensemble F du Portel-Ouest.

Données en millimètre. DVL : diamètre vestibulo-lingual ; DMD : diamètre mesio-distal.

Tab. 4: Odontometry of the different dental rows (upper jugal teeth) of the wolves from Portel-West Level F. Data in millimeters. DVL: vestibulo-lingual diameter; DMD: mesio-distal diameter.

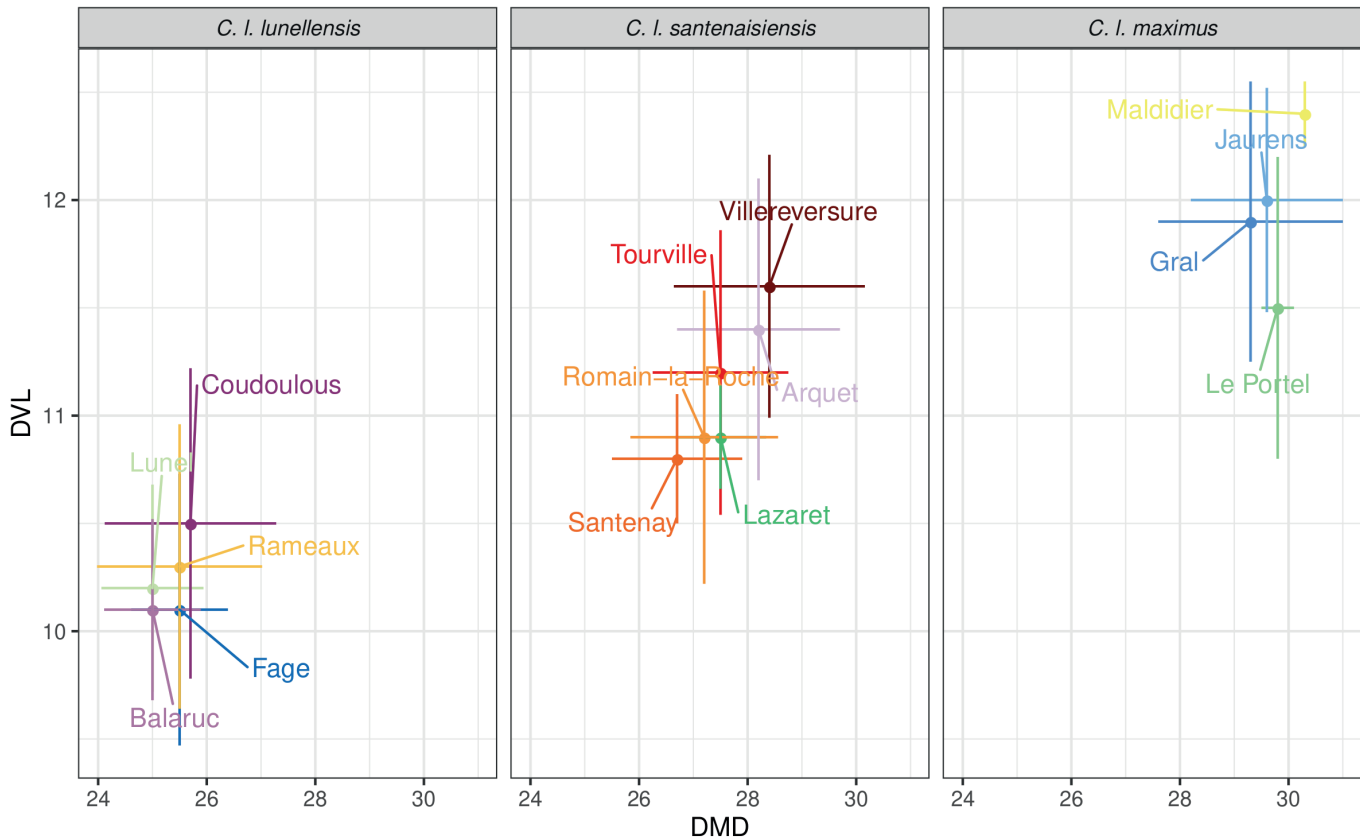


Fig. 2 : Distribution des m1 de loups pléistocènes *C. lupus lunellensis*, *C. lupus santenaisiensis* et *C. lupus maximus*.

DVL : diamètre vestibulo-lingual ; DMD : diamètre mesio-distal ; Rapport DVL/DMD moyens et écart-types associés en millimètres.

Fig. 2: Distribution of m1s in Pleistocene wolves *C. lupus lunellensis*, *C. lupus santenaisiensis* and *C. lupus maximus*. DVL: vestibulo-lingual diameter; DMD: mesio-distal diameter; mean DVL/DMD ratio and associated standard deviations in millimeters.

Les carnassières de l'ensemble F du Portel-Ouest s'intègrent dans le champ de variation de la forme sous-spécifique *C. lupus maximus* dont les premiers représentants sont attestés dès le stade isotopique 3 (fig. 2). L'échantillon du Portel se distingue nettement des populations anciennes attribuées à *C. lupus lunellensis* de Lunel-Viel I, de l'Igüe des Rameaux ou encore de Coudoulous 1. En moyenne le DMD de la m1 est comparable aux populations de Jaurens (localité type de *C. lupus maximus*) et de l'Igüe du Gral et légèrement plus faible que les m1 de Maldidier. Par ailleurs, le DMD des m1 du Portel est plus important que les populations rapportées à *C. lupus santenaisiensis* de l'Aven de l'Arquet et de Villereversure. Cependant, le DVL est en moyenne plus faible que les différentes populations de *C. lupus maximus* et comparable aux échantillons de l'Arquet et de Villereversure. Concernant les autres rangs dentaires, le loup du Portel reste comparable au loup de Jaurens ou de l'Igüe du Gral (par exemple la P4/ droite F2.4000 avec DVL = 16 contre $14,47 \pm 1,04$ à Jaurens et DMD = 28 contre $26,59 \pm 1,5$ à Jaurens ; Boudadi-Maligne, 2010, 2012). Nous proposons de rapporter le loup du Portel à la sous-espèce *C. lupus maximus*. La définition sous-spécifique du loup du Portel revêt une certaine importance d'ordre écomorphologique, la taille relative du prédateur pouvant être corrélée à des capacités ostéophagiques plus importante.

3.2 - LE RENARD *VULPES VULPES* (LINNAEUS, 1758)

L'implication du renard comme collecteur opportuniste des déchets (de grandes proies) produits par les groupes humains se pose : celui-ci étant le carnivore le plus fréquent (NR = 597 ; NMI = 17) sur toute la séquence de l'ensemble F.

À première vue, la présence du renard est parfaitement naturelle. Pour rappel, Gardeisen n'enregistre aucune trace d'activité anthropique sur le renard roux (Gardeisen, 1994, 1997). Il n'a fait l'objet d'aucune exploitation par les communautés humaines (ni traces de boucherie, ni fracturation, ni os brûlé n'ont été identifiés sur le matériel ostéologique). Par ailleurs, une unique pièce présente des traces de l'action de carnivore. La distribution squelettique est globalement homogène (Gardeisen, 1994, 1997). Les différentes parties squelettiques sont représentées d'une manière relativement équilibrée indiquant des individus morts *in situ* et préservés dans leur ensemble. Du point de vue de la structure de la population, le renard est représenté par des animaux adultes. Un juvénile a été identifié dans la couche F2. Au regard de ces données, nous les confrontons à quelques-unes des plus importantes séries de renards. La population du Portel se distingue des populations de renards pléistocènes de Combe-Saunière, Dordogne (Castel, 1999) ou celle de la grotte Carrière à Gerde, Haute-Pyrénées (Clot, 1980) pour lesquelles la présence

de nombreux juvéniles apparaît comme un critère signant une occupation pérenne. La structure observée au Portel tend a priori à tempérer la possibilité d'une occupation du site en repaire. Malgré tout, soulignons l'abondance de la microfaune (9 espèces identifiées, voir Marquet *et al.*, 1998), dont un reste de marmotte dans la couche F2 : ce cortège microfaunique peut entrer dans le régime alimentaire du renard (une étude taphonomique des rongeurs devra être envisagée afin de préciser ce point).

La présence du renard dans l'ensemble F du Portel-Ouest est très probablement le fruit de trois origines distinctes non-exclusives :

- une occupation ponctuelle du site avec passage récurrent d'animaux adultes (probablement en vue d'une collecte opportuniste de déchets alimentaires) ;
- une occupation plus ou longue se traduisant par l'apport en vestiges microfauniques ;
- un apport secondaire par des prédateurs autre que les hommes.

3.3 - L'HYÈNE *CROCUTA CROCUTA* *SPELAEA* (GOLDFÜSS, 1823)

L'hyène des cavernes est peu abondante (NR = 54 ; NMI = 10) et même absente de la couche F3 (Gardeisen, 1994, 1997). La population est relativement faible : les individus adultes semblent plus présents (n = 8), et les juvéniles plus rares (n = 2). Par ailleurs, les coprolithes, souvent considérés comme les témoignages d'une occupation (Fosse, 1994 ; Fourvel, 2012), n'ont pas été identifiés dans l'ensemble F. L'ancienneté des fouilles n'est pas en cause dans cet inventaire. En effet plusieurs niveaux (autres que les couches F à F3) se révèlent très riches en coprolithes, tous identifiés ou coordonnés par les fouilleurs. Les coprolithes d'hyène sont abondants dans les niveaux moustériens supérieurs, de D et plus particulièrement dans la couche B (n = 123 ; Gardeisen, 1994, 1997), ce qui tempère la possibilité d'un biais lié à la fouille (Utge *et al.*, 2020). Dès lors, l'association des données paléobiologiques (absence de hyénon) et l'absence de fèces exclue toute occupation comme repaire pérenne, de plus ou moins longue durée, de l'ensemble F. Dans l'état actuel des données disponibles cette hypothèse est la plus parcimonieuse. Si le rôle de l'hyène ne peut pas être totalement exclu, les indices paléobiologiques invitent à considérer son implication comme marginale.

3.4 - LE RENNE *RANGIFER TARANDUS* (LINNAEUS, 1758)

L'impact anthropique est aisément observable sur le matériel osseux de renne. Le présent travail ne vise pas à réévaluer les activités de boucherie de l'ensemble F, nous nous limiterons ici à quelques rappels des données décrites par Gardeisen (1994, 1997). L'étude menée par Gardeisen (1994) a montré des choix distincts en fonction des différentes occupations de l'ensemble F. Alors que le renne est représenté par des jeunes adultes et des adultes dans les couches F et F1, les juvéniles et adultes mâles dominent les profils de mortalité des couches F2 et F3. Dans ces deux dernières couches en particulier, les communautés humaines semblent avoir occupé le site entre l'automne et l'hiver, soit au moment même où ces animaux disposent des meilleures conditions physiques et donc de meilleures qualités nutritives. Rappelons ici que la présente étude se concentre sur l'étude des restes osseux de renne et n'intègre donc pas les autres proies éventuelles ni les restes indéterminés. Espèce-proie la plus abondante au sein de l'ensemble F, le renne a aussi enregistré, par les modifications de surfaces osseuses, les témoignages de l'impact des différents agents biologiques (humains et non-humains) à l'origine de l'ensemble F. Notre analyse s'est donc naturellement concentrée sur ce taxon.

Dès l'étude de Gardeisen (1994, 1997), le rôle secondaire des carnivores, hyène et loup en particulier, est évoqué. L'impact des carnivores est réduit à moins de 1 % du NRT des rennes pour l'ensemble des couches du Portel-Ouest, et respectivement environ 5 % des restes de la couche F, et moins de 3 % pour chacune des couches F1, F2 et F3. Ces résultats mènent l'auteur à l'interprétation suivante : « *Il apparaît de manière globale que les traces du passage ou de l'installation des carnivores sont très réduites. La répartition stratigraphique de ces marques met en évidence l'importance des animaux dans les couches B et D et leur caractère anecdotique dans l'ensemble F* » (Gardeisen, 1997, p. 203). Cependant, à la lumière de notre étude, il semble que l'impact des carnivores sur l'ensemble F, et en particulier ici le renne, ait été sous-estimé.

S'il est clair que ces prédateurs ne sont pas les agents majeurs de la mise en place du dépôt osseux, l'analyse taphonomique met en lumière un impact plus important que précédemment envisagé. En s'attachant aux surfaces

	NRT	NR consommés	Perforation/cupule		Mâchonnement		Encoche		Digestion	
			NR	n traces	NR	n traces	NR	n traces	NR	n traces
Crânien / Bois	49	3			1	1			2	2
Axial / Ceinture	53	6	2	6	4	4	1	1		
Os long	859	78	23	57	28	28	25	52	1	1
Métapode	784	45	19	40	19	19	28	41	1	1
Os court	693	82	19	26	21	21	13	20	30	30
Total	2438	214	63	129	73	73	67	114	34	34
Fréquence (%)	-	-	29	-	34	-	31	-	16	-

Tab. 5 : Synthèse des données taphonomiques caractérisant l'impact des prédateurs non-humains sur les restes de renne : représentation des différents types de traces de dent selon le type d'élément osseux (NR et nombre de traces décompté).

Tab. 5: Synthesis of taphonomic data characterizing the impact of non-human predators on reindeer remains: representation of the different types of tooth traces according to the type of bone element (NISP and number of counted tooth marks).

osseuses clairement lisible, nous avons pu effectuer des observations sur un total de 2438 restes osseux (tab. 5). Le réexamen des restes de rennes du Portel-Ouest nous a permis de réévaluer l'intensité de l'impact des carnivores. Plus de 200 restes présentent des traces de consommation, soit près de 9 % des restes de renne observés et près de 6 % du NRDt de renne, hors dents isolées. Les traces sont essentiellement de quatre types : les traces circulaires (*punctures* et *pits*), les traces de mâchonnement, les encoches de fracturation et les os digérés. Au total, nous avons décompté 350 traces distinctes. L'intensité de la consommation est variable selon le type d'os considéré ou la trace. Les restes crâniens (hors dents isolées) et les portions de bois ne sont consommés qu'à hauteur de 6 % tout comme les métapodes. Plus de 9 % des os longs présentent des traces de dents. Alors que les ceintures et le squelette axial et les os courts sont consommés à hauteur 11,3 %. Si on décompte en moyenne deux traces circulaires par os (variant entre 1,4 et 3 pour 1) et un ratio comparable pour les encoches, on notera que les os digérés sont principalement des os courts (30 sur 34 soit 88 % des os digérés). Les os digérés représentent à eux seuls 16 % des restes consommés. Ce taux reste bien évidemment à relativiser, car il ne concerne que 1,4 % des restes observés et 0,9 % des restes osseux hors dents isolées.

4 - ANALYSE DES SÉQUENCES DE CONSOMMATION

4.1 - MORPHOTYPE DE CONSOMMATION

L'analyse des morphotypes osseux porte sur un ensemble de 1559 portions d'os long. La classification

de ces vestiges selon les morphotypes considérés (voir partie Matériel et Méthode) et quantifications propres aux restes consommés sont figurées dans le tableau 6. Au Portel-Ouest, de nombreux débris osseux présentent des morphologies tout à fait typiques de leur consommation (au moins partielle) par un carnivore. Plus de 10 % des portions d'os longs est consommé ; les extrémités en particulier (type 1 et 2) portent les traces de leur consommation par les prédateurs. Concernant l'humérus, nous pouvons mentionner les portions distales présentant une réduction des épicondyles dans plus d'un quart des cas (26 % des portions distales associées ou non à des éléments diaphysaires, types 2 et 4). Dans le même ordre d'idée, environ 10 % des extrémités proximales (type 1) et distales (type 2) des radius portent des traces de dents ; ces taux sont comparables à ceux obtenus pour le fémur et le tibia, où les morphotypes propres aux extrémités sont consommés dans 10 à 20 % des cas. Pour l'ulna, ce taux est plus important encore : les olécranes sont fréquemment consommés (près de 40 % des portions proximales, types 1 et 3), comme en attestent les perforations et traces de mâchonnement nombreuses.

Les os courts, au même titre que les os longs, présentent des morphologies diagnostiques de l'ostéophagie. Ainsi, pour le cas du calcanéum, en dehors des fragments divers, trois morphotypes ont été reconnus :

- type 1 : les éléments (sub)complets (n = 26) ;
- type 2 : les portions comprenant le *tuber calcanei* et son col (n = 15) ;
- type 3 : les portions distales correspondant au corps et aux surfaces articulaires de l'os (n = 40).

		Ext. prox.	Ext. prox + diaph.	Diaph., cyl.	Diaph., fgt	Ext. dist. + Diaph.	Ext. dist.	
		Type 1	Type 3	Type 6	Type 5	Type 4	Type 2	TOTAL
Humérus	NR	2	0	1	70	1	28	102
	NR conso.	0	0	0	17	1	7	25
	% NR conso.	0	0	0	24	100	25	25
Radius	NR	58	46	0	227	0	38	369
	NR conso.	6	2	0	25	0	4	37
	% NR conso.	10	4	0	11	0	11	10
Ulna	NR	1	38	0	45	0	0	84
	NR conso.	1	15	0	4	0	0	20
	% NR conso.	100	39	0	9	0	0	24
Fémur	NR	18	0	1	125	0	9	153
	NR conso.	2	0	0	4	0	1	7
	% NR conso.	11	0	0	3	0	11	5
Tibia	NR	18	2	0	0	129	2	151
	NR conso.	4	1	0	0	11	2	18
	% NR conso.	22	50	0	0	9	100	12
Métacarpe/tarse	NR	153	1	1	569	0	60	784
	NR conso.	23	0	0	49	0	16	88
	% NR conso.	15	0	0	9	0	27	11
TOTAL	NR	249	49	3	991	130	137	1559
	NR conso.	35	3	0	95	12	30	175
	% NR conso.	14	6	0	10	9	22	11

Tab. 6 : Synthèse des données taphonomiques caractérisant la consommation des os longs de renne : représentation des différents morphotypes (NR et NR consommés) et fréquences associées.

Tab. 6: Synthesis of taphonomic data characterizing the consumption of long reindeer bones: representation of the different morphotypes (NISP and consumed NISP) and associated frequencies.

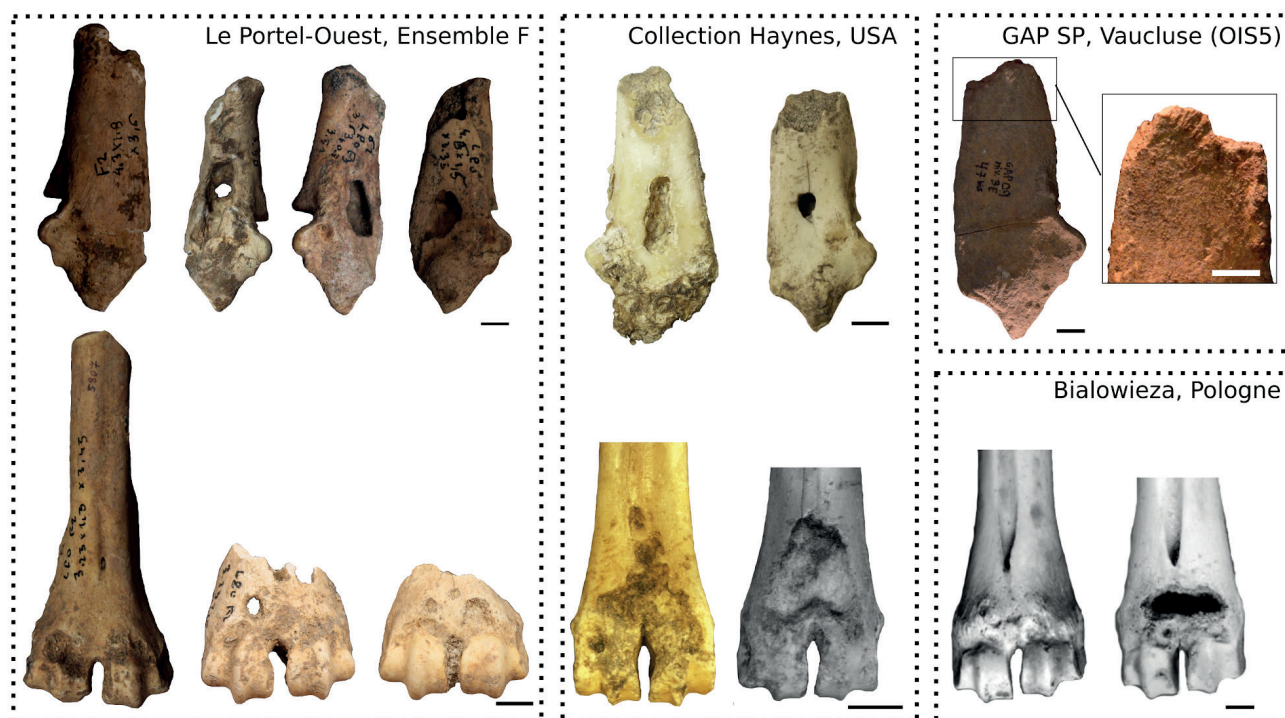


Fig. 3 : Comparaison des morphologies osseuses et traces de consommation du Portel-Ouest ensemble F avec des restes de proies de loups modernes.

Bialowieza d'après Fosse *et al.* 2011, 2012 ; coll. Haynes d'après Prucca (2003) et fossiles (GAP SP, Fourvel inédit) ; échelle : 10 mm. Photographies de l'auteur.

Fig. 3: Comparison of bone morphologies and tooth marks of the Portel-West Level F with prey re-mains of modern wolves. Bialowieza after Fosse et al. 2011, 2012; coll. Haynes after Prucca (2003) and fossils (GAP SP, Fourvel unpublished); scale: 10 mm. Photographs by the author.

Dans 61 % des cas de type 1, on retrouve des traces (perforation et mâchonnement au niveau du *tuber calcanei* et sur la face latérale du calcanéum à hauteur de la zone articulaire ; fig. 3). Le type 2 porte les traces de l'action des carnivores dans 27 % des cas (n = 4). Enfin, le type 3 présentent des traces de manducation dans 28 % des cas.

Il a été montré chez les hyénidés fossiles que l'ostéophagie se caractérise par un fort degré de réduction des os des proies de taille moyenne, se caractérisant par une surreprésentation des éclats diaphysaires aux dépens des extrémités (Fourvel, 2012 ; Fourvel *et al.*, 2012 ; Fourvel & Fosse, 2017). Le matériel du Portel-Ouest ne présente pas les caractéristiques d'une ostéophagie par l'hyène alors que les morphotypes observés semblent comparables aux reliefs alimentaires produits par les loups (fig. 3) : ils sont tout à fait similaire aux registres moderne (Bialowieza, Pologne : Fosse *et al.*, 2011, 2012 ; Amérique du Nord, collection G. Haynes : Prucca, 2003) et fossile (Le Grand Abri aux Puces Salle Principale, Vaucluse, MIS 5 ; Fourvel, 2012).

4.2 - APPROCHE MÉTRIQUE DES TRACES DE DENTS

En guise de test, nous avons concentré notre approche morphométrique des traces sur les perforations (*puncture*) qui ont été sélectionnées pour leur facilité d'identification et de mesure. Ainsi, au Portel-Ouest, l'ensemble des perforations a été mesuré selon un protocole strict (*supra*). Plus de 90 perforations mesurables ont été recensées sur

les restes osseux de renne (tab. 7). Les données métriques acquises ont été confrontées aux données disponibles dans la littérature et considérées comme diagnostiques d'impacts spécifiques (Ours des cavernes : Rabal Garcés, 2013 ; Léopard : Sauqué *et al.*, 2014, 2017 ; Hyènes des cavernes, jaguar européen et loup pléistocène : Fourvel, 2012 ; tab. 7). La projection univariée des valeurs moyennes (accompagnées des écart-types) en fonction de la taille de proie pour chaque espèce prédatrice atteste des difficultés d'identification d'un taxon sur la seule base de la taille des traces (tab. 7, fig. 4). Si on considère uniquement les espèces de taille moyenne, l'échantillon du Portel est comparable à l'échantillon de loup fossile (GAP, Salle Principale : Fourvel, 2012 ; tab. 7). Les traces sont également similaires aux perforations observées sur les proies de taille moyenne dans les repaires d'hyènes. Par ailleurs, bien qu'en moyenne plus grandes, la variabilité de taille des traces du Portel recouvre aussi les traces imputées au léopard fossile (Los Rincones : Sauqué *et al.*, 2014). Enfin, sur les proies de plus grande taille issues des contextes de grotte-repaire (Fouvent et Conives) et de tanière d'ours (Coro Tracito et Artenac I et II) les traces produites par l'ours, l'hyène et le jaguar sont en moyenne plus grandes que celles du Portel (bien que la variabilité de taille des traces produites par ces prédateurs recouvre les traces du Portel).

4.3 - RÉFÉRENTIEL ET ANALYSE MULTIVARIÉE

L'analyse multivariée vise à confronter les données relatives au Portel-Ouest à un ensemble d'échantillons

Site	Carnivore	Taille de proie	Variable	n	Moyenne	Écart-type
Los Rincones	<i>P. pardus</i>	Petite	Diam. min.	207	2,02	1,21
Los Rincones	<i>P. pardus</i>	Petite	Diam. max.	202	2,52	1,42
Los Rincones	<i>P. pardus</i>	Moyenne	Diam. min.	28	2,28	0,82
Los Rincones	<i>P. pardus</i>	Moyenne	Diam. max.	27	3,27	1,24
Los Rincones	<i>P. pardus</i>	Grande	Diam. min.	6	2,18	1,73
Los Rincones	<i>P. pardus</i>	Grande	Diam. max.	6	2,46	1,67
Artenac	<i>P. gombazoensis</i>	Grande	Diam. min.	161	5,78	1,87
Artenac	<i>P. gombazoensis</i>	Grande	Diam. max.	161	7,09	3,03
Fouvent - Conives	<i>C. spelaea</i>	Petite	Diam. min.	7	3,86	1,57
Fouvent - Conives	<i>C. spelaea</i>	Petite	Diam. max.	7	4,86	2,12
Fouvent - Conives	<i>C. spelaea</i>	Moyenne	Diam. min.	40	4,68	2,19
Fouvent - Conives	<i>C. spelaea</i>	Moyenne	Diam. max.	40	6,5	3,48
Fouvent - Conives	<i>C. spelaea</i>	Grande	Diam. min.	38	6,77	3,99
Fouvent - Conives	<i>C. spelaea</i>	Grande	Diam. max.	38	9,29	5,33
GAP SP	<i>C. lupus</i>	Moyenne	Diam. min.	29	4,26	2,21
GAP SP	<i>C. lupus</i>	Moyenne	Diam. max.	29	5,1	2,54
Coro Tracito	<i>U. spelaeus</i>	Grande	Diam. min.	268	6,21	2,07
Coro Tracito	<i>U. spelaeus</i>	Grande	Diam. max.	268	7,82	2,48
Le Portel	-	Moyenne	Diam. min.	94	3,64	1,93
Le Portel	-	Moyenne	Diam. max.	94	4,67	3,15

Tab. 7 : Synthèse des données morphométriques des perforations produites par différents grands carnivores pléistocènes (ours, hyène, loup, léopard, jaguar) en fonction de la classe de taille (petite, moyenne, grande) des proies.

Données issues de Rabal Garcés, 2013 ; Fourvel, 2012 ; Fourvel, inédit ; Sauqué *et al.*, 2014.

*Tab. 7: Synthesis of morphometric data of puncture produced by different large Pleistocene carnivores (bear, hyena, wolf, leopard, jaguar) according to the size class (small, medium, large) of prey. Data from Rabal Garcés, 2013; Fourvel, 2012; Fourvel, unpublished; Sauqué *et al.*, 2014.*

de référence : nous confrontons ici les données fossiles avec un ensemble de données modernes d'origine connue (tabs. 8 & 9). À titre exploratoire, l'ACM du corpus moderne permet de faire plusieurs observations. Seuls les deux premiers axes factoriels sont interprétés ici ; le plan principal représente 23,7 % de la variabilité exprimée par les données (fig. 5). À noter que dans le cadre de l'étude des liaisons générales, l'inertie associée aux premiers axes d'une ACM est souvent plus faible que pour une analyse en composantes principale (Lebart *et al.*, 2006 ; Husson *et al.*, 2009). On constate que les modalités des variables « taille de proie », « excentricité » et « aire » des traces se répartissent dans l'ordre croissant le long de l'axe 1. Il apparaît également que les Canidés appartiennent aux quadrants supérieurs (les individus correspondants ont des coordonnées positives sur l'axe 2), tandis que les hyénidés sont représentés dans les quadrants inférieurs de la projection (coordonnées négatives sur l'axe 2). L'ACM permet d'étudier les relations entre les modalités des différentes variables : deux modalités sont d'autant plus proches qu'elles sont partagées par un nombre important d'individus (Lebart *et al.*, 2006). On note ainsi la proximité entre la modalité « Canis » et les traces présentant une excentricité nulle (circulaires). De même les proies de petites tailles et les traces présentant une faible surface sont plus proches de la modalité « Vulpes » qu'elles ne le sont des autres genres. À l'inverse, les modalités décrivant des traces à l'excentricité marquée et de surface plus importante présentent une importante proximité avec les modalités des hyénidés. Les traces du Portel sont majoritairement

réparties dans les quadrants supérieurs (59 traces) ; moitié moins de traces sont réparties dans le quadrant inférieur (35 traces). Cette répartition présente une proximité avec la modalité « Canis » et celles des hyénidés. Les modalités « os court » et proies de grande taille (« 4 ») se distinguent nettement : elles sont en effet partagées par un faible nombre d'individus.

5 - DISCRIMINER LE RÔLE DES PRÉDATEURS

Dès les premières analyses, Gardeisen a bien identifié une implication significative des canidés, dont le loup, dans la remobilisation secondaire du dépôt osseux mis en place par les communautés moustériennes du Portel (Gardeisen, 1994, 1997). Ces travaux princeps ont démontré la capacité du loup à être éventuellement un prédateur opportuniste, charognard, profitant des reliefs alimentaires abandonnés par d'autres prédateurs (ici humains). Ces travaux ont également suggéré des capacités ostéophagiques au loup qui étaient jusque-là évoquées essentiellement dans le registre moderne (pour les recherches les plus anciennes voir Binford, 1981 ; Haynes, 1981). Le matériel du Portel-Ouest (tant les faunes de carnivores que les restes osseux des proies) atteste de toute la difficulté à identifier un impact spécifique (résultant du rôle d'une espèce en particulier). En effet, comme pour la très large majorité des gisements du Paléolithique moyen, l'assemblage osseux est le fruit de phénomènes biologiques multiples et successifs.

Prédateur	Proie	Classe de taille	Pays	Site	Type	Référence
Renard roux	Ovin-Caprin	Petite	France	Souche n°1	Tanière	Crégut <i>et al.</i> , 2014
Loup	Bison	Grande	Pologne	Bialowieza NP	Site de mise à mort	Fosse <i>et al.</i> , 2004, 2011, 2012 ; Fourvel, 2012
	Cerf	Moyenne	Pologne	Bialowieza NP	Site de mise à mort	
	Cerf	Moyenne	Pologne	Biezscady NP	Site de mise à mort	
Hyène tachetée	Ongulé <i>s.l.</i>	Petite à grande	Djibouti	Yangula Ari	Tanière	Fosse <i>et al.</i> , 2010 ; Fourvel <i>et al.</i> , 2012 ; Fourvel, 2012
	Ongulé <i>s.l.</i>	Petite à grande	Djibouti	Oboley	Tanière	
	Ongulé <i>s.l.</i>	Petite à grande	Djibouti	Hara-Idé	Tanière	
	Ongulé <i>s.l.</i>	Petite à grande	Djibouti	Dumali	Site de mise à mort	
Hyène rayée	Ongulé <i>s.l.</i>	Petite à grande	Djibouti	Datagabou	Tanière	Fosse <i>et al.</i> , 2010 ; Fourvel <i>et al.</i> , 2012 ; Fourvel, 2012
Hyène brune	Springbok	Petite	Namibie	Uniab	Aire de nourrissage	Fosse <i>et al.</i> , 2010 ; Fourvel <i>et al.</i> , 2012 ; Fourvel, 2012
	Oryx	Moyenne	Namibie	Uniab	Aire de nourrissage	

Tab. 8 : Inventaire des ensembles modernes utilisés pour l'analyse multivariée.

Tab. 8: Inventory of modern sets used for multivariate analysis.

Famille	Taille de proie	Type d'os	n	Diam. max. (mm)					Diam. min. (mm)					Excentricité					Surface (mm ²)						
				Moyenne	Écart-type	q ₂₅	q ₅₀	q ₇₅	Moyenne	Écart-type	q ₂₅	q ₅₀	q ₇₅	Moyenne	Écart-type	q ₂₅	q ₅₀	q ₇₅	Moyenne	Écart-type	q ₂₅	q ₅₀	q ₇₅		
Canidae	1 os court	1	7	1,97	0,91	1,25	2,00	2,50	1,56	0,73	1,00	1,40	1,75	0,25	0,43	0,00	0,00	0,43	2,68	2,22	1,18	1,77	3,39		
			22	2,49	0,99	2,00	2,15	3,00	2,18	0,89	1,62	2,00	2,38	0,24	0,33	0,00	0,00	0,54	4,82	4,06	2,55	3,38	6,19		
			36	2,89	1,79	2,00	2,00	3,05	2,39	1,45	1,93	2,00	2,33	0,28	0,36	0,00	0,00	0,67	7,19	11,06	3,14	3,14	7,07		
			1	1,00	-	1,00	1,00	1,00	1,00	-	1,00	1,00	1,00	0,00	-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79	-	0,79	0,79	0,79	
			12	3,51	0,83	3,00	3,80	4,00	2,52	0,81	2,00	2,15	3,00	0,59	0,30	0,55	0,65	0,78	7,15	3,18	5,24	6,28	8,72		
			11	3,50	1,61	2,00	3,50	5,00	2,36	1,03	1,75	2,00	2,75	0,45	0,44	0,00	0,70	0,83	7,23	5,73	3,14	4,71	9,82		
			9	3,28	2,77	2,00	2,00	3,50	2,48	1,07	2,00	2,00	3,00	0,22	0,35	0,00	0,00	0,52	8,25	10,57	3,14	3,14	8,25		
			2	2,00	0,00	2,00	2,00	2,00	2,00	0,00	2,00	2,00	2,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,14	0,00	3,14	3,14	3,14		
			3	4,33	0,58	4,00	4,00	4,50	3,33	0,58	3,00	3,00	3,50	0,49	0,43	0,33	0,66	0,73	11,26	1,63	10,60	11,78	12,17		
			2	2,50	0,71	2,25	2,50	2,75	2,00	0,00	2,00	2,00	2,00	0,37	0,53	0,19	0,37	0,56	3,93	1,11	3,53	3,93	4,32		
			1	6,00	-	6,00	6,00	6,00	6,00	-	6,00	6,00	6,00	0,00	-	0,00	0,00	0,00	28,27	-	28,27	28,27	28,27		
			Hyaenidae	1 os court	1	2	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79	0,00	0,79	0,79	0,79
						20	2,45	1,08	1,88	2,00	3,17	2,31	0,94	1,88	2,00	3,00	0,09	0,23	0,00	0,00	0,00	5,16	3,76	2,80	3,14
16	2,43	1,40				1,00	2,00	3,25	2,22	1,23	1,00	2,00	2,62	0,13	0,29	0,00	0,00	0,00	5,41	5,64	0,79	3,14	6,63		
8	3,74	0,87				3,40	3,75	3,95	2,94	0,50	2,65	2,90	3,18	0,54	0,25	0,52	0,62	0,70	8,87	3,45	7,27	8,84	9,72		
32	3,69	1,96				2,00	3,00	5,00	3,03	1,42	2,00	2,95	3,40	0,29	0,37	0,00	0,00	0,68	10,55	10,65	3,14	6,84	13,90		
95	6,62	3,86				4,00	6,00	8,35	5,19	3,02	3,00	4,00	6,75	0,43	0,33	0,00	0,55	0,70	35,26	51,28	9,42	19,63	43,98		
442	4,68	2,11				3,00	4,30	6,00	3,69	1,49	2,80	3,45	4,57	0,42	0,34	0,00	0,55	0,72	15,64	13,21	7,07	11,78	19,63		
268	4,79	2,30				3,00	4,00	6,00	3,63	1,50	2,70	3,00	4,00	0,46	0,34	0,00	0,60	0,75	15,89	14,33	7,07	10,87	21,25		
177	4,38	2,26				3,00	4,00	5,00	3,48	1,53	2,30	3,00	4,00	0,40	0,34	0,00	0,55	0,70	14,35	14,14	6,28	9,42	19,63		
33	6,23	2,01				5,00	6,00	7,00	5,10	1,48	4,00	5,00	6,00	0,46	0,28	0,35	0,55	0,66	26,92	16,94	15,71	23,56	31,17		
15	6,25	2,75				4,05	6,00	7,65	5,19	2,06	3,90	4,80	6,10	0,34	0,35	0,00	0,34	0,66	29,25	23,65	12,93	26,31	34,56		
123	5,55	2,33				3,80	5,30	7,00	4,53	1,74	3,15	4,20	5,70	0,40	0,32	0,00	0,48	0,68	22,48	16,88	9,35	18,86	30,48		
48	4,72	2,18				3,00	4,00	5,60	4,09	1,77	2,98	3,70	4,85	0,31	0,31	0,00	0,32	0,62	17,84	16,44	7,07	12,57	21,66		
37	5,95	3,22	3,30	5,90	7,30	5,02	2,08	3,00	5,10	6,40	0,31	0,31	0,00	0,36	0,57	28,17	26,63	8,25	27,34	34,02					
78	6,18	3,02	4,00	6,00	8,00	4,89	2,26	3,00	4,15	6,00	0,44	0,34	0,00	0,53	0,75	28,35	26,63	9,47	19,24	42,41					
13	4,47	2,12	3,00	3,50	4,70	3,83	1,86	2,30	3,50	4,30	0,35	0,35	0,00	0,50	0,70	16,13	15,79	6,05	9,62	14,52					
62	7,43	4,24	3,78	6,90	9,45	5,96	3,14	3,45	5,70	7,68	0,36	0,35	0,00	0,36	0,74	44,10	47,40	10,64	32,30	53,37					
13	6,13	3,53	3,70	5,00	7,70	4,15	2,01	2,80	4,00	5,00	0,57	0,34	0,55	0,72	0,82	24,64	26,70	7,85	15,71	25,13					
24	7,31	4,19	4,88	6,35	8,00	5,97	3,96	3,67	5,00	6,50	0,44	0,33	0,00	0,52	0,70	46,14	59,55	11,90	22,78	37,31					
Le Porte	3 os court	3	24	6,13	4,81	3,00	4,00	7,75	4,46	2,69	2,50	3,25	5,00	0,42	0,38	0,00	0,58	0,76	30,63	43,32	6,19	9,52	34,66		
			68	4,15	2,18	2,42	3,75	5,28	3,34	1,53	2,00	3,00	4,05	0,33	0,37	0,00	0,00	0,71	13,07	12,48	3,14	7,85	19,61		
			2	4,75	1,06	4,38	4,75	5,12	4,00	0,00	4,00	4,00	4,00	0,34	0,49	0,17	0,34	0,51	14,92	3,33	13,74	14,92	16,10		
Total			1706	4,94	2,75	3,00	4,00	6,00	3,92	2,02	2,60	3,50	5,00	0,40	0,34	0,00	0,52	0,71	19,10	24,16	6,53	11,78	23,56		

Tab. 9 : Statistique descriptive des données utilisées pour l'ACM : taille de traces de dents, par famille de carnivore et par taille de proie pour le corpus moderne.

Tab. 9: Descriptive statistics of the data used for the MCA: tooth mark size, by carnivore and prey size for the modern dataset.

L'analyse menée ici reflète toute la complexité d'une approche visant à préciser une chaîne trophique fossile. Caractériser les traits paléobiologiques des différentes espèces prédatrices est un enjeu majeur pour la reconnaissance du statut paléocologique des carnivores. Trois espèces présentent d'importantes potentialités modificatrices de l'assemblage primaire d'origine humaine : le loup, le renard et l'hyène.

5.1 - DISCRIMINER LE RÔLE DU LOUP

Il a été montré que le schéma évolutif des loups du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur d'Europe de l'Ouest se caractérise par une gradation progressive de leur taille et de leur robustesse. Ceci se traduit, à partir du stade isotopique 3, par un loup de grande taille, *C. lupus maximus* (Boudadi-Maligne,

2012). La robustesse de *C. lupus maximus* répond à des contraintes environnementales et peut traduire une spécialisation écomorphologique incluant la prédation de proie de grande taille et un comportement ostéophage. Boudadi-Maligne (2012) suggère que la conjonction de traits écosystémiques favorise le développement de ces animaux à la forte stature, évoquant des conditions climatiques rigoureuses et une disponibilité en proie importante. Leonard *et al.* (2007) identifient chez les loups gris de Béringie de la fin du Pléistocène (entre 12 500 et 10 000 BP) une spécialisation à chasser des animaux de grande taille et à consommer des matières dures animales, osseuses. Cet écomorphe se caractérise par la relative robustesse des carnassières. L'analyse phylogénétique (ADN mitochondrial) de ces loups montre de grandes similitudes avec des individus européens (Ukraine et République Tchèque) et ceux de

l'Altaï rapportés à la phase chronologique de *C. lupus maximus*. Dès lors, il n'est pas insensé de considérer que *C. lupus maximus* d'Europe de l'Ouest dispose des mêmes capacités ostéophagiques que la forme de Béringie. De fait, le loup de l'ensemble F du Portel-Ouest, rapporté à cette sous-espèce, semble être un excellent candidat à la consommation (*a minima* secondaire), et dans une moindre partie à l'accumulation, des restes osseux de renne. Le loup du Portel, de forte stature, a pu très largement consommer le matériel osseux et laisser sur celui-ci de nombreuses traces de dents.

5.2 - DISCRIMINER LE RÔLE DU RENARD

Au Portel, le rôle du renard ne peut être clairement établi. Cependant deux faits sont démontrés :

Une part non-négligeable des renards du Portel correspond à une occupation (*a minima* un passage) naturelle supposant un impact sur l'assemblage osseux ;

Au moins un renard a été consommé par d'autres prédateurs et relèvent soit d'un apport externe soit d'une compétition inter- ou intra-spécifique pour l'accès aux ressources, soit d'une consommation *in situ* d'un individu mort naturellement.

L'origine du renard roux au sein de l'ensemble F est naturelle (absence de stries ou d'impact de carnivores, à l'exception d'un unique reste). Le renard est souvent considéré, en contexte anthropique, comme faisant partie du cortège de faune exploité, en particulier au Paléolithique supérieur (Compagnoni *et al.*, 1997 ; Tagliacozzo & Fiore, 1998 ; Vercoutère, 2003). Pourtant, le rôle du renard dans la remobilisation et les prélèvements secondaires d'un assemblage préexistant est évident (Gerde : Clot, 1980, 1987 ; Payre D et F : Moncel *et al.*, 1993 ; Combe Saunière : Castel, 1999). L'absence de traces d'origine anthropique et la distribution squelettique signant des animaux sub-entiers, distingue la population du Portel des ensembles où le renard est exploité par les groupes humains (e.g., renards exploités des niveaux A3-A4 à la transition Paléolithique moyen et Paléolithique supérieur, de la grotte de Fumane en Italie in Tagliacozzo *et al.*, 2013, de l'Aurignacien de La Quina Aval, Charente in Mallye *et al.*, 2013, de la couche 7 de Roc-de-Combe, Lot in Soulier & Mallye, 2012). La structure de la population du Portel se distingue également des renards pléistocènes de Combe-Saunière (Dordogne ; Castel, 1999) ou celle de la grotte Carrière à Gerde (Hautes-Pyrénées ; Clot, 1980, 1987) pour lesquelles la présence de nombreux juvéniles apparaît comme caractéristique d'une occupation pérenne. En outre, les recherches actualistes montrent la capacité du renard à produire (ou modifier) d'importants ensembles osseux comprenant, outre de la mésofaune, des restes de proies de taille moyenne (Cacères & Nadal, 2009 ; Cacères *et al.*, 2011 ; Krajcarz & Krajcarz, 2014 ; Yravedra *et al.*, 2014 ; Arilla *et al.*, 2018). Si l'incidence réelle du renard sur la remobilisation (chapidage) du stock osseux préexistant doit être l'objet d'une analyse plus fine encore, la présence de ce canidé dans l'ensemble F

du Portel est probablement le résultat d'une occupation ponctuelle avec passage récurrent d'animaux adultes.

5.3 - DISCRIMINER LE RÔLE DE L'HYÈNE

La présence des hyènes dans l'ensemble F du Portel est caractérisée par la dominance des adultes et l'absence de coprolithes (*supra*), suggérant *a priori* un passage épisodique et une implication taphonomique marginale. Si les critères d'identification du repaire d'hyène sont pour la plupart discutables (Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2010 ; Discamps, 2011 ; Fourvel, 2012), certains aspects permettent d'éliminer la possibilité d'un repaire dans l'ensemble F. Un premier élément porte sur la rareté des juvéniles. Les juvéniles sont en effet communs, voir même abondants, dans les grottes-repaires (e.g., Bourdette : Discamps *et al.*, 2012 ; Cassenade : Discamps *et al.*, 2019 ; Fouvent : Fourvel *et al.*, 2014a ; Conives : Fourvel & Fosse, 2017). Au Portel, Gardeisen observe une importante part des juvéniles dans les couches B, C et D et suggère une occupation de type repaire (Gardeisen, 1994, 1997). A contrario, la présence majoritaire d'individus adultes dans l'ensemble F apparaît comme un signal de passages épisodiques, ponctuels, et non pas d'occupation pérenne. Ce type de population est régulièrement observé dans des sites à ours (Réseau Salomé : Fourvel *et al.*, 2017) ou des gisements où un rôle important du loup est suspecté (Grand Abri aux Puces : Slimak *et al.*, 2010 ; Fourvel, 2012 ; Fourvel *et al.*, 2014b ; Abri des Pêcheurs : Daujeard, 2008 ; Daujeard *et al.*, 2019 ; Moncel *et al.*, 2008). Un autre aspect concerne l'absence de coprolithes. Les déjections fossilisées sont généralement un signal fort d'une occupation *a minima* récurrente. Qu'il s'agisse de gisements pléistocènes ou de repaires modernes, les fèces sont des composantes systématiquement mises au jour (Fosse, 1994 ; Fosse *et al.*, 2010 ; Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2010 ; Fourvel, 2012). Or, aucun coprolithe n'a été collecté dans l'ensemble F du Portel-Ouest au contraire de la couche B où le rôle de l'hyène est significativement plus important.

5.4 - L'APPORT DE L'ÉTUDE TRACÉOLOGIQUE ET DES MORPHOTYPES

Il est de plus en plus courant de voir apparaître dans la littérature, que le ratio nombre moyen de traces de dents par os est considéré comme un élément discriminant de l'impact spécifique (voir entre autres Sauqué *et al.*, 2017). Au Portel, le nombre moyen de traces par os est de 2. Ce taux sensiblement comparable chez les félinés : on atteint rarement plus de 10 traces par éléments chez les léopards pléistocènes (Sauqué *et al.*, 2017 ; Sauqué & Sanchis, 2017). À Raco del Duc, Espagne, site décrit comme une tanière de léopard, le taux moyen est de 2 (Sauqué *et al.*, 2017, Sauqué & Sanchis, 2017). Ce taux est relativement similaire chez d'autres félinés comme les lions actuels (Gidna *et al.*, 2013). À l'inverse, chez l'Hyène, l'ostéophagie est telle que l'on observe une plus grande abondance du nombre de trace par os, pouvant

dépasser les 40 traces par pièce (Selvaggio, 1994 ; Domínguez-Rodrigo & Pickering, 2010). Cependant, considérant les seuls repaires d'hyène des cavernes, ce taux est finalement sensiblement comparable aux données des félins ou du Portel, voir même moindre. À Fouvent ce taux est 1,3 (Fourvel *et al.* 2014) ; à Conives, il est 1,3 pour les espèces de taille moyenne et de 1,5 pour l'ensemble des ongulés (Fourvel & Fosse, 2017). Ce faisant, le nombre de traces par os ne semble pas apparaître comme un critère significatif. De plus, s'il apparaît que les os digérés sont absents des tanières de léopards (Sauqué *et al.*, 2017 ; Sauqué & Sanchis, 2017), se pose la question de leur importance dans les sites à canidés ; pour rappel 16 % de restes de rennes du Portel consommés sont digérés (essentiellement des os courts).

Au Grand Abri aux Puces, la Salle Principale, reconnue comme tanière de loup, les os digérés (n = 19) représentent 17 % des os consommés (n = 111) toute espèce confondu (soit environ 1 % du NRT ; NRT = 1925 ; Slimak *et al.*, 2010 ; Fourvel *et al.*, 2014 ; Fosse *et al.*, 2019) et 14 % des restes dévorés des espèces de taille moyenne et 1,4 % du NRT de ces mêmes proies. À Llonin Level VIII (Espagne) où l'action de canidés (loup et dhole) et félidés (léopard) est discuté, les os digérés représentent 20 % des restes consommés des chamois, bouquetins et cerfs et 3,3 % du NRT de ces espèces (Sanchis *et al.*, 2019). Si seules les espèces de taille moyenne (bouquetin et cerf) sont considérées, ce taux passe alors à 29 % des os consommés et 4,5 % du NRT.

Chez l'Hyène des cavernes, ce taux est souvent plus faible si on ne considère que les espèces de taille moyenne. Ainsi, à Conives, les os digérés des ongulés de taille moyenne représentent seulement 3 % des restes (Fourvel & Fosse, 2017). À Lunel-Viel I, seul 42 restes de cerfs digérés ont été identifiés sur un total de 3500 pièces, soit seulement 1,2 % (Fosse *et al.*, 2012). Ceci est généralement le fait du faible taux de représentation de ces taxons dans les sites à hyène du Pléistocène supérieur – par exemple : 11 % des ongulés à Conives (Fourvel & Fosse, 2017), 1,5 % à Camiac et 15 % à la Chauverie (Discamps, 2011) – au contraire des espèces de plus grande taille (cheval, boviné, rhinocéros). Il peut être aussi le reflet de la seule prise en compte des restes déterminés (par exemple à Bourdette les os digérés ne représentent que 5 % du matériel faunique, hors ours, de ce repaire d'hyène ; Discamps *et al.*, 2012). Ainsi, le taux d'os digéré augmente très largement dès lors que les taxons de grande taille sont considérés ainsi que l'ensemble du matériel osseux : 8 % du matériel de Cassenade (Discamps *et al.*, 2019), 42 % et 28 % dans les différents ensembles de la Chauverie (Discamps, 2011), à Fouvent près de 80 % des os consommés sont digérés, soit près de 10 % du NRT (Fourvel *et al.*, 2014).

Seule la confrontation avec les reliefs alimentaires produits par d'autres prédateurs permet d'apporter une valeur spécifique à ces morphotypes. Au Portel-Ouest, nous avons pu montrer que les morphotypes osseux étaient comparables en morphologie aux reliefs alimentaires produits par les loups modernes et fossiles. Il existe de nombreux travaux visant à décrire les

séquences de réduction osseuse (e.g., Castel, 2004 ; Campmas & Beauval, 2008 ; Fourvel, 2012). Si, dans le principe, la réduction osseuse reste similaire quel que soit le prédateur, partant d'un os complet et allant vers le degré de réduction le plus important, il a aussi été montré qu'il existe une corrélation forte entre la représentation d'un morphotype spécifique, le prédateur et le contexte écosystémique dans lequel il s'inscrit (Fosse *et al.*, 2011 ; Fourvel *et al.*, 2012 ; Fourvel & Mwebi, 2011 ; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2015). Au Portel, l'analyse comparative des morphotypes semble exclure le rôle de l'hyène au profit d'un signal « loup » bien plus fort. Ceci est essentiellement le résultat de la relation entre le degré d'ostéophagie d'un prédateur et la taille relative de sa proie. Dans le cas de l'hyène, les proies de taille moyenne sont rares et l'ostéophagie est si forte que les os longs sont essentiellement représentés, dans les gisements du MIS 3, par des éclats diaphysaires (Fourvel, 2012 ; Fourvel *et al.*, 2012). À l'inverse, chez le léopard fossile, les os sont assez peu réduits et même le plus souvent complets (Sauqué *et al.*, 2014, 2017). Concernant les loups fossiles, les données sont plus rares, leur signature taphonomique n'étant pas encore clairement reconnue, mais les restes du Portel présentent des similitudes avec le matériel du Grand Abri aux Puces (Salle Principale) imputé au loup.

À l'issue de la présentation des données taphonomiques propres aux traces de dents (typologie, quantification, mesure) et aux morphotypes osseux, nous avons produit une analyse statistique multivariée visant à identifier la signature du loup du Portel à partir d'un ensemble de données de comparaison mêlant ces aspects quantitatifs et qualitatifs. Sans pour autant pouvoir attribuer spécifiquement chaque pièce marquée du Portel à un prédateur en particulier, nous avons pu enregistrer une double proximité de ce matériel avec la modalité « *Canis* » et celles des Hyénidés. Ceci est tout à fait conforme aux aspects paléobiologiques évoqués, à savoir un loup de forte taille aux capacités ostéophages importantes et la présence de l'hyène des cavernes pour laquelle on peut envisager une implication (même marginale).

La taphonomie statistique s'est essentiellement développée au cours des années 1990 (Domínguez-Rodrigo, 1997 ; Arribas & Palmqvist, 1998) et trouve son essor à partir des années 2000 (Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2002 ; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2015). Cette approche affine notre perception des ensembles fossiles et tend à limiter les biais interprétatifs dès lors qu'elle est mise en œuvre avec prudence et parcimonie. Au regard de la diversité des approches statistiques appliquées à la taphonomie, il reste néanmoins difficile de confronter les résultats d'une analyse à l'autre. De plus, nombre de ces recherches se concentrent sur un aspect unique de la taphonomie (e.g. morphométrie des traces de dents par apprentissage statistique ou utilisation de l'analyse discriminante linéaire ; Yravedra *et al.*, 2019 ; Arriaza *et al.*, 2019). L'analyse développée (ACM) sur le matériel du Portel cherche à intégrer toute la diversité des données contextuelles composant nos ensembles osseux (prédateurs, proies, taille des traces, éléments

squelettique) et ce afin de proposer une approche prenant en compte toute la complexité de nos assemblages. La poursuite de nos recherches en ce sens tendra alors à développer et préciser ces modèles pour mieux identifier le statut paléocologique des espèces prédatrices dans les contextes Paléolithiques.

6 - CONCLUSIONS

Nous avons cherché à restituer toute la complexité d'une chaîne trophique, celle-ci intégrant bien plus qu'un unique agent. Si certains aspects se doivent d'être précisés par le développement de nouveaux travaux (notamment sur le rôle du renard), la présente étude aura montré toutes les difficultés à restituer la part de chacun dans la mise en place-remobilisation de l'accumulation osseuse.

Cette étude montre ainsi tout l'intérêt de reprendre les recherches taphonomiques sur le rôle des carnivores (canidés en particulier), leur signature taphonomique mais aussi leurs traits comportementaux comme prédateur primaire ou comme prédateur opportuniste, remobilisant secondairement un assemblage préexistant. Ainsi, il a pu être démontré que le loup, présentant des capacités ostéophagiques non-négligeables, peut interagir avec un stock osseux préexistant, le modifier et le remanier (et peut être même potentiellement à l'origine de la dynamique dépositionnelle, accumulateur). Au Portel, notre étude a montré que l'implication du loup sur la consommation (et la remobilisation) d'une des proies les plus communes (le renne) est plus importante. Si l'on envisage alors le loup comme prédateur secondaire, on se doit alors de considérer une perte d'information résultant de la remobilisation de l'assemblage anthropique. De fait, on peut faire l'hypothèse d'un ensemble osseux anthropique présentant tous les aspects de ce que l'on peut qualifier d'un biais biologique résultant de l'action de collecteur secondaire. Par ailleurs, si on envisage un rôle primaire (chasseur et accumulateur) au loup (celui-ci ne pouvant être complètement exclu), dans ce cas alors, l'ensemble F mélangerait les signaux de deux prédateurs distincts : le Loup et l'Homme.

Au Portel-Ouest, si l'origine anthropique de l'ensemble F ne fait aucun doute, l'implication des canidés a été sous-estimée. À l'issue de ce travail, il est apparu que le rôle des canidés est plus important que suspecté jusqu'alors. À la lumière de ces faits, nous devons envisager une nouvelle approche, un nouveau regard sur l'implication des grands canidés (loup en particulier) sur les modalités d'occupation des territoires au Paléolithique, et du milieu karstique en particulier (occupation, accumulation).

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent ici à remercier l'ensemble de l'équipe de CERP-Tautavel pour l'accueil qu'elle nous a réservé et les nombreuses facilités d'accès aux collections. Nous souhaitons par ailleurs remercier Camille Daujeard ainsi qu'un rapporteur anonyme pour leur travail de relecture qui aura permis d'améliorer significativement cette contribution.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRÉS M., GIDNA A., YRAVEDRA J. & DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., 2012 - A study of dimensional differences of tooth marks (pits and scores) on bones modified by small and large carnivores. *Archaeological and Anthropological Sciences*, **4**, 209-219.
- ARGANT A., 1991 - *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Documents des laboratoires de géologie, **115**, Université Claude-Bernard, Centre des sciences de la terre, Villeurbanne, 300 p.
- ARGANT A., 2010 - Carnivores (Canidae, Felidae et Ursidae) de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, **29** (2), 495-601.
- ARILLA M., ROSELL J. & BLASCO R., 2018 - Contributing to characterise wild predator behaviour: consumption pattern, spatial distribution and bone damage on ungulate carcasses consumed by red fox (*Vulpes vulpes*). *Archaeological and Anthropological Sciences*, **11**, 2271-2291.
- ARILLA M., RUFÀ A., ROSELL J. & BLASCO R., 2020 - Small carnivores' cave-dwelling : neo-taphonomic study of a badger (*Meles meles*) sett and its archaeological implications. *Historical Biology*, **32** (7), 951-965.
- ARRIAZA M.C., ARAMENDI J., MATÉ-GONZÁLEZ M.Á., YRAVEDRA J. & STRATFORD D., 2019 - Characterising leopard as taphonomic agent through the use of micro-photogrammetric reconstruction of tooth marks and pit to score ratio. *Historical Biology*, **33** (2), 176-185.
- ARRIBAS A. & PALMQVIST P., 1998 - Taphonomy and Pleistocene ecology of an Assemblage of Large Mammals: Pleistocene Site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios*, **31** (3), 3-47.
- CAMPAS E. & BEAUVAL C., 2008 - Consommation osseuse des carnivores : résultats de l'étude de l'exploitation de carcasses de boeufs (*Bos taurus*) par des loups captifs. *Annales de Paléontologie*, **94**, 3, 167-186.
- BACHE S.M. & WICKHAM H., 2014 - *magrittr: A Forward-Pipe Operator for R*. Package R v.1.5. URL : <https://CRAN.R-project.org/package=magrittr>.
- BALLÉSIO R., 1979 - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les carnivores (*Mammalia, Carnivora*). I. Canidae et Hyaenidae. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, **17**, 25-55.
- BAUMANN C., BOCHERENS H., DRUCKER D.G. & CONARD N.J., 2020 - Fox dietary ecology as a tracer of human impact on Pleistocene ecosystems. *PLoS ONE*, **15**(7) : e0235692. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235692>
- BECAM G. & CHEVALIER T., 2019 - Neandertal features of the deciduous and permanent teeth from Portel-Ouest Cave (Ariège, France). *American Journal of Physical Anthropology*, **168**, 45-69.
- BERTRAND B., 1999 - Les Néandertaliens du midi-méditerranéen de la France. La Crozade, Le Portel, Pié-Lombard. Mémoire de D.E.A., Institut de Paléontologie Humaine, Paris, 97 p.
- BINFORD L.R., 1981 - *Bones: ancient men and modern myths*, Academic Press, New York, 320 p.
- BINFORD L.R., 1988 - Étude taphonomique des restes fauniques de la Grotte Vaufrey, couche viii. In K. Valoch (éd.). La grotte Vaufrey. Paléoenvironnement – Chronologie – Activités humaines. *Mémoires de la Société Préhistorique Française*, **19**, 535-563.
- BLASCO SANCHO F. 1995 - Hombres, fieras y presas: estudio arqueozoológico y tafonómico del yacimiento del Paleolítico Medio de la Cueva de Gabasa 1 (Huesca). *Monografías Arqueológicas*, **38**, 205 p.
- BONIFAY M.-F., 1971 - Carnivores Quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoire du Muséum National d'Histoire naturelle*, **21**, Éditions du Muséum, Paris, 377 p.

- BOUDADI-MALIGNE M., 2010** - *Les Canis pléistocènes du Sud de la France : approche biosystématique, évolutive et biochronologique*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux I, 451 p.
- BOUDADI-MALIGNE, M. 2012** - Une nouvelle sous-espèce de loup (*Canis lupus maximus* nov. subsp.) dans le Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Comptes Rendus Palevol*, **11** (7), 475-484.
- BRAIN C.K., 1981** - *The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago, 376 p.
- BREUIL A., JAMES L. & JEANNEL R., 1908** - Les dernières peintures découvertes dans la grotte du Portel (Ariège). *Comptes rendus hebdomadaires de l'académie des sciences*, 146, 1166-1168.
- BRUGAL J.-P., 1981** - Balaruc VII (Sète, Hérault). Un nouveau remplissage de fissure de la fin du Pléistocène moyen. *Quaternaria Rome*, **23**, 99-141.
- BRUGAL J.-P. & BOUDADI-MALIGNE M., 2011** - Quaternary small to large canids in Europe: taxonomic status and biochronological contribution. *Quaternary International*, **243**, 171-182.
- BRUGAL J.-P., FOURVEL J.-B. & FOSSE P., 2017** - Premières observations sur les guildes de carnivores de la grotte de l'Observatoire (Principauté de Monaco). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **57**, 47-60.
- BUNGE M., 1981** - Analogy between systems. *International Journal of General Systems*, **7**, 221-223.
- CACÉRES I. & NADAL, 2009** - Disarticulation and dispersal processes of cervid carcass at the Bosque de Riofrío (Segovia, Spain). *Journal of Taphonomy*, **7** (2-3), 129-141.
- CACÉRES I., ESTEBAN-NADAL M., BENNÀSAR M. & FERNÁNDEZ-JALVO Y., 2011** - Was it the deer or the fox? *Journal of Archaeological Science*, **38**, 2767-2774.
- CAMPAS É. & BEAUVAL C., 2008** - Consommation osseuse des carnivores : résultats de l'étude de l'exploitation de carcasses de boeufs (*Bos taurus*) par des loups captifs. *Annales de Paléontologie*, **94**, 167-186.
- CASTAÑOS J., CASTAÑOS P. & MURELAGA X., 2017** - Imanolen Arrobia: a new Late Pleistocene carnivore den from the north of the Iberian peninsula (Deba, Spain). *Ameghiniana*, **54** (4), 370-389.
- CASTEL J.-C., 1999** - Le rôle des petits carnivores dans la constitution et l'évolution des ensembles archéologiques du Paléolithique supérieur. L'exemple du Solutrén de Combe Saunière, Dordogne, France. *Anthropozoologica*, **29**, 33-54.
- CASTEL J.-C., 2004** - L'influence des canidés sur la formation des ensembles archéologiques. Caractérisation des destructions dues au loup. *Revue de Paléobiologie*, **23** (2), 675-693.
- CASTEL J.-C., COUMONT M.-P., BOUDADI-MALIGNE M. & PRUCCA A., 2010** - Rôle et origine des grands carnivores dans les accumulations naturelles. Le cas des loups (*Canis lupus*) de l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France). *Revue de Paléobiologie*, **29** (2), 409-423.
- CASTEL J.-C., MALLYE J.-B. & OPLIGER J., 2011** - Les petits carnivores dans leurs abris temporaires : choix des espèces et caractéristiques taphonomiques. Implications pour l'archéologie. In V. Laroulandie, J.-B. Mallye, C. Denys (éds.), *Taphonomie des Petits Vertébrés: Référentiels et Transferts aux Fossiles, Actes de la Table Ronde du RTP Taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009*. BAR International Series, **2269**, Archaeopress, Oxford, 77-91.
- CLOT A., 1980** - *La grotte de la Carrière (Gerde, Htes Pyrénées). Stratigraphie et Paléontologie des Carnivores*. Thèse de doctorat, Université Toulouse 3 Paul Sabatier, Toulouse, 239 et 263 p.
- CLOT A. (éd.), 1987** - *La grotte de Gerde (Hautes-Pyrénées), site préhistorique et paléontologique*. Société Ramond, Bagnères-de-Bigorre, 210 p.
- COMPAGNONI B., CURCI A. & TAGLIACOZZO A., 1997** - Exploitation of the Fox in the Epigravettian Levels of Grotta Romanelli (Apulia, Italy). *Anthropozoologica*, **25-26**, 319-328.
- CRÉGUT-BONNOURE É., ARGANT J., BAILON S., BOULBES N., BOUVILLE C., BUISSON-CATIL J., DEBARD É., DESCLAUX E., FIETZKE J., FOURVEL J.-B., FRÈRE-BEAU N., KUNTZ D., KRZEPKOWSKA J., LAUDET F., LACHENAL T., LATEUR N., MANZANO A., MARCISZAK A., MARGARIT X., MOURER-CHAUVIRÉ C., OPLIGER J., ROGER T., TEACHER A.G.F. & THINON M., 2014** - The karst of the Vaucluse, an exceptional record for the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late-glacial period palaeoenvironment of south-eastern France. *Quaternary International*, **339-340**, 41-61.
- DAUJEARD C., 2008** - *Exploitation du milieu animal par les Néandertaliens dans le Sud-Est de la France*. Thèse de Doctorat, Université Lumière Lyon 2, Lyon, 935 p.
- DAUJEARD C. (éd.), 2018** - *La Grotte des Barasses II (Balazuc, Ardèche) : entre Néandertaliens, bouquetins et carnivores... Des occupations du Pléistocène supérieur en moyenne vallée de l'Ardèche*. DARA, **46**, Alpara, MOM Éditions, Lyon, 210 p.
- DAUJEARD C., BRUGAL J.-P., MONCEL M.-H., FERNANDES P., DELVIGNE V., LAFARGE A., LE PAPE J.-M. & RAYNAL J.-P., 2019** - Neanderthals, carnivores and caprines in two Upper Pleistocene sites of south-eastern France. In L. Gourichon, C. Daujeard, J.-P. Brugal (éds.), *Hommes et Caprinés : de la montagne à la steppe, de la chasse à l'élevage. Actes des xxxix^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, octobre 2018*, Éditions APDCA, 115-137.
- DELANEY-RIVERA C., PLUMMER T.W., HODGSON J.A., FORREST F., HERTEL F. & OLIVER J.S., 2009** - Pits and pitfalls: taxonomic variability and patterning in tooth mark dimensions. *Journal of Archaeological Science*, **36** (11), 2597-2608.
- DESCOMBES J.-C., 1980** - *La première faune rissienne de la basse vallée de la Seine. Implications biostratigraphiques et paléoécologiques*. Thèse de doctorat, Université de Poitiers, 206 p.
- DIEDRICH C.G., 2006** - By ice age spotted hyenas removed, cracked, nibbled and chewed skeleton remains of *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) from the Lower Weichselian (Upper Pleistocene) freeland prey deposit site Bad Wildungen-Biedensteg (Hessia, NW Germany). *Journal of Taphonomy*, **4**, 173-206.
- DIEDRICH C.G., 2017** - Late Pleistocene hyena skeleton remains of a communal/prey depot cave den in the Bohemian Mountains (Czech Republic) - its osteology, taphonomy and palaeoecology. *Acta Zoologica*, **98**, 66-93.
- DIEDRICH C. & ZÁK K., 2006** - Prey deposits and den sites of the Upper Pleistocene hyena *Crocota crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823) in horizontal and vertical caves of the Bohemian Karst (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, **81** (4), 237-276.
- DISCAMPS E., 2011** - *Hommes et Hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : éléments pour un cadre paléoécologique des sociétés Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux I, Pessac, 438 p.
- DISCAMPS E., BOUDADI-MALIGNE M., CHAGNEAU J., ARMAND D., GUADELLI J.-L. & LENOIR M., 2012** - Ours, hommes, hyènes : qui a occupé la grotte de Bourdette (Sainte-Colombe-en-Bruilhois, Lot-et-Garonne, France) ? *Paléo*, **23**, 117-136.
- DISCAMPS E., BACHELLERIE F., BAILLET M. & SITZIA, L. 2019** - The use of spatial taphonomy for interpreting pleistocene palimpsests: an interdisciplinary approach to the châtelperronian and carnivore occupations at Cassenade (Dordogne, France). *PaleoAnthropology*, **2019**, 362-388
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., 1997** - Meat-eating by early hominids at the FLK 22 Zinjanthropus site, Olduvai Gorge (Tanzania), an experimental approach using cut-mark data. *Journal of Human Evolution*, **33**, 669-690.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., & PIQUERAS A., 2003** - The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. *Journal of Archaeological Science*, **30** (11), 1385-1391.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M. & PICKERING T.R., 2010** - A multivariate approach for discriminating bone accumulation created by spotted Hyenas and Leopards: harnessing actualistic data from east and southern Africa. *Journal of Taphonomy*, **8** (2-3), 155-179.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., DE LA TORRE I., DE LUQUE L., ALCALÁ L., MORA R., SERRALLONGA J. & MEDINA V., 2002** - The ST Site Complex at Peninj, West Lake Natron, Tanzania: Implications for Early Hominid Behavioural Models. *Journal of Archaeological Science*, **29**, 639-665.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., YRAVEDRA J., ORGANISTA E., GIDNA A., FOURVEL J.-B. & BAQUEDANO E., 2015** - A new methodological approach to the taphonomic study of paleontological and archaeological faunal assemblages: a preliminary case study from Olduvai Gorge (Tanzania). *Journal of Archaeological Science*, **59**, 35-53.
- FOSSE P., 1994** - *Taphonomie Paléolithique : Les grands mammifères de Soleilhac (Haute-Loire) et de Lunel-Viel 1 (Hérault)*. Thèse de doctorat, Université de Provence Aix-Marseille I, Marseille, 257 p.
- FOSSE P., LAUDET F., SELVA N. & WAJRAK A., 2004** - Premières observations néotaphonomiques sur des assemblages osseux de Białowieza (N.-E. Pologne) : intérêts pour les gisements pléistocènes d'Europe. *Paléo*, **16**, 91-115.
- FOSSE P., AVERY G., FOURVEL J.-B., LESUR J., MONCHOT H., BRUGAL J.-P. & HORWITZ L K., 2010** - Los cubiles de hiena actuales : síntesis crítica de sus características tafonómicas a partir de yacimientos excavados de los datos publicados. In E. Baquenado, J. Rosell & M.C Arriaza (eds.), *Actas de la Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los*

- yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica. Zona Arqueológica, 13, Museo Arqueológico Regional, Madrid, 108-117.
- FOSSE P., AVERY G., SELVA N., SMETANA W., OKARMA H., WAJRAK A., FOURVEL J.-B. & MADELAINE S., 2011** - Taphonomie comparée des os longs d'ongulés dévorés par les grands prédateurs modernes d'Europe et d'Afrique (*C. lupus*, *P. brunnea*). In J.-P. Brugal, A. Gardeisen, A. Zucker (éds.), *Prédateur dans tous leurs états. Évolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. Actes des XXXI^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*. Éditions APDCA, Antibes, 127-156.
- FOSSE P., SELVA N., FOURVEL J.-B., MADELAINE S., NADALZ M.-E., CÁCERES I., YRAVEDRA J., BRUGAL J.-P., PRUCCA A. & HAYNES G., 2012** - Bone Modification by Modern Wolf (*Canis lupus*): A Taphonomic Study From their Natural Feeding Places. *Journal of Taphonomy*, 10 (3-4), 197-217.
- FOSSE P., FOURVEL J.-B., LATEUR N., MADELAINE S. & MAGNIEZ P., 2019** - La grotte de Soulabé (Ariège, France) : une association bouquetin-léopard ? Considérations taphonomiques sur la prédation des caprinés par les carnivores au Pléistocène. In L. Gourichon, C. Daujeard, J.-P. Brugal (éds.), *Hommes et Caprinés : de la montagne à la steppe, de la chasse à l'élevage. Actes des XXXIX^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, octobre 2018, Antibes*, Éditions APDCA, Antibes, 17-41.
- FOURVEL J.-B., 2012** - Hyéniés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leurs assemblages osseux. Thèse de Doctorat, Université Toulouse 2 Le Mirail, Toulouse, 597 p.
- FOURVEL J.-B. & MWEBI O., 2011** - Hyenas' level of dependence on livestock in pastoralist areas in the Republic of Djibouti and Kenya: relation between prey availability and bone consumption sequence. In J.-P. Brugal, A. Gardeisen, A. Zucker (éds.), *Prédateur dans tous leurs états. Évolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXI^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*, Éditions APDCA, Antibes, 351-370.
- FOURVEL J.-B. & FOSSE P., 2017** - Conives (Indres, France) : Un nouvel exemple de repaire d'hyène du Pléistocène supérieur. *Quaternaire*, 28 (4), 455-469.
- FOURVEL J.-B., FOSSE P., BRUGAL J.-P., TOURNEPICHE J.-F. & CRÉGUT-BONNOURE É., 2012** - Consumption of Ungulate Long Bones by Pleistocene Hyaenas : a Comparative Study. *Journal of Taphonomy*, 10 (3-4), 239-263.
- FOURVEL J.-B., FOSSE P., FERNANDEZ P. & ANTOINE P.-O., 2014a** - La grotte de Fouvent, dit l'Abri Cuvier (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France) : analyse taphonomique d'un repaire d'hyènes du Pléistocène supérieur (OIS3). *Paléo*, 25, 79-99.
- FOURVEL J.-B., FOSSE P., BRUGAL J.-P., CRÉGUT-BONNOURE É., SLIMAK L. & TOURNEPICHE J.-F., 2014b** - Characterization of bear remains consumption by Pleistocene large carnivores (Felidae, Hyaenidae, Canidae). *Quaternary International*, 339-340, 232-244.
- FOURVEL J.-B., FOSSE P. & AVERY G., 2015** - Spotted, striped or brown? Taphonomical studies of eastern and southern African extant hyena dens. *Quaternary International*, 369, 38-50.
- FOURVEL J.-B., PHILIPPE M., ARGANT J. & LATEUR N., 2017** - Le Réseau Salomé (Vallon-Pont-d'Arc, Ardèche, France) : un nouvel exemple de compétition et d'interactions interspécifiques (Ours, Hyène). *Paléo*, 28, 1-26.
- FREREBEAU N., 2019** - *khroma: Colour Schemes for Scientific Data Visualization*. Package R v.1.3.0., <https://cran.r-project.org/package=khroma>.
- GARDEISEN A., 1994** - *Restes fauniques et stratégies de chasse dans le Pléistocène supérieur de la grotte ouest du Portel (Ariège, France)*. Thèse de doctorat, Université Montpellier III, Montpellier, 484 p.
- GARDEISEN A., 1997** - La grotte ouest du Portel, Ariège, France : Restes fauniques et stratégies de chasse dans le Pléistocène pyrénéen. *British Archaeological Reports International Series*, 673, British Archaeological Reports, Oxford, 352 p.
- GARDEISEN A., 1999** - Middle Palaeolithic subsistence in the west cave of «Le Portel» (Pyrénées, France). *Journal of Archaeological Science*, 26, 1145-1158.
- GIDNA A., YRAVEDRA J., DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., 2013** - A cautionary note on the use of captive carnivores to model wild predator behavior: a comparison of bone modification patterns on long bones by captive and wild lions. *Journal of Archaeological Science*, 40, 1903-1910.
- HAYNES G., 1981** - *Bone modification and skeletal disturbances by natural agencies: studies in North America*. Thèse de doctorat, Catholic University of America, Washington, 527 p.
- HUSSON F., LÊ S. & PAGÈS J., 2009** - *Analyse de données avec R*. Presses Universitaires de Rennes, Rennes, 240 p.
- JEANNEL R., 1908** - Sur la découverte, dans la grotte du Portel, de peintures paléolithiques représentant l'Homme et des Animaux. *Comptes rendus hebdomadaires de l'Académie des Sciences*, 146, 654-656.
- KRAJCARZ M. & KRAJCARZ M. T., 2014** - The red fox (*Vulpes vulpes*) as an accumulator of bones in cave-like environments. *International Journal of Osteoarchaeology*, 24, 459-475.
- KRUUK H., 1972** - *The spotted hyena: a study of predation and social behavior*. Chicago University Press, Chicago, 335 p.
- KRUUK H., 1976** - Feeding and social behaviour of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris* Desmarest). *African Journal of Ecology*, 14, 91-111.
- KUHN B.F., 2011** - *Hyaenids: Taphonomy and Implications for the Palaeoenvironment*. Cambridge Scholars Publishing, Cambridge, 215 p.
- KUHN B.F., BERGER L.R. & SKINNER J.D., 2010** - Examining criteria for identifying and differentiating fossil faunal assemblages accumulated by hyenas and hominins using extant hyenid accumulations. *International Journal of Osteoarchaeology*, 20 (1), 15-35.
- LANDRY J.-M., 2017** - *Le Loup*. Delachaux et Niestlé, Paris, 368 p.
- LÊ S., JOSSE J. & HUSSON F., 2008** - FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25 (1), 1-18.
- LEBART L., PIRON M. & MORINEAU A., 2006** - *Statistique exploratoire multidimensionnelle : visualisation et inférence en fouilles de données*. Dunod, Paris, 464 p.
- LEONARD J.A., VILÀ C., FOX-DOBBS K., KOCH P.L., WAYNE R.K. & VAN VALKENBURGH B., 2007** - Megafaunal extinctions and the disappearance of a specialized wolf ecomorph. *Current Biology*, 17, 1146-1150.
- LETOURNEUX C., 2003** - Devine qui est venu dîner à Brassempouy ? Approches taphonomiques pour une interprétation archéozoologique des vestiges osseux de l'Aurignacien ancien de la grotte des Hyènes (Brassempouy, Landes). Thèse de doctorat, Université Paris I Panthéon Sorbonne, Paris, 603 p.
- MAGNIEZ P., 2010** - Incidence des fluctuations climatiques sur la taille du renne (*Rangifer tarandus*) au Pléistocène supérieur. *Quaternaire*, 21 (3), 259-279.
- MAGUIRE J.M., PEMBERTON D. & COLLETT M.H., 1980** - The Makapansgat Limeworks Grey Breccia: Hominids, hyaenas, hystricids or hillwash? *Palaeontologia africana*, 23, 75-98.
- MALLYE J.-B., 2007** - *Les restes de Blaireau en contexte archéologique. Taphonomie, archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, Bordeaux, 545 p.
- MALLYE J.-B., COCHARD D. & LAROULANDIE V., 2008** - Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores : les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paléontologie*, 94, 187-208.
- MALLYE J.-B., COSTAMAGNO S., BOUDADI-MALIGNE M., PRUCCA A., LAROULANDIE V., THIEBAUT C. & MOURRE V., 2012** - Dhole (*Cuon alpinus*) as a bone accumulator and new taphonomic agent? The case of Noisetier Cave (French Pyrenees). *Journal of Taphonomy*, 10 (3-4), 305-338.
- MALLYE J.-B., SOULIER M.-C. & LAROULANDIE V., 2013** - Grands carnivores et mésofaune de l'Aurignacien ancien à La Quina aval (Charente, France) (fouilles V. Dujardin). *Paléo*, 24, 235-248.
- MARQUET J.-C., VEZIAN R. & GARDEISEN A., 1998** - Le Portel-Ouest. Associations fauniques et paléoenvironnements sur la frange septentrionale des Pyrénées ariégeoises au Würm ancien. *Quaternaire*, 9 (4), 303-314.
- MARTIN R., 1968** - *Les mammifères fossiles du gisement quaternaire de Villereversure (Ain), étude des carnivores, des cervidés et des équidés*. Thèse de doctorat, Université de Lyon, Lyon, 153 p.
- MONCEL M.-H., BAHAIN J.-J., FALGUÈRES C., MASAUDI H., MJAHAD M., PATOU-MATHIS M., RENAULT-MISKOVSKY J., EL HAZZAZI N. & KALAI C., 1993** - Le site de Payre (Commune de Rompon, Ardèche) : un site paléolithique moyen ancien dans un contexte d'abri effondré. *Quaternaire*, 4 (4), 159-173.
- MONCEL M.-H., BRUGAL J.-P., PRUCCA A. & LHOMME G., 2008** - Mixed occupation during the Middle Palaeolithic: Case study of a small pit-cave-site of Les Pêcheurs (Ardèche, south-eastern France). *Journal of Anthropological Archaeology*, 27, 382-398.
- PICKERING T.R., 2002** - Reconsideration of criteria for differentiating faunal assemblages accumulated by hyenas and hominids. *International Journal of Osteoarchaeology*, 12, 127-141.
- PRUCCA A., 2003** - *Caractérisation de l'impact des loups sur des ossements d'herbivores (cerfs de Virginie, Orignaux, Bisons) : Étude des modifications infligées par les loups captifs et sauvages nord-américains*. Mémoire de D.E.A., Université de Provence Aix-Marseille 1, Marseille.

- R CORE TEAM, 2020** - *R: A language and environment for statistical computing*, <https://www.r-project.org>.
- RABAL GARCÉS R., 2013** - *Estudio paleontológico de Ursus spelaeus Rosenmüller, 1794 del Pleistoceno Superior de Coro Tracito (Tella, Huesca, España)*. Tesis, Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 516 p.
- SALAN., ARSUAGA J. & HAYNES G., 2014** - Taphonomic comparison of bone modifications caused by wild and captive wolves (*Canis lupus*). *Quaternary International*, **330**, 126-136.
- SANCHIS A., REAL C., SAUQUÉ V., NÚÑEZ-LAHUERTA C., ÉGÜEZ V., TORMO C., PÉREZ RIPOLL M., CARRIÓN MARCO Y., DUARTE E. & DE LA RASILLA M., 2019** - Neanderthal and carnivore activities at Llonin Cave, Asturias, northern Iberian Peninsula: Faunal study of Mousterian levels (MIS 3). *Comptes Rendus Palevol*, **18**, 113-141.
- SAUQUÉ V. & SANCHIS A., 2017** - Leopards as taphonomic agents in the Iberian Pleistocene, the case of Racó del Duc (Valencia, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **472**, 67-82.
- SAUQUÉ V., RABAL-GARCÉS R., SOLA-ALMAGRO C. & CUENCA-BESCÓS G., 2014** - Bone accumulation by leopards in the Late Pleistocene in the Moncayo massif (Zaragoza, NE Spain). *Plos One*, **9** (3), e92144.
- SAUQUÉ V., SANCHIS A. & MADURELL-MALAPEIRA J., 2017** - Late Pleistocene leopards as a bone accumulator: taphonomic results from S'Espasa cave and other Iberian key sites. *Historical Biology*, **30** (6), 821-834.
- SELVAGGIO M.M., 1994** - Carnivore tooth marks and stone tool butchery marks on scavenged bones: archaeological implications. *Journal of Archaeological Science*, **27**, 215-228.
- SELVAGGIO M.M., 1998** - The Archaeological Implications of Water-Cached Hyena Kills. *Current Anthropology*, **39** (3), 380-383.
- SKINNER J.D., HENSCHER J.R. & VAN JAARSVELD A.S., 1986** - Bone-collecting habits of spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in the Kruger National Park. *South African Journal of Zoology*, **21**, 303-308.
- SLIMAK L., LEWIS J.E., CRÉGUT-BONNOURE E., METZ L., OLLIVIER V., ANDRÉ P., CHRZAVZEZ J., GIRAUD Y., JEANNET M. & MAGNIN F., 2010** - Le Grand Abri aux Puces, a Mousterian site from the Last Interglacial: paleogeography, paleoenvironment, and new excavation results. *Journal of Archaeological Science*, **37**, 2747-2761.
- SOULIER M.-C. & MALLYE J.-B., 2012** - Hominid subsistence strategies in the South-West of France: A new look at the early Upper Palaeolithic faunal material from Roc-de-Combe (Lot, France). *Quaternary International*, **252**, 99-108.
- SUTCLIFFE A.J., 1970** - Spotted Hyaena: Crusher, Gnawer, Digester and Collector of Bones. *Nature*, **227**, 1110-1113.
- TAGLIACOZZO A. & FIORE I., 1998** - Butchering of Small mammals in the Epigravettian Levels of the Romanelli Cave (Apulia, Italy). In J.-P. Brugal, L. Meignen & M.-H. Pathou-Mathis (eds.), *Économie préhistorique : les comportements de subsistance au Paléolithique. Actes des XVIIIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 1997, Antibes-Juan-les-Pins*, Éditions APDCA, Sophia Antipolis, 413-424.
- TAGLIACOZZO A., ROMANDINI M., FIORE I., GALA M. & PERESANI M., 2013** - Chapter 8: Animal Exploitation Strategies during the Uluzzian at Grotta di Fumane (Verona, Italy). In J.L. Clark & J.D. Speth (eds.), *Zooarchaeology and Modern Human Origins: Human Hunting Behavior during the Later Pleistocene, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Science, Dordrecht, 129-150.
- TESTU A., 2006** - *Étude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne. (sites de la Caune de l'Arago, Orgnac 3, le Portel-Ouest, Bize-Tournal, l'Hortus, la Crouzade en France, la Cova de l'Arbreda en Espagne, Karain E en Turquie)*. Thèse de doctorat, Université de Perpignan, Perpignan, 359 p.
- TISSOUX H., 2004** - *Datations par uranium-thorium et par résonance paramagnétique électronique de quelques gisements paléolithiques du Pléistocène supérieur de Catalogne (Espagne) et du sud de la France*. Thèse de doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 264 p.
- TISSOUX H., VÉZIAN R., DE LUMLEY H., BAHAIN J.-J. & FALGUÈRES C., 2004** - Datation par les séries de l'uranium (U-Th) et la résonance paramagnétique électronique (R.P.E.) combinées du gisement paléolithique de la grotte du Portel-Ouest (commune de Loubens, Ariège, France). Résultats préliminaire. In M. Van Strydonck & A. Livingstone-Smith (eds), Actes du XIV^e congrès UISPP, Université de Liège, Belgique, 2-8 Septembre 2001, Section Archéométrie/Archaeometry, Sessions générales et posters/General Sessions and Posters. *BAR international Series*, **S1270**, 1-8.
- UTGE J., SÉVÈQUE N., LARTIGOT-CAMPIN A.-S., TESTU A., MOIGNE A.-M., VÉZIAN R., MAKSUD F., BEGOUËN R., VERNA C., SORIANO S. & ELALOUF J.-M., 2020** - A mobile laboratory for ancient DNA analysis. *PlosOne*, **15** (3), e0230496.
- VALENSI P., 1994** - *Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice. Étude paléontologique et biostratigraphique des carnivores. Archéozoologie des grandes faunes*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 500 p.
- VERCOUTÈRE C., 2003** - Acquisition et traitement de l'animal en tant qu'ensemble de ressources non alimentaires : les canines aménagées de renard de l'abri Pataud (Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne). In M.-H. Patou-Mathis, P. Cattelain & D. Ramseyer (eds.), *L'Industrie osseuse pré- et protohistorique en Europe : approches technologiques et fonctionnelles, actes du xive congrès de l'UISPP, 2-8 septembre 2001, Liège*. Cercle archéologique Hesbaye-Condroz, Amay, 29-42.
- VÉZIAN R. 2014** - *Étude paléontologique des Bovinae et des Equidae de la grotte moustérienne du Portel-Ouest (Ariège, France). Cadres biostratigraphique, biochronologique et paléoenvironnemental*. Thèse de doctorat, Université de Perpignan Via Domitia, Perpignan, 429 p.
- VILLA P. & BARTRAM L., 1996** - Flaked bone from a hyena den. *Paléo*, **8**, 143-159.
- VON DEN DRIESCH A., 1976** - A guide to the measurement of animal bones from archeological sites. *Peabody Museum Bull.*, **1**.
- WICKHAM H., 2016** - *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer, New York, 212 p.
- WICKHAM H., FRANÇOIS R., HENRY L. & MÜLLER K., 2020** - *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. Package R v.0.8.5., <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- YOUNG A., MÁRQUEZ-GRANT N., STILLMAN R., SMITH M.J. & KORSTJENS A., 2015** - An Investigation of Red Fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian Badger (*Meles meles*) Scavenging, Scattering, and Removal of Deer Remains: Forensic Implications and Applications. *Journal of Forensic Sciences*, **60**, 39-55.
- YRAVEDRA J., 2006** - Acumulaciones biológicas en yacimientos arqueológicos: Amalda VII y Esquilieu III-IV. *Trabajos de Prehistoria*, **63** (2), 55-78.
- YRAVEDRA J., LAGOS L. & BÁRCENA F., 2011** - A Taphonomic Study of Wild Wolf (*Canis lupus*) Modification of Horse Bones in Northwestern Spain. *Journal of Taphonomy*, **9** (1), 37-65.
- YRAVEDRA J., FOSSE P., ANDRES M. & BESSON J.-P., 2014** - Taphonomic analysis of small ungulates modified by fox (*Vulpes vulpes*) in Southwestern Europe. *Journal of Taphonomy*, **12**, 37-67.
- YRAVEDRA J., MATÉ-GONZÁLEZ M.Á., COURTENAY L.A., GONZÁLEZ-AGUILERA D. & FERNÁNDEZ FERNÁNDEZ M., 2019** - The use of canid tooth marks on bone for the identification of livestock predation. *Scientific Reports*, **9**, 16301.