



**HAL**  
open science

# Les léporidés et les petits carnivores de l'Igue du Gral

Jean-Baptiste Mallye, Maxime Pelletier

► **To cite this version:**

Jean-Baptiste Mallye, Maxime Pelletier. Les léporidés et les petits carnivores de l'Igue du Gral. Castel Jean-Christophe & Boudadi-Maligne Myriam. L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) : histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur, Revue de Paléobiologie (43(2)), Muséum de Genève, pp.353-415, 2024, 0253-6730. 10.5281/zenodo.13861331 . hal-04777116

**HAL Id: hal-04777116**

**<https://hal.science/hal-04777116v1>**

Submitted on 12 Nov 2024

**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.

REVUE DE

43(2) – 2024

# PALÉOBIOLOGIE



**L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot):  
histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur**

Sous la direction de J.-C. Castel & M. Boudadi-Maligne

**Une institution  
Ville de Genève**

[www.museum-geneve.ch](http://www.museum-geneve.ch)





Préface.....	1-2
Préambule .....	3-4
Remerciements.....	5-8
Castel J.-C., Camus H. & Muth X. - L'Igue du Gral et son contexte .....	9-23
Castel J.-C., Boudadi-Maligne M. & Mallye J.-B. - Historique et méthodologie des recherches....	25-42
Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. - Eléments de contexte, taphonomie et informations contextualisant l'analyse des corpus osseux de l'Igue du Gral.....	43-59
Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Castel J.-C. avec la collaboration de F. Lacrampe-Cuyaubère F., Muth X. & Luret M. - Les remplissages paléontologiques de l'aven : description, définition des ensembles et cadre chronologique .....	61-85
Sitzia L. - Etude préliminaire du remplissage sédimentaire de l'Igue du Gral et implications pour l'accumulation des restes fauniques .....	87-105
Camus H. - Caractérisation morphokarstique de l'Igue du Gral .....	107-149
Brugal J.-P. - Les grands bovidés de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France) et les bisons de la fin du Pléistocène.....	151-191
Bignon-Lau O. - Spécificités et évolution des chevaux de l'Igue du Gral : analyses morphométriques et inférences comportementales .....	193-204
Castel J.-C. & Coumont M.-P. - Le cheval de l'Igue du Gral. 2023. Compléments d'analyses.....	205-214
Castel J.-C. Le cerf de l'Igue du Gral .....	215-233
Castel J.-C. & Kuntz D. - Le renne de l'Igue du Gral .....	235-300
Castel J.-C. - Les herbivores rares de l'Igue du Gral : du chamois au mammoth.....	301-315
Boudadi-Maligne M. - Les grands carnivores (à l'exception du loup) de l'Igue du Gral .....	317-327
Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. - Les loups ( <i>Canis lupus</i> ) de l'Igue du Gral : bilan de l'analyse taphonomique et paléontologique .....	329-352
Mallye J.-B. & Pelletier M. - Les léporidés et les petits carnivores de l'Igue du Gral .....	353-415
Laroulandie V. - Taphonomie des restes aviaires de l'Igue du Gral (Lot). Considérations méthodologiques et paléoenvironnementales.....	417-436
Jeannet M. - La microfaune de l'Igue du Gral.....	437-449
Studer J. - Les poissons de l'Igue du Gral .....	451-456
Chaix L. & Castel J.-C. - La malacofaune de l'Igue du Gral .....	457-464
Couture C., Escola M., Desrue A. & Castel J.-C. - Etude anthropologique des vestiges humains protohistoriques de l'Igue du Gral et des pièges naturels de Monclar (Sauliac-sur-Célé).....	465-474
Ducasse S., Renard C., Constans G., Villeneuve Q. & Mourre V. - Des chasseurs en embuscade? Les témoins de la présence humaine autour de l'Igue du Gral : caractérisation des vestiges lithiques «piégés» par l'aven et hypothèses d'introduction .....	475-488
Castel J.-C. - Archéozoologie du renne en aven: comparaison des profils squelettiques entre accumulation naturelle et sites archéologiques .....	489-507
Rendu W., Pubert E., Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. - Saisonnalité d'accumulation des carcasses dans l'Igue du Gral: résultats cémentochronologiques .....	509-516
Gauthier J., Bachmann Salvy M., Orlando L. & Alvarez N. - Paléogénomique de l'Igue du Gral, ou comment les populations de mégafaune ont traversé la dernière grande Glaciation .....	517-520
Boudadi-Maligne J., Castel J.-C., Ducasse S. & Mallye J.-B. avec la contribution de Bignon-Lau O., Brugal J.-P., Laroulandie V. & Pelletier M. - Synthèse paléoenvironnementale et biochronologique de l'Igue du Gral (Lot). Entre nature et culture... ..	521-534



# Les léporidés et les petits carnivores de l'Igue du Gral

Jean-Baptiste MALLYE<sup>1</sup> & Maxime PELLETIER<sup>2</sup>

<sup>1</sup> CNRS, PACEA UMR 5199, Univ. de Bordeaux, Avenue Geoffroy Saint-Hilaire CS50025, F-33615 Pessac cedex ;  
jean-baptiste.mallye@u-bordeaux.fr

<sup>2</sup> Archaeology, History, Culture and Communication Studies, Faculty of Humanities, University of Oulu, Oulu, Finland ;  
Maxime.Pelletier@oulu.fi

## Résumé

Ce travail présente les résultats de l'analyse des restes des léporidés et des petits carnivores qui ont été identifiés à l'Igue du Gral. Nous avons pu identifier les restes de lièvre variable et lièvre brun, de lapin de garenne, de renard roux et d'isatis, de glouton, de blaireau, de putois, de belette et d'hermine. Après avoir évalué le degré d'intégrité de l'ensemble osseux par rapport aux différentes méthodes de fouille employées, nous avons caractérisé l'ensemble de ces taxons du point de vue biologique (taille, âge et sexe), de la conservation relative des squelettes et de leur dislocation, et leur distribution dans le volume fouillé tant sur le plan horizontal que vertical. A la lumière de ces résultats et des datations radiocarbone effectuées, il a été possible de proposer une biostratigraphie du gisement et de discuter des paléoenvironnements de cette région du Quercy et de la disponibilité des espèces pour les groupes de chasseurs-cueilleurs ayant fréquenté la région durant le Paléolithique récent.

## Mots-clés

*Lepus timidus*, *Lepus europaeus*, *Oryctolagus cuniculus*, *Vulpes vulpes*, *Vulpes lagopus*, *Meles meles*, *Gulo gulo*, *Mustela putorius*, *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*, taphonomie, biostratigraphie, dispersion intra-site, biostratigraphie, disponibilité des espèces.

## Abstract

**Leporids and small carnivores at the Igue du Gral.**- This work provides the outcome of the analysis of the remains of Leporidae and small carnivores that were identified at the Igue du Gral. We were able to identify the remains of the mountain hare and brown hare, wild rabbit, red fox and isatis, wolverine, badger, polecat, weasel and ermine. Once the integrity of the bone assemblage had been assessed in relation to the different excavation methods used, we characterised all these taxa from the biological point of view (size, age and sex), the relative conservation of the skeletons and their dislocation, and their distribution in the excavated volume both horizontally and vertically. In the light of these results and the radiocarbon dating carried out, it was possible to propose a biostratigraphy of the deposit and to discuss the palaeoenvironments of this region of Quercy. It was also possible to test the availability of small game to hunter-gatherers who frequented the region during the Late Palaeolithic.

## Keywords

*Lepus timidus*, *Lepus europaeus*, *Oryctolagus cuniculus*, *Vulpes vulpes*, *Vulpes lagopus*, *Meles meles*, *Gulo gulo*, *Mustela putorius*, *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*, taphonomy, biostratigraphy, intra-site dispersion, biostratigraphy, small game availability.

## 1. INTRODUCTION ET PROBLÉMATIQUE

La séquence sédimentaire de l'Igue du Gral a livré depuis 2001 de nombreux restes fauniques. Certains d'entre eux ont fait l'objet de datations qui ont révélé l'enregistrement quasi continu d'une faune piégée sur plus de vingt mille ans. Ce gisement constitue ainsi une base solide qui permet de documenter non seulement les paléoenvironnements de cette partie du Quercy à la fin du Pléistocène, mais également la disponibilité des espèces présentes dans l'environnement pour la chasse et la capture des

gibiers par les différentes populations humaines occupant le territoire. Ces trente dernières années d'études archéozoologiques montrent que, durant le Paléolithique, la chasse est orientée principalement sur l'acquisition des grands ongulés (e.g. Castel, 1999 ; Costamagno, 1999 ; Soulier, 2013). Si l'exploitation des petits mammifères (0,5 à 20 kg) est constante tout au long du Paléolithique, elle semble s'intensifier ou être plus systématique durant le Tardiglaciaire. Différents scénarios ont été formulés pour expliquer cet engouement des chasseurs-cueilleurs dans l'acquisition de ces petits gibiers. Certains font

référence aux conditions environnementales très changeantes à cette période, d'autres à une augmentation de la pression de prédation en lien avec une augmentation de la démographie, une diminution de la mobilité, des innovations techniques ou encore un changement dans l'organisation sociale de ces groupes humains. Force est de constater que ces modèles ne sont pas exclusifs et que de plus en plus d'études montrent que ce caractère n'est pas linéaire dans l'espace et dans le temps (e.g. Cochard, 2004b; Cochard & Brugal, 2004; Costamagno *et al.*, 2008, 2009; Costamagno & Laroulandie, 2004; Hockett & Haws, 2003, 2005; Langlais *et al.*, 2012, 2014; Mallye *et al.*, 2018a, b; Müller, 2004; Rillardon & Brugal, 2014; Stiner, 2001; Stiner & Munro, 2002; Stiner *et al.*, 1999, 2000).

En outre, ce gisement permet de documenter les modalités de conservations d'ensembles de faunes piégées naturellement en contexte karstique. Les méthodes de fouilles employées ici étant identiques à celles qui le sont pour les contextes archéologiques, les ensembles fauniques ne souffrent ainsi d'aucun biais de récolte, comme cela peut être souvent noté pour les sites naturels.

Nous présentons ici les résultats issus de l'analyse de plus de 4500 restes de mammifères de petite à moyenne taille (dont la taille corporelle est comprise entre 30 g et 25 kg) visant à décrire les individus piégés du point de vue biologique (taille, âge, sexe), de leur conservation dans le sédiment, de la dislocation des carcasses et de leur dispersion dans le volume fouillé tant sur le plan horizontal (dispersion intra-site) que verticale (biostratonomie). Ce travail permet ainsi de contribuer à la connaissance des modalités de formation du gisement et, à plus large échelle, à documenter les paléoenvironnements qui se sont succédé dans le Quercy depuis le Dernier Maximum Glaciaire, ainsi que la disponibilité des animaux pour les groupes de chasseurs-cueilleurs du Paléolithique récent.

## 2. MÉTHODE DE TRAVAIL

Les restes décrits dans cette étude proviennent du matériel mis au jour lors des fouilles menées entre 2001 et 2011. Nous avons intégré les restes coordonnés dans les trois dimensions de l'espace lors de la fouille et tous les refus de tamis ont été passés au crible de manière à récolter le maximum de restes et de s'approcher autant que faire se peut à ce que la fouille a permis de révéler. Les déterminations spécifiques et anatomiques ont été rendues possibles par l'utilisation des collections de comparaison du Muséum d'histoire naturelle de Genève et du laboratoire PACEA (Université de Bordeaux). Nous avons complété ces observations avec les données métriques issues de la bibliographie et de référentiels ostéométriques récemment constitués.

### 2.1. Méthode d'étude des restes de léporidés

A la fin du Pléistocène, deux espèces de lièvres sont identifiées. Il s'agit du lièvre variable (*Lepus timidus*) et du lièvre brun (*Lepus europaeus*). De nombreux travaux ont tenté, par une approche biométrique, de différencier le squelette de ces deux espèces (Hauser, 1921; Koby, 1959a, 1960 pour une synthèse). De très bons résultats ont été obtenus par comparaison des proportions entre les différents os et sur les rapports de longueur des différents segments. Toutefois, l'état de conservation du matériel osseux en contexte archéologique, ou plus généralement dans le registre fossile, limite grandement de telles analyses (Poplin, 1976); nous ne sommes que rarement confrontés à des individus complets et individualisés, mais devons plutôt souvent faire face à un lot d'ossements d'individus désarticulés et/ou mélangés. De plus, la plupart des restes se sont brisés suite à leur consommation par des prédateurs ou encore par des agents post-dépositionnels. Ainsi, les rapports de proportions des différents ossements ou segments anatomiques ne peuvent être réalisés. La distinction entre les deux espèces est rendue cependant possible par d'autres voies. La première concerne les mesures dentaires et en particulier celles des incisives (Koby, 1959a, 1960). Ce type d'analyse a été repris avec succès par différents auteurs (Donard, 1982; Morel & Müller, 1997; Müller, 2013; Poplin, 1976). Les données métriques des incisives ont été cherchées chez ces derniers auteurs et complétées par des données inédites issues de lièvres de France et de Scandinavie. Les mensurations des éléments dentaires et du squelette post-crânien utilisées dans ce travail sont tirées de von den Driesch (1976) et Donard (1982). La taille corporelle des léporidés a été estimée à partir de plusieurs mesures linéaires de différents ossements (mandibule, scapula, humérus, os coxal, fémur, tibia, calcaneus). Celle-ci étant intimement liée à la géographie et aux variations climatiques, afin de limiter l'impact latitudinal dans nos interprétations, la comparaison des individus de l'Igüe du Gral a été réalisée avec des populations fossiles géographiquement proches et du Pléistocène supérieur issues des travaux de Donard (1982), Séronie-Vivien (1994), Fontana (2003) et Pelletier (2018). Ces mesures linéaires ont ensuite été soumises au test de Wilcoxon (avec un seuil d'erreur fixé à  $\alpha = 5\%$ ) afin d'évaluer si la différence de taille entre les groupes était significative.

Une autre méthode concerne la morphologie des premières prémolaires (Fig. 1). Les caractères morphologiques propres à chacune des espèces ont donc été recherchés. Chez les léporidés, la grande majorité des travaux paléontologiques se fonde principalement sur l'étude des variations de forme de la troisième prémolaire inférieure (p3), dent facilement identifiable et ainsi très largement utilisée pour distinguer les espèces actuelles et fossiles et révéler leurs relations phylogénétiques (Hibbard, 1963; López-Martínez, 1989; Palacios

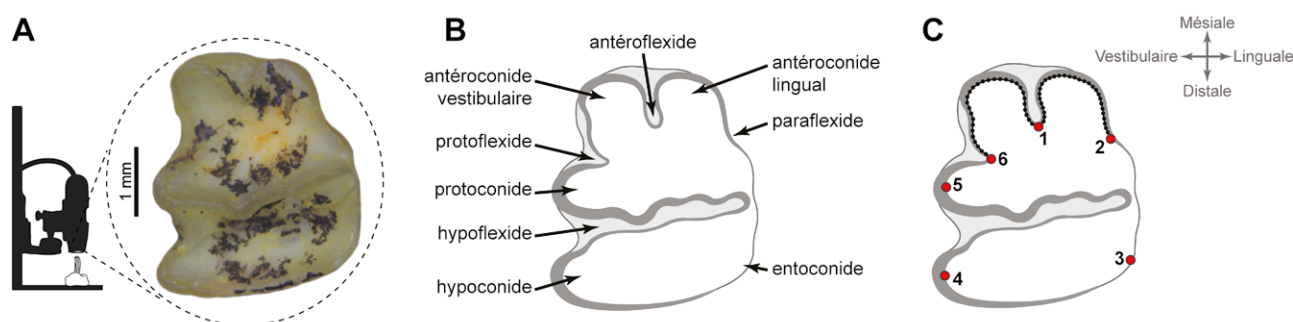


Fig. 1: A : Dispositif photographique pour l'acquisition d'images numériques 2D à partir d'un microscope numérique (Dino-Lite). B : Terminologie dentaire de la p3 en vue occlusale (d'après Palacios & López-Martínez, 1980). C : Localisation des six landmarks (points rouges) et des semilandmarks (points noirs) (d'après Pelletier, 2019).

& López-Martínez, 1980). Ces variations peuvent être causées par des processus sélectifs tels que l'adaptation aux conditions environnementales locales ou des flux de gènes régionaux (Pelletier, 2019; Suchentrunk *et al.*, 2000). Pour ces raisons, nous avons donc choisi d'axer une part de notre étude sur l'analyse en morphométrie géométrique (2D) de cette dent, dans le but d'en appréhender les variations de forme, d'un individu à l'autre, et ainsi d'essayer d'en dégager des tendances populationnelles à la fin du Tardiglaciaire. Pour le lièvre variable, 26 troisièmes prémolaires inférieures (p3) de l'Igue du Gral ont pu être analysées et intégrées à un échantillon plus large de 105 autres issues de sept localités du Pléistocène supérieur (Tab. 1). Pour le lapin de garenne, ce sont quatre p3 qui ont pu être intégrées à un corpus de 122 autres comprenant cinq localités géographiquement et chronologiquement proches.

Les données ont été collectées à partir de photographies numériques 2D (prises à l'aide d'un microscope numérique Dino-Lite AM7013MT) de la surface occlusale de chaque p3 en utilisant le protocole standardisé de Pelletier (2019): les dents ont été positionnées perpendiculairement au plan focal. La parallaxe a ensuite été contrôlée en ajustant symétriquement l'antéroconide lingual et l'entoconide pour limiter les biais dus à l'obliquité vestibulo-lingual de la dent (Fig. 1A). La forme de la p3 a été estimée à partir de coordonnées de points anatomiques homologues («landmarks») et des points glissants (ou pseudos points repères; «semilandmarks»), placés sur le bord intérieur de l'émail. L'acquisition des coordonnées des landmarks et semilandmarks a été réalisée directement sur les images numériques en utilisant le logiciel tpsDig2 v2.16 (Rohlf, 2010b). Les six landmarks correspondent à des points de courbure maximale: 1) l'antéroflexide, 2) le paraflexide, 3) l'entoconide, 4) l'hypoconide, 5) le protoconide et 6) le protoflexide (Fig. 1C). Chez le lapin, les antéroconides vestibulaire et lingual sont de taille et de forme approximativement similaires, tandis que chez le lièvre, l'antéroconide vestibulaire est systématiquement plus développé que l'antéroconide lingual. Ainsi, pour mieux quantifier les contours de chaque antéroconides,

Tableau 1 : Détail des effectifs de lièvre variable et de lapin de garenne utilisés pour les études en morphométrie géométrique 2D de la p3.

	Site	N
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	<b>Igue du Gral (Lot)</b>	<b>4</b>
	Abri Murat (Lot)	6
	Pont d'Ambon, c.4 (Dordogne)	3
	Le Morin (Gironde)	29
	Moulin-du-Roc (Dordogne)	50
	Regourdou (Dordogne)	30
	<b>TOTAL</b>	<b>122</b>
<i>Lepus timidus</i>	<b>Igue du Gral (Lot)</b>	<b>26</b>
	Pont d'Ambon, c.4 (Dordogne)	1
	Le Morin (Gironde)	1
	Tournal (Aude)	5
	Aven des Planes (Vaucluse)	12
	Coulet des Roches (Vaucluse)	38
	Jaurens	3
	Regourdou (Dordogne)	19
<b>TOTAL</b>	<b>105</b>	

60 semilandmarks (i.e., 30 entre les landmarks 1 et 2 et 30 entre les landmarks 1 et 6) et 70 semilandmarks (i.e., 30 entre les landmarks 1 et 2 et 40 entre les landmarks 1 et 6) ont été placés respectivement sur les p3 de lapin de garenne et de lièvre.

Les coordonnées de landmarks et semilandmarks des spécimens ont ensuite été alignées à l'aide de la superposition Procrustes afin de supprimer les effets relatifs liés à la position, l'échelle et l'orientation des configurations de points initiales (Bookstein, 1991). Contrairement aux landmarks, les semilandmarks n'ont pas de



correspondance exacte sur la courbure de l'émail. Ainsi lors de cette étape, les semilandmarks « glissent » le long de la ligne entre les points adjacents afin de minimiser la somme des distances Procrustes entre chaque individu et la forme moyenne (Gunz & Mitteroecker, 2013; Perez *et al.*, 2006). La superposition Procrustes a été réalisée sous tpsRelw v1.49 (Rohlf, 2010a). Les différences de taille (centroïde) des p3 ont été évaluées à l'aide du test de Kruskal-Wallis ( $\alpha = 5\%$ ). La variation de forme a été visualisée à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP) réalisée à partir des coordonnées Procrustes. Les différences de forme entre les populations ont été estimées à l'aide d'une analyse de variance factorielle multivariée (MANOVA). La détection d'une interaction significative ( $\alpha = 5\%$ ) pourrait indiquer des différences d'ordre populationnelles et/ou taxinomiques. Les similitudes phénotypiques entre les groupes ont été représentées en utilisant la méthode du *Neighbour Joining* et calculées à partir des distances de Mahalanobis (Mahalanobis, 1936). Toutes les analyses ci-dessus ont été effectuées avec Rstudio v.1.1.383 (R Development Core Team, 2011), à l'aide des packages «geomorph» (Adams & Otárola-Castillo, 2013) et «ade4» (Dray & Dufour, 2007).

## 2.2. Méthode d'étude des restes de petits carnivores

En ce qui concerne les restes de renard, dans le sud-ouest européen, deux espèces peuvent être rencontrées, le renard roux (*Vulpes vulpes*) et le renard polaire (*Vulpes lagopus*, anciennement *Alopex lagopus*). La différenciation entre ces deux renards repose essentiellement sur l'étude biométrique des restes dentaires (Altuna, 2004; Koby, 1959b; Kulawik *et al.*, 2013; Poplin, 1976; Szuma, 2008) et principalement sur les dimensions des molaires. L'identification des deux espèces à partir du squelette post-crânien a été beaucoup moins développée. Les référentiels disponibles fournissent des données sur la longueur totale des os longs, parfois des os courts et des métapodes (Altuna, 2004; Kulawik *et al.*, 2013; Monchot & Gendron, 2010; Poplin, 1976). A cela s'ajoutent quelques données complémentaires sur la largeur des extrémités des os longs. Ces référentiels, s'ils sont relativement nombreux sur le squelette crânien et la denture, sont toutefois, à l'instar des Léporidés, difficiles à appliquer sur le matériel post-crânien. En effet, ces ossements, suite aux processus de fossilisation ou à cause du traitement de boucherie ou des transformations techniques opérés par les Hommes préhistoriques, se retrouvent généralement à l'état de fragments. Dès lors que les références disponibles intéressent la mesure d'ossements complets, il devient très difficile de déterminer spécifiquement ces restes. De plus, si le renard roux (*V. vulpes*) peut s'adapter à des conditions climatiques très variées, l'isatis est, à l'heure actuelle, strictement inféodé aux climats froids et arides. Il devient donc un indicateur

paléoclimatique important. Ainsi privé de référentiel adéquat et de la possibilité d'identifier spécifiquement les os incomplets, le spectre faunique se retrouve biaisé et les reconstructions paléoenvironnementales amputées de ces informations.

Nous avons entrepris de développer un travail méthodologique visant à discriminer les deux espèces de renards par la mise en œuvre d'un référentiel biométrique permettant d'identifier non seulement les dents isolées (canines, prémolaires), mais aussi les ossements fragmentés. Cinquante-et-un isatis du Muséum d'histoire naturelle d'Oslo et vingt-trois renards roux de la collection ostéologique de PACEA, d'âge et sexe connus, ont servi de base à la constitution de ce premier référentiel. A ce corpus s'ajoutent les données de Poplin (1976) et d'Altuna (2004). Ce référentiel a été construit en maximisant le nombre de mesures prises sur les ossements (par exemple, diamètre antéro-postérieur et diamètre transverse des extrémités des os allongés) de manière à s'appliquer au mieux aux restes fragmentés issus du registre fossile.

Bien que les travaux précurseurs de Huguéney (1975) aient fourni les premières bases de distinction entre la belette et l'hermine à partir des mesures dentaires sur les mandibules, peu de données sont actuellement disponibles sur le squelette post-crânien. Or, ces données ne se rapportent une fois encore qu'à des ossements complets. D'autre part, dans le cas d'une accumulation produite par les rapaces, la taille des proies conditionne grandement la représentation squelettique qui leur est associée. A ce titre, certains prédateurs sont capables de décapiter leurs proies avant de les ingérer. Ce faisant, seuls les éléments du squelette post-crânien peuvent être identifiés dans leurs laissées. La recherche d'une différenciation spécifique des belettes et hermines à partir du squelette post-crânien était donc devenue impérative. Un corpus de données biométriques portant sur les os longs de belette (10 individus) et d'hermine (39 individus) a pu être constitué; ce faible nombre d'individus est le reflet des collections muséales actuelles qui comportent, à nos dépens, davantage de crânes que d'éléments du squelette post-crânien. Nous disposons donc de 140 os longs d'hermines et 47 de belettes provenant du Muséum d'histoire naturelle de Genève, du Muséum d'histoire naturelle de Lyon, du Muséum d'histoire naturelle de Bordeaux, et de la collection ostéologique de PACEA. Les dimensions des canines et des carnassières supérieures et inférieures ont été comparées aux données de Huguéney (1975) auxquelles nous avons ajouté les données issues de Reichstein, 1993a, b) et diverses mesures prises sur du matériel moderne au Muséum de Genève.

L'identification générique des restes des autres Mustélidés (blaireau, glouton, putois) a été rendue possible grâce à la collection d'anatomie comparée du laboratoire PACEA. L'identification spécifique des restes de putois est plus délicate, car durant le Pléistocène supérieur, au moins trois espèces existent : le putois commun (*Mustela*

*putorius*), le putois des steppes (*Mustela eversmanni*) et le vison d'Europe (*Mustela vison*). Si l'identification de ce dernier est sujette à controverse dans le registre fossile (Youngman, 1982), les deux premières formes sont parfois identifiées. Les critères morphologiques propres à chacune des trois espèces (Crégut-Bonnoure & Guérin, 1979-1981; Hugueneu, 1975; Sickenberg, 1968; Wolsan, 1993a, b; Youngman, 1982) ont été retenus et comparés aux restes de l'Igüe du Gral. Comme pour la plupart des carnivores, si les critères de la morphologie crânienne sont bien établis et permettent la distinction des trois espèces, très peu de données sont, à notre connaissance, disponibles pour les discriminer à partir du squelette post-crânien.

### 2.3. Age au décès, taphonomie, conservation

Dans ce travail, pour chacune des espèces nous avons calculé, après décompte des restes, le nombre minimal d'éléments (NME), le nombre minimal d'individus (NMI) et, lorsque les effectifs étaient représentatifs, le pourcentage de survie ainsi que le nombre minimal d'unité animale (MAU). Les proportions des différentes parties anatomiques ont été confrontées aux données de densités osseuses disponibles dans la littérature. Aussi avons-nous mobilisé les données de Pavao & Stahl (1999) et de Novacosky & Popkin (2005) respectivement pour les mesures de densités des restes de léporidés et de renards.

Afin de caractériser l'ensemble osseux de léporidés, les proportions d'éléments du squelette pour toutes les classes d'âge de lapin et de lièvre ont été considérées en utilisant des ratios ajustés suite aux travaux d'Andrews (1990) et Lloveras *et al.* (2008) et modifiés selon Pelletier *et al.* (2020):

- $PCRT/CR\% = [(PCRT * 32) / ((PCRT * 32) + (CR * 184))] * 100$   
avec PCRT le nombre total d'éléments post-crâniens et CR le nombre total d'éléments crâniens (mandibules, maxillaires et dents);
- $PCRAP/CR\% = [(PCRAP * 32) / ((PCRAP * 32) + (CR * 114))] * 100$   
avec PCRAP le nombre total d'éléments des membres (os longs, scapula, coxal, patella, métapodiens, carpiens, tarsiens et phalanges);
- $PCRLB/CR\% = [(PCRLB * 32) / ((PCRLB * 32) + (CR * 10))] * 100$   
avec PCRLB le nombre total d'os longs (humérus, radius, ulna, fémur et tibia);
- $AUT/ZE\% = [(AUT * 12) / ((AUT * 12) + (ZE * 98))] * 100$   
avec AUT l'autopode (métapodiens, carpiens, tarsiens et phalanges) et ZE le zygapode et le stylopode (radius, ulna, tibia, humérus, fémur et patella);
- $Z/E\% = [(Z * 4) / ((Z * 4) + (E * 6))] * 100$   
avec Z le zygapode (tibia, radius et ulna) et E le stylopode (fémur et humérus);

- $AN/PO\% = [(AN * 14) / ((AN * 14) + (PO * 16))] * 100$

avec AN le nombre de scapula, humérus, radius, ulna et métacarpiens et PO le nombre de coxal, fémur, tibia et métatarsiens.

Ces indices ont été calculés à la fois pour les populations de léporidés de l'Igüe du Gral, mais aussi, et dans un souci de comparaison d'après les données publiées pour différentes séries caractérisant des accumulations d'origines naturelles, à la fois modernes [garenne de lapin: Pelletier *et al.* (2016); terriers de blaireau: Mallye *et al.* (2008); accumulation en tanière de renard: Sanchís & Pascual Benito (2011); nid de hibou grand-duc: Lloveras *et al.* (2009)] et fossiles [abri Jean-Pierre: Gay (2011); Coudoulous II: Cochard, 2004b; Coulet des Roches: Pelletier *et al.*, 2020; Regourdou: Pelletier *et al.* (2015)]. Nous avons également pris en compte les accumulations produites par les différents groupes de chasseurs-cueilleurs (Bois-Ragot: Cochard, 2004b, 2005; Grotte de Gazel: Fontana, 2003; grotte de l'Arbreda: Lloveras *et al.*, 2016; La Faurélie: Cochard, 2004b).

Pour les Léporidés, les classes d'âge ont été établies à partir du degré d'ossification des os longs des membres (humérus, radius, ulna, fémur et tibia). Chez le lapin de garenne, la taille adulte est atteinte vers trois mois (Biadi & Le Gall, 1993) et toutes les épiphyses sont fusionnées vers l'âge de huit mois (Jones, 2006). Pour ce qui est du lièvre variable, la taille adulte est atteinte vers quatre mois, mais la totalité des épiphyses des os longs des membres sont soudées vers onze mois (Flux, 1970). Généralement, trois classes d'âge sont distinguées:

- «Juvénile»: inférieur à trois mois chez le lapin et à quatre mois chez le lièvre variable, où les épiphyses ne sont pas soudées et n'ont pas encore atteint leur taille adulte;
- «Subadulte»: de trois à huit mois chez le lapin et de quatre à onze mois chez le lièvre variable, qui, bien qu'ayant atteints leur taille adulte, n'ont pas encore la totalité des épiphyses fusionnées;
- «Adulte»: supérieur à huit mois chez le lapin et à onze mois chez le lièvre variable, où toutes les épiphyses sont fusionnées.

La répartition des individus par classe d'âge a été illustrée dans des diagrammes ternaires zonés comme proposés par Discamps & Costamagno (2015) et adaptés respectivement pour les populations de lièvres variables et de lapins de garenne. Les résultats obtenus ont été confrontés aux données bibliographiques qui concernent les accumulations produites par les prédateurs naturels des différents léporidés (Brugal, 2006; Cochard, 2004b, 2007; Cochard *et al.*, 2012; Mallye *et al.*, 2008; Pelletier *et al.*, 2016; Sanchís, 2000; Sanchís & Pascual Benito, 2011; Sanchís *et al.*, 2014).

La fragmentation des restes permet de documenter les modalités d'introduction des carcasses dans l'aven ainsi que l'historique des processus post-dépositionnels jusqu'à leur étude. Elle a été évaluée d'après le degré de

complétude des ossements ; pour les os longs et les métapodes, la morphologie des bords de fracture mis en place par la méthode développée par Villa & Mahieu (1991) a été retenue, cette méthode pouvant être appliquée sur les restes de petite faune (Armstrong, 2016a, b). Dans ce type de contexte, l'étude du mode de fracturation des os longs peut alors documenter trois hypothèses :

- les fractures des os provoquées lorsque l'animal tombe dans l'aven,
- la fragmentation des restes suite aux différents processus post-dépositionnels, par exemple la chute de pierres ou celle d'autres animaux de plus grande taille, ou encore par déplacement brusque de sédiment,
- à la consommation des carcasses par un prédateur qui serait resté bloqué dans l'aven.

Enfin, l'ensemble des pièces a été examiné à la loupe monoculaire (grossissement x10) complété au besoin d'une observation à l'aide d'une loupe binoculaire à éclairage rasant (grossissement x40) dans le but d'identifier les traces pouvant expliquer la présence des ossements dans le gisement. Ainsi avons-nous recherché les traces modifiant la surface naturelle des restes squelettiques tels que les traces de dissolution chimique, les traces de prédation et de consommation osseuse, les traces de digestion et les traces d'origine humaine.

#### 2.4. Datations

Afin d'établir un cadre chronologique pour le gisement, certains taxons ont servi de support de datations radio-carbone au fil des fouilles. Les résultats de ces datations sont ici présentés et utilisés. Les dates obtenues ont été calibrées à l'aide du logiciel en ligne Oxcal version 4.4 (Bronk Ramsey, 2009) fondé sur la courbe de calibration IntCal20 (Reimer *et al.*, 2020).

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1. Spectre faunique

Plus de 4500 pièces ont été déterminées (Tab. 2). Elles se rapportent au moins à six genres. La majorité est représentée par des restes de léporidés, dont le lièvre qui totalise près des trois-quarts des pièces trouvées. Le deuxième taxon le plus important est le lapin de garenne avec un peu plus de 10 % des restes. Les petits carnivores ne représentent qu'une faible proportion des restes identifiés (15 %). Les renards (*sensu largo*) sont représentés par plus de 350 pièces, le blaireau par une centaine. Belette, hermine, putois et glouton ne constituent qu'une faible part de l'ensemble osseux étudié.

#### 3.2. Représentativité de l'ensemble osseux : les effets du tamisage

Les espèces identifiées étant de taille moyenne (glouton) à très petite (belette), il est important de connaître avant tout la représentativité de ce corpus de données. Depuis le travail précurseur de Payne (1975), différentes études ont montré les biais générés par l'absence des opérations de tamisage sur les gisements archéologiques ou paléontologiques. Cette absence au sein du protocole de fouille conduit irrémédiablement à un déficit des vestiges les plus petits et donc, à une sous-représentation des taxons de petite taille, mais aussi de certains éléments anatomiques (Gordon, 1993 ; Shaffer, 1992 ; Shaffer & Sanchez, 1994). Ce dernier point demeure crucial pour l'archéozoologie des animaux à fourrure (Val & Mallye, 2011). En effet, bien que l'identification et la localisation des traces de découpe soient souvent utilisées pour identifier et décrire les actions de boucherie sur les carcasses animales, dans certains cas la représentation anatomique

Tableau 2 : Igue du Gral : spectre faunique

Taxons		NISP
Renard s. l.	<i>Vulpes vulpes/lagopus</i>	379
Glouton	<i>Gulo gulo</i>	60
Blaireau	<i>Meles meles</i>	120
Putois s. l.	<i>Mustela (Putorius) sp.</i>	41
Belette/Hermine	<i>Mustela nivalis/erminea</i>	90
Lièvre s. l.	<i>Lepus timidus/europaeus</i>	3425
Lapin de garenne	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	532
Léporidé indét.		54
Petit carnivore indét.		11
Petit mammifère indét.		56
<b>TOTAL</b>		<b>4768</b>

est un élément de discussion des activités de boucherie entreprises sur les petits gibiers. Ces profils anatomiques sont utilisés en archéozoologie pour discuter du mode de traitement des carcasses lorsque l'on veut documenter les modalités de transports ou de partage des gros gibiers ; concernant la mésofaune, les individus étant de taille modeste, ils ne font que très rarement l'objet d'un transport depuis le site d'abattage vers le site de consommation. En revanche, certaines séries fossiles sont caractérisées par une sous-représentation d'éléments des pattes (phalanges, carpiens, tarsiens et métapodes) et ont été interprétées comme une preuve de l'acquisition des petits vertébrés dans le but de récupérer leur fourrure. En effet, lors du dépouillement de l'animal, les os des pattes et de la queue ainsi que la patella (Cochard & Brugal, 2004 ; Fontana, 2003 ; Fontana & Chauvière, 2007 ; Pelletier *et al.*, 2019) peuvent rester attachés à la fourrure, la carcasse étant abandonnée sur le site livrant ainsi le reste des différents éléments du squelette. De ce fait, en se basant sur la représentation anatomique des petits gibiers il est possible de mettre en évidence les sites de pelletterie et les sites de tannage. Le premier se caractérise par des carcasses d'animaux où les éléments des extrémités (pattes + queue) sont manquants, le second par une surreprésentation de ces éléments.

L'Igue du Gral ayant livré une grande quantité de restes de ces petits animaux et l'accumulation osseuse n'étant pas le produit de la chasse par l'Homme, il nous paraissait opportun d'utiliser cet ensemble osseux pour tester la représentation anatomique des espèces reconnues et discuter de ces aspects.

De 2001 à 2003, le sédiment excavé ne faisait l'objet que d'un tamisage à sec sur le Causse (cf. Castel *et al.*, 2024). Le tamisage systématique à l'eau ne s'est automatisé qu'à partir de la seconde triennale (2006-2008). Les sédiments étaient alors tamisés dans le Célé et les os qu'ils contenaient étaient prélevés directement dans le tamis. La technique de tamisage a ensuite été modifiée lors de la dernière triennale (2009-2011) ; au lieu d'un tri direct des vestiges dans le tamis, le sédiment tamisé a fait l'objet d'un séchage avant un tri minutieux à l'œil nu sur la base de vie. Ces méthodes de collecte ont donc pu interférer tant sur la diversité des espèces que sur leur représentation anatomique. Plutôt que de traiter le cas de chaque taxon, nous avons opté pour un regroupement par classe de taille. La première catégorie concerne les « petites bêtes à fourrure » et regroupe les restes de belette et d'hermine (30-125 g). La deuxième est celle des « bêtes à fourrure de taille moyenne » et rassemble les restes de lapin et de putois (700-1500 g). La dernière est celle des « grosses bêtes à fourrure » et regroupe le blaireau, le glouton, les renards et les lièvres (2,5-25 kg). Par ailleurs, trois lots ont été considérés en fonction des méthodes de fouilles pratiquées ; ils correspondent aux différentes opérations triennales : 1) Lot 1 (opération 2001-2003), 2) Lot 2 (opération 2006-2008), et 3) Lot 3 (opération 2009-2011).

La série de l'Igue du Gral constitue ainsi un exemple hors du commun en taphonomie préhistorique qui permet de tester la représentativité du matériel osseux récolté avec différentes méthodes de collecte.

### 3.2.1. Taille des restes

La première analyse propose la distribution du nombre de restes (en %) par classe de taille selon les méthodes de fouille adoptées (Fig. 2). Les résultats obtenus montrent que cette distribution, quelle que soit la méthode de fouille adoptée, suit une distribution type « loi de Poisson ». La plupart des restes récoltés ont une taille inférieure à 30 mm et plus la taille des restes augmente, plus la fréquence devient faible. Cependant des différences sont perceptibles notamment en ce qui concerne les éléments les plus petits. Le tamisage à sec (Lot 1) du sédiment permet de récolter des restes qui en majorité mesurent entre 10 et 35 mm alors qu'un tamisage à l'eau (Lots 2 et 3) autorise une récolte d'éléments mesurant entre 5 et 35 mm. De même, nous pouvons noter que la proportion d'éléments mesurant entre 5 et 10 mm est multipliée par 2 entre le Lot 2 et le Lot 3, et multipliée par 5 entre le Lot 1 et le Lot 3. De fait, deux conclusions peuvent être formulées. D'une part, le tamisage à l'eau permet de récolter davantage de restes de petite taille, ces derniers étant davantage visibles par les fouilleurs. D'autre part, le tri à sec des refus de tamis semble encore plus efficace qu'un tri directement dans le tamis et mouillé. Ce dernier point peut être expliqué par le fait 1) qu'une fois sec les éléments squelettiques se détachent davantage des résidus sédimentaires et 2) par un confort non négligeable (station assise) du fouilleur lors des opérations de tri. Le résultat de cette première analyse est donc sans appel ; d'une part il démontre l'utilité du tamisage pour la récolte des pièces les plus petites, mais il démontre aussi la pertinence de trier les refus de tamis lorsqu'ils sont secs.

### 3.2.2. Taille des restes en fonction des espèces

La deuxième analyse porte sur la distribution des restes en fonction de leur taille à laquelle est ajoutée la taille des espèces (Fig. 3).

Concernant le groupe belette-hermine, deux constats peuvent être faits. Le premier concerne l'abondance des vestiges. En effet, le nombre de restes trouvés entre la première et la dernière triennale est multiplié par 27 et multiplié par 3 entre la deuxième et la troisième triennales. Ainsi, cet exemple illustre à nouveau que le tamisage des sédiments à l'eau offre des résultats de bien meilleure qualité qu'un tamisage des sédiments à sec, mais aussi que le fait de trier les refus de tamis un fois sec a une incidence sur la quantité de restes découverts. Le second point concerne la distribution de ces restes par classe de taille. Alors que la taille des restes dans le

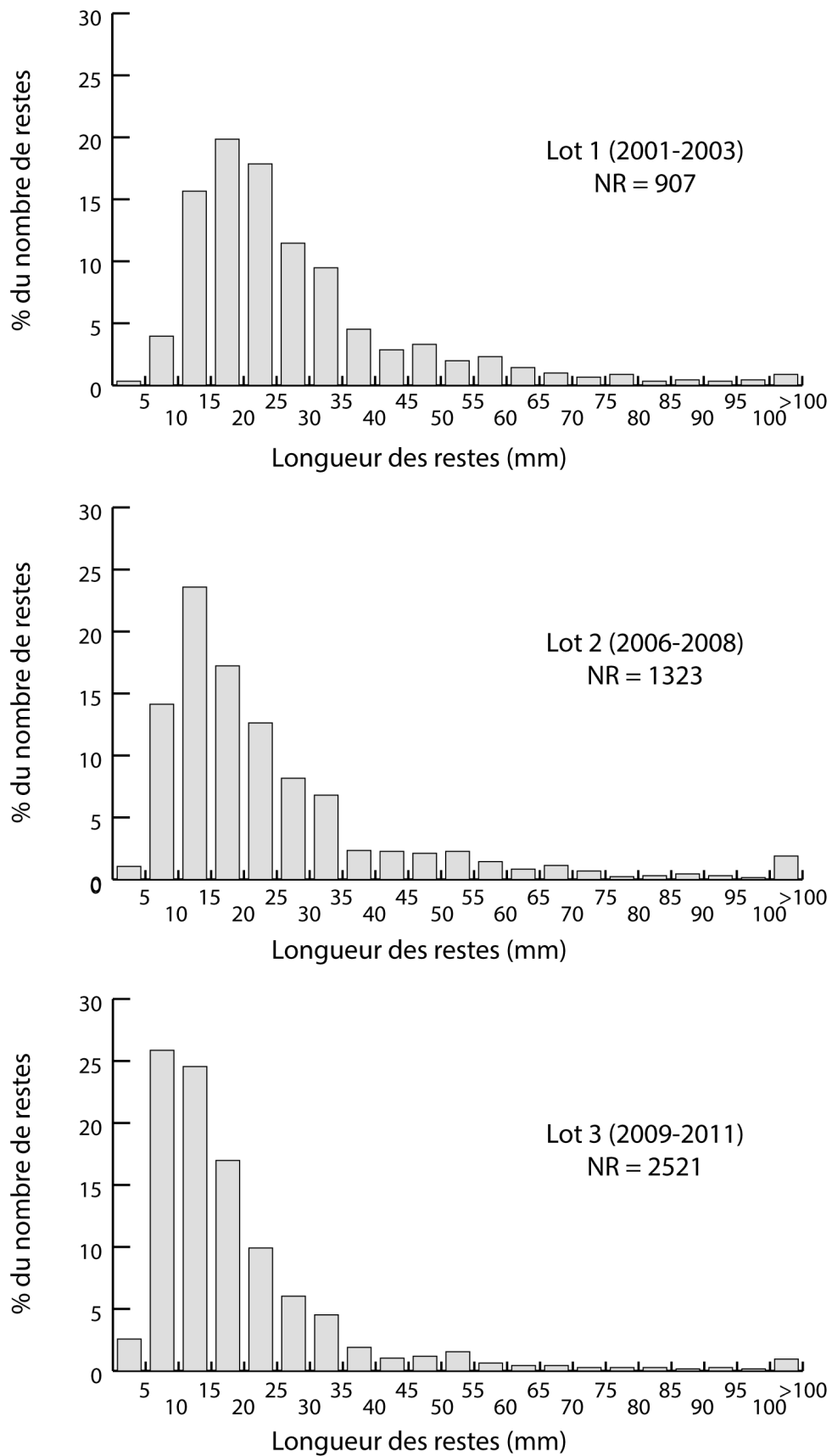


Fig. 2: Igue du Gral : Distribution du nombre d'éléments squelettiques de mésofaune par classes de taille.

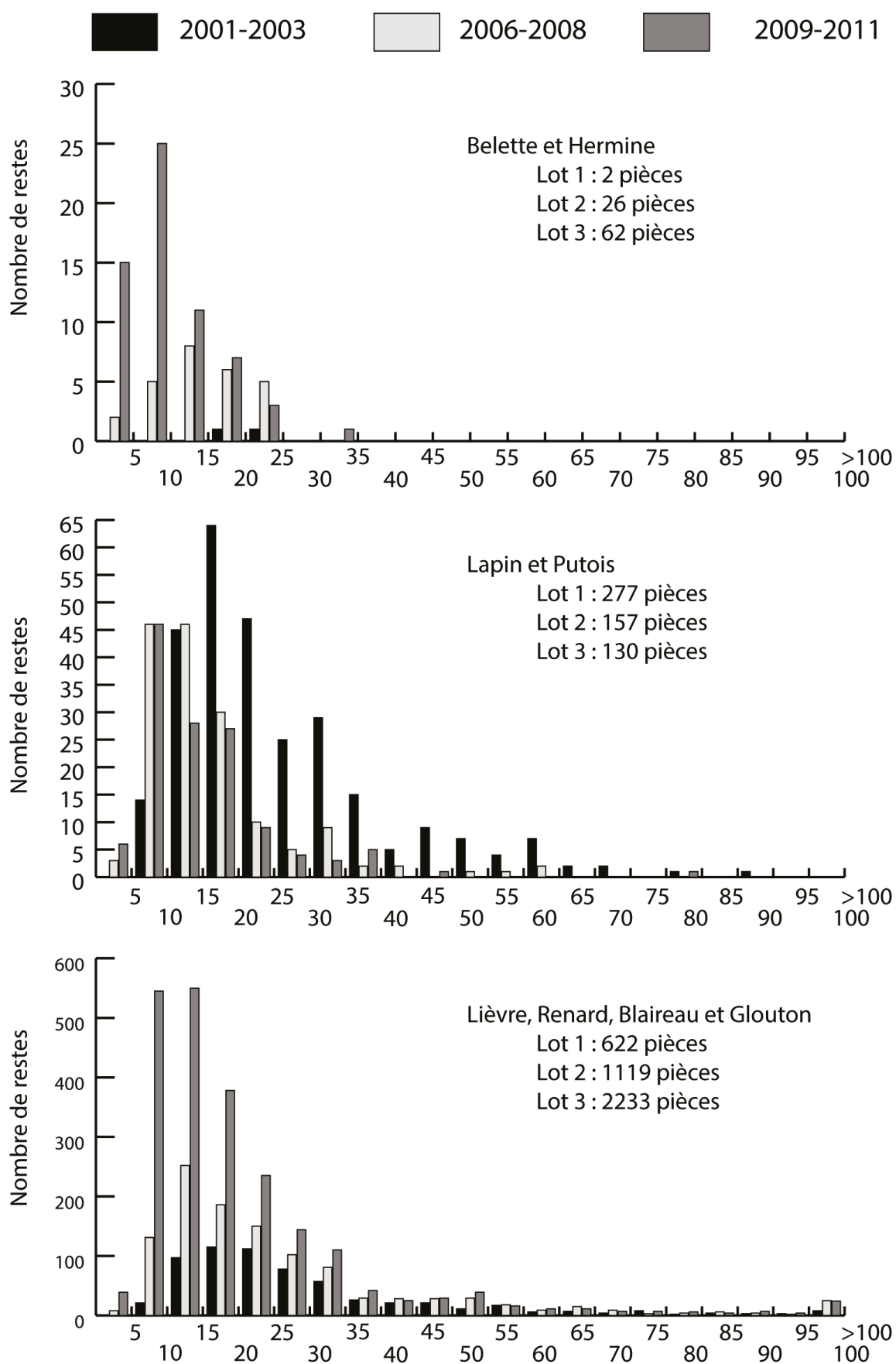


Fig. 3: Igue du Gral : Distribution, par classes de taille de vestiges, des groupes d'animaux de stature semblable.

Lot 1 est supérieure à 15 mm et que la classe 0-15 n'est pas documentée, ceux qui constituent les Lots 2 et 3 sont majoritairement d'une taille inférieure à 15 mm.

Cette analyse montre ainsi, à l'instar d'autres travaux (e.g. Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994), que pour des vertébrés de très petite taille, le fait de tamiser le sédiment à l'eau et de ne trier les refus de tamis qu'une fois ces derniers secs conditionne grandement la représentativité de l'ensemble osseux.

En ce qui concerne le lapin et le putois, le nombre de restes décroît au fur et à mesure des années de fouille. Ce résultat ne doit pas être mis en relation avec les méthodes de fouille, mais davantage avec la distribution de ces taxons dans la stratigraphie (cf. plus loin dans l'étude). En effet, les restes de lapins à l'Igüe du Gral – plus nombreux que ceux de putois – sont principalement localisés en sommet de séquence et les ensembles stratigraphiques ayant livré ces restes ont été principalement documentés lors de la première triennale. La fouille progressant, les niveaux supérieurs ayant été décapés, de moins en moins de restes de lapin ont été découverts. Il faut toutefois noter que la méthode de tamisage a une influence sur la représentation des vestiges selon leur classe de taille. Il existe une différence significative lorsque l'on compare la distribution des vestiges après tamisage à sec des sédiments (Lot 1) et celle qui est obtenue après tamisage à l'eau (Lot 1+Lot 2;  $\chi^2 = 102,96$ ,  $ddl = 4$  et  $p_{\text{value}} < 0,001$ ). En revanche, il n'existe pas de différence significative dans la distribution des vestiges selon leur taille après que les vestiges aient été collectés directement dans le tamis ou collectés après séchage des sédiments.

La classe composée des lièvre-renard-blaireau-glouton est plus illustrative. Par rapport à la première triennale, le nombre de pièces n'a cessé de croître; la deuxième triennale a permis de récolter 1,8 fois plus de vestiges et la troisième triennale 3,5 fois plus. Ici encore, la méthode de tamisage employée conditionne directement la distribution des vestiges selon leur taille. Des différences significatives existent lorsque l'on compare la distribution des vestiges selon leur taille entre la première triennale de fouille et les deux dernières ( $\chi^2 = 180$  avec  $ddl = 7$  et  $p_{\text{value}} < 0,001$ ); le tamisage à l'eau des sédiments permet de récolter des vestiges de plus petite taille et ce, en plus grande proportion. Des différences tout aussi significatives existent entre les deux dernières triennes ( $\chi^2 = 121,8$  avec  $ddl = 8$  et  $p_{\text{value}} < 0,001$ ) lorsque l'on compare la distribution des vestiges par classe de taille pour les éléments inférieurs à 9 cm. Ici, le tri des refus de tamis une fois ceux-ci secs permet de récolter davantage d'éléments de petite dimension; les éléments inférieurs à 1 cm représentent 12 % du total des éléments récoltés lors de la deuxième triennale alors qu'ils constituent plus du quart lors de la dernière triennale.

### 3.2.3. Représentation anatomique

Les méthodes de tamisage employées ont fortement influencé la représentation anatomique des différents taxons présents à l'Igüe du Gral. Dans le cas du groupe belette-hermine, les discussions sont relativement limitées en raison du faible nombre de restes. Néanmoins, force est de constater que le perfectionnement des méthodes de traitement du sédiment a fortement diversifié la représentation anatomique de ce groupe (Fig. 4). Le premier résultat notable est une diversification des éléments trouvés suite aux opérations de tamisage à l'eau, contrairement au tamisage à sec du sédiment. En effet, suite aux campagnes de fouilles menées lors de la première triennale, le profil anatomique s'apparente beaucoup à ce qui est couramment décrit dans les sites fossilifères fouillés anciennement avec une prédominance d'éléments allongés tels que les os longs. Le profil anatomique du Lot 2 reflète quant à lui ce qui pourrait être interprété comme résultant d'activités de pelleterie avec une prédominance d'éléments crâniens, la présence de squelette axial et dans une moindre mesure d'éléments des ceintures ainsi que de nombreux os longs, les os des extrémités des pattes étant complètement absents. Ce résultat montre que le tri des refus de tamis de vestiges encore humides peut entraîner des distorsions conduisant à de mauvaises interprétations des ensembles osseux. Lorsque le sédiment a été tamisé sous l'eau, le tri d'un sédiment encore humide ne permet de récolter que les éléments les plus grands. En effet, la comparaison des Lots 2 et 3 montre que les éléments les plus petits (os courts, métapodes et dents isolées) sont uniquement identifiés après une opération de tamisage à l'eau et tri du refus une fois sec.

Concernant le groupe lapin-putois, bien que la proportion des éléments crâniens soit constante au cours du temps, l'augmentation des proportions des éléments de petites dimensions est perceptible au cours du temps. Ainsi, le tamisage à l'eau et le tri des refus de tamis une fois qu'ils sont secs a provoqué une hausse significative de la proportion tant des os courts que des dents isolées ou encore d'éléments du thorax très fragiles et souvent fragmentés. Pour le groupe des « grosses bêtes à fourrure » la même tendance peut s'observer avec une augmentation de la proportion des os courts aux dépens d'éléments de plus grande dimension comme les os longs. Des différences hautement significatives de proportions des différentes portions anatomiques sont notées entre la première et la deuxième méthode de tamisage ( $\chi^2 = 323,65$ ,  $ddl = 7$  et  $p_{\text{value}} < 0,001$ ), mais aussi entre la deuxième et la dernière méthode de tamisage ( $\chi^2 = 97,56$ ,  $ddl = 7$  et  $p_{\text{value}} < 0,001$ ).

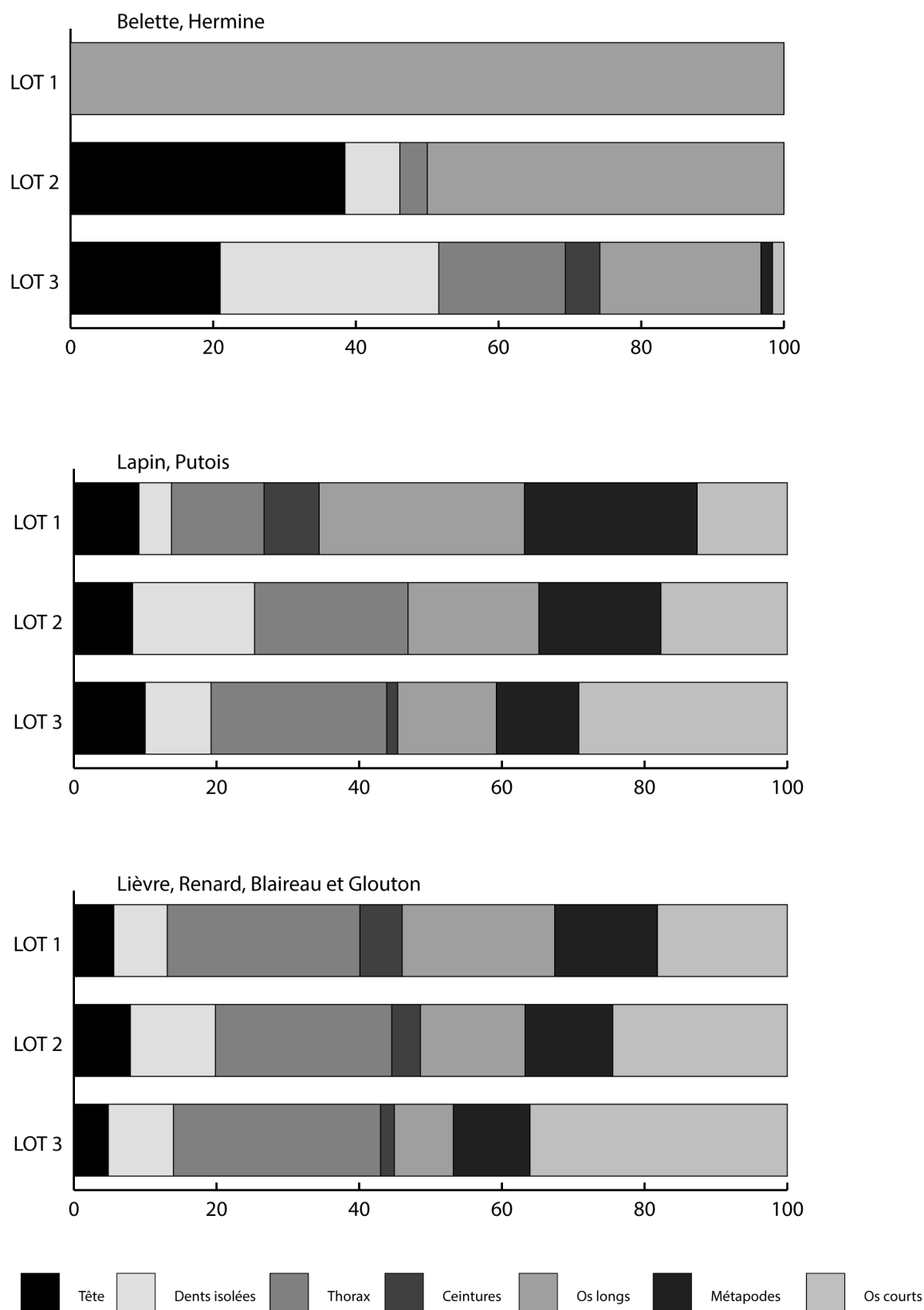


Fig. 4: Igue du Gral: Représentation anatomique (% du nombre de restes) des différents taxons regroupés par classe de taille en fonction des méthodes de fouille pratiquées.



3.3. Les léporidés

3.3.1. Les lièvres

3.3.1.1. Identification spécifique, comparaison avec les autres populations de lièvres

Les mesures des premières incisives des individus de l'Igüe du Gral comparées à celles d'individus modernes et fossiles (Fig. 5) montrent que les deux espèces de lièvre sont présentes à l'Igüe du Gral. On retrouve ainsi le lièvre variable (*L. timidus*) en grand nombre et dans une moindre mesure le lièvre brun (*L. europaeus*).

Par ailleurs, l'analyse ostéométrique des éléments squelettiques des lièvres de l'Igüe du Gral (Tab. 3) ne montre aucune différence significative avec les populations des gisements géographiquement proches, à l'exception du tibia et du calcanéus ( $p < 0,01$ ). La taille corporelle moyenne des populations de lièvres du Sud-Ouest

de la France semble diminuer sensiblement vers la fin du Tardiglaciaire, comme le montre la Fig. 6 à travers l'exemple du calcanéus, pouvant traduire une légère amélioration climatique.

L'analyse en morphométrie géométrique 2D a révélé des différences significatives entre les populations fossiles de lièvre variable (Kruskal-Wallis avec  $p = 1,17.E^{-10}$ ) dans la taille centroïde de la troisième prémolaire inférieure (p3). Ces différences s'expriment seulement entre les p3 de lièvre variable du Sud-Ouest et ceux du Sud-Est de la France, où ces dernières sont de plus petites dimensions. Toutefois, la conformation de cette dent ne montre aucune structuration claire de la variation phénotypique entre les populations (Fig. 7A), quelle que soit la géographie (i.e., Sud-Ouest / Sud-Est; MANOVA avec  $p = 0,91$ ) ou la chronologie (i.e., MIS 2 / MIS 3; MANOVA avec  $p = 0,79$ ). En outre, nous n'observons pas de conformation caractéristique d'une population (Fig. 7B). Pour

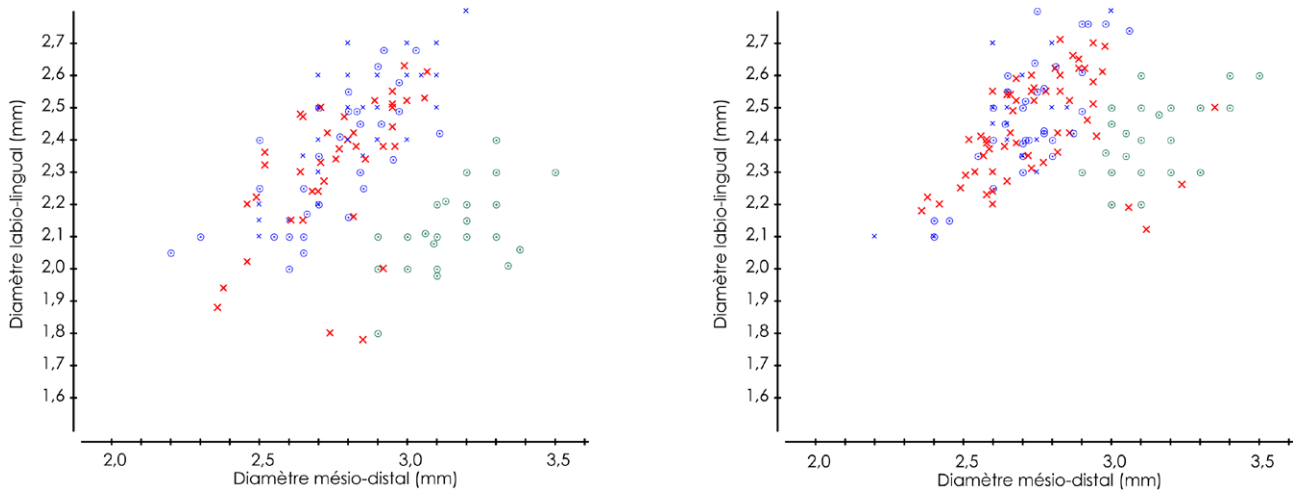


Fig. 5 : Igüe du Gral : comparaison de deux mesures des incisives supérieures (gauche) et inférieures (droite) de lièvre. En bleu *Lepus timidus*, en vert *Lepus europaeus*, en rouge individu de l'Igüe du Gral. Les croix correspondent aux individus fossiles, les ronds aux individus actuels.

Tableau 3 : Mesures réalisées sur les restes de lièvre de l'Igüe du Gral. DI : longueur du diastème ; SDI : longueur de la série dentaire ; HM : hauteur de la mandibule ; DCG : diamètre de la cavité glénoïde ; DAP : diamètre antéro-postérieur ; DT : diamètre transversal ; L : longueur ; col : col de la scapula ; dist. : extrémité distale ; prox. : extrémité proximale ; troc. : trochlée ; acét. : acétabulum ; Larg : largeur. n : nombre ; m : moyenne ; s : écart-type ; min : valeur minimum ; max ; valeur maximum.

Taxon	Mandibule			Scapula		Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus		
	DI	SDI	HM	DCG	DAP col	DT dist.	L troc.	DAP acet.	DT acet.	DT prox.	DT dist.	DT prox.	DT dist.	DAP dist.	L tot.	Larg.	
<i>Lepus sp.</i>	n	14	11	14	30	30	49	49	30	30	20	26	21	27	31	43	43
	m	22.45	19.09	17.16	11.83	7.60	12.27	5.84	11.74	10.80	25.28	20.12	19.65	15.39	9.59	33.30	12.92
	s	0.93	0.69	0.88	0.67	0.50	0.47	0.28	0.49	0.52	1.06	0.64	0.97	0.56	0.40	0.94	0.46
	min	21.03	18.11	15.38	10.00	6.16	11.18	5.24	10.80	10.01	23.20	18.64	18.05	13.95	8.09	31.19	11.95
	max	23.78	20.45	19.19	12.81	8.58	13.31	6.56	13.07	12.22	27.60	21.27	21.30	16.25	10.14	35.37	14.25

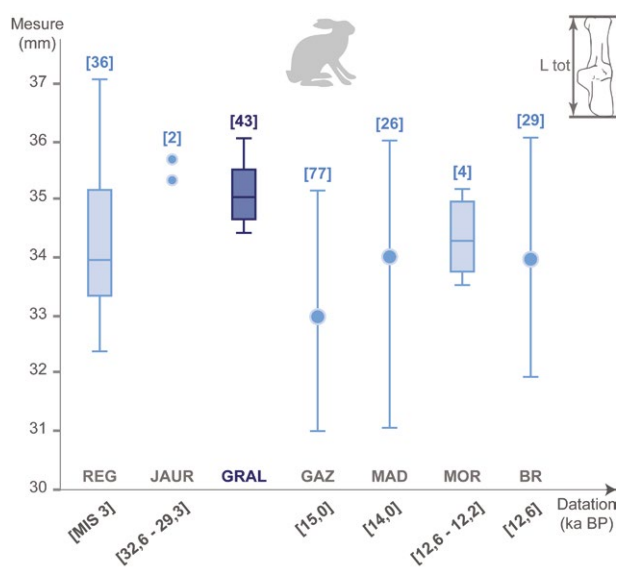


Fig. 6: Igue du Gral : Représentation de la longueur totale du calcaneus des lièvres de l'Igue du Gral (GRAL) comparé à d'autres populations de la fin du Pléistocène supérieur. REG: Regourdou, JAUR: Jaurens, MOR: Le Morin (Pelletier, 2018); GAZ: Grotte de Gazel (Fontana, 2003); MAD: La Madeleine, BR: Bois-Ragot (Donard, 1982). Les cercles pour GAZ, MAD et BR indiquent la taille moyenne des populations.

ces individus de la fin du Pléistocène supérieur, aucune influence notable de la taille sur la forme de la dent (i.e., allométrie) n'a été relevée ( $p = 0,33$ ).

Pour la suite de l'analyse, n'ayant pu faire la distinction spécifique des deux formes de lièvre sur la totalité du squelette osseux et dentaire, l'ensemble des restes sera analysé comme un lot unique.

### 3.3.1.2. Nombre de restes, nombre d'individus, structure de la population piégée

Le lièvre constitue, dans l'ensemble osseux analysé, le taxon le plus représenté tant en nombre de restes (NISP = 3425) qu'en nombre d'individus (Tab. 4). Le décompte, effectué pour l'ensemble des restes sans tenir compte des découpages biostratigraphiques, montre qu'au minimum la fouille de l'aven a livré les restes de 37 individus en se fiant aux calcanei trouvés dans le gisement.

En se fondant uniquement sur le degré d'ossification des os longs, nous parvenons à un nombre minimal d'individus par combinaison de 27. De ce lot, six appartiennent à la classe d'âge «Juvénile», six à la catégorie «Sub-Adulte» et quinze sont considérés comme «Adultes». Le profil de mortalité des lièvres obtenu se situe ainsi dans la zone JPO («Juveniles-Prime-Old»; Fig. 8), ce qui correspond à la structure théorique d'une population naturelle vivante (Discamps & Costamagno, 2015). Il se distingue nettement des profils générés lors d'accumulations anthropiques, essentiellement composés d'individus adultes (zone «Old»), ainsi que des accumulations produites par le hibou grand-duc, principalement dominées par des subadultes (zone «Prime»). Toutefois, bien que ce profil de mortalité se distingue des profils mis en

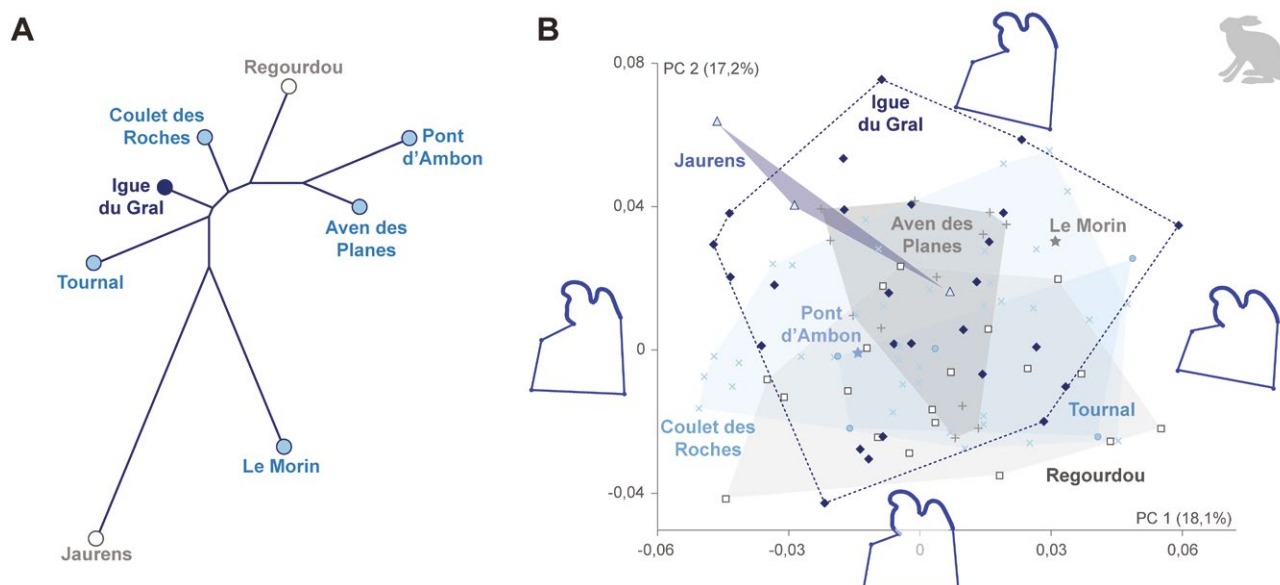


Fig. 7: Igue du Gral : Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lièvres variables de l'Igue du Gral. A: Représentation *neighbour joining* à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les individus de la fin de Pléistocène supérieur. B: Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe.

Tableau 4 : Igue du Gral : Nombre de restes déterminés (NISP), nombre minimal d'éléments (NME), nombre minimal d'individus (NMI), quantité spécifique de chaque élément (Qsp), nombre minimal de portions animales (MAU) et pourcentage de survie (%survie) pour chaque élément anatomique de lièvre.

Anatomie	NISP	NME	NMI	QSP	MAU	%SURVIE
Fragments de Crâne	111	19	19	2	10	25,7
Mandibules	77	49	29	2	25	66,2
Incisives inférieures	46	46	23	2	23	62,2
Dents inférieures isolées	99	99	16	10	10	26,8
Incisives supérieures	30	29	15	4	7	19,6
Dents supérieures isolées	125	125	10	12	10	28,2
Vertèbres cervicales	103	88	17	7	13	34,0
Vertèbres thoraciques	170	119	11	12	10	26,8
Vertèbres lombaires	183	100	15	7	14	38,6
Sacrum	33	14	14	1	14	37,8
Vertèbres caudales	57	53	11	14	4	10,2
Côtes	378	270	10	24	11	30,4
Sternèbres	34	34	7	5	7	18,4
Scapula	46	36	20	2	18	48,6
Humérus	80	56	28	2	28	75,7
Radius	85	49	27	2	25	66,2
Ulna	82	48	29	2	24	64,9
Carpies	67	68	11	16	4	11,5
Métacarpien 1	5	5	3	2	3	6,8
Métacarpien 2	52	49	25	2	25	66,2
Métacarpien 3	33	33	19	2	17	44,6
Métacarpien 4	39	37	20	2	19	50,0
Métacarpien 5	34	34	17	2	17	45,9
Coxal	70	55	30	2	28	74,3
Fémur	88	45	27	2	23	60,8
Patella	19	19	10	2	10	25,7
Tibia	87	47	28	2	24	63,5
Fibula	2	2	2	2	1	2,7
Calcanéum	61	60	37	2	30	81,1
Talus	49	49	27	2	25	66,2
Tarsiens	64	64	14	8	8	21,6
Métatarsien 2	33	32	18	2	16	43,2
Métatarsien 3	45	40	22	2	20	54,1
Métatarsien 4	45	41	21	2	21	55,4
Métatarsien 5	42	37	20	2	19	50,0
Métapodes	73	60	4	18	3	9,0
Phalange 1	373	346	19	18	3	52,0
Phalange 2	192	190	12	16	22	32,1
Phalange 3	184	184	11	18	11	27,6
Sésamoïdes	29	29				
<b>TOTAL</b>	<b>3425</b>	<b>2760</b>				

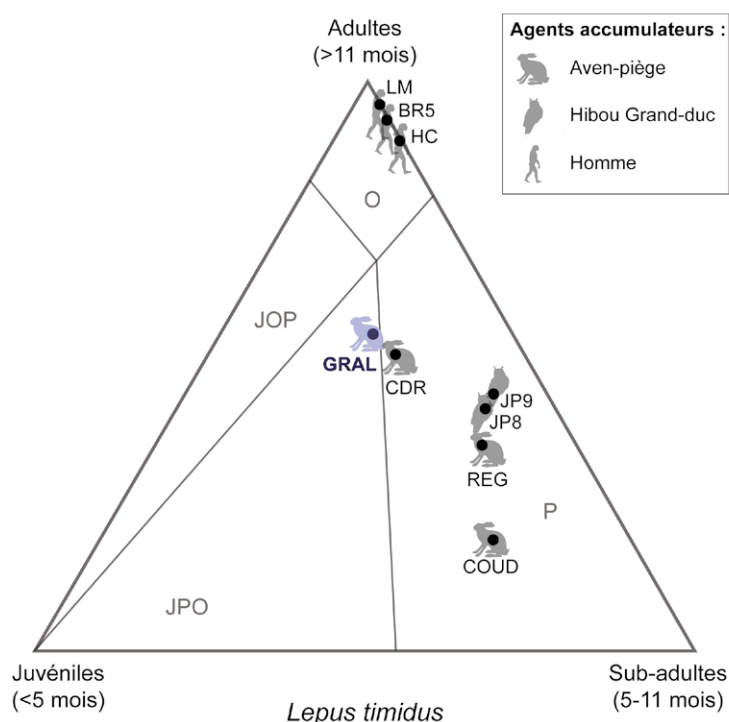


Fig. 8: Igue du Gral: Profils de mortalité des lièvres de l'Igue du Gral (GRAL) comparés à d'autres collections de référence. CRD: Coulet des Roches (Pelletier *et al.*, 2020); COUD: Coudoulous II, BR5: Bois-Ragot (Cochard, 2004b); REG: Regourdou (Pelletier *et al.*, 2015); JP8: Jean-Pierre 1 couche 8, JP9: Jean-Pierre 1 couche 9 (Gay, 2011); LM: La Madeleine (Fontana & Chauvière, 2007); HC: Hauterive-Champréveyres (Morel & Müller, 1997). Les divisions des diagrammes correspondent à celles proposées par Discamps & Costamagno (2015). JOP: Juveniles-Old-Prime; JPO: Juveniles-Prime-Old; P: Prime; O: Old. Les intervalles des confiances ne sont pas figurés pour plus de clarté.

évidence dans d'autres avens comme à Regourdou ou à Coudoulous II, il est très proche de celui retrouvé à l'aven du Coulet des Roches.

### 3.3.1.3. Représentation squelettique

Tous les éléments du squelette sont représentés, démontrant ainsi que les carcasses sont arrivées entières dans l'aven. Les proportions des éléments squelettiques peuvent être d'abord appréciées à travers le pourcentage de survie. Il apparaît que les valeurs les plus faibles sont enregistrées à partir d'éléments fragiles comme les vertèbres, les fragments de crânes ou les côtes et sur des éléments de petite taille tels les carpiens, le premier métacarpien, les deuxièmes ou troisièmes phalanges. Les rapports de proportions calculés confrontés aux données de densité osseuse montrent qu'il existe une relation positive entre les deux variables (Fig. 9). Ainsi il est probable que l'ensemble osseux de lièvre ait été soumis à des processus post-dépositionnels ayant affecté sa préservation. Seul un individu a été trouvé en connexion anatomique. Situé dans le secteur « arrière » de la fouille, dans le carré M49, il s'agit d'un individu adulte dont la plupart des éléments du squelette ont pu être identifiés. Il repose sur son flanc gauche, la tête vers le sud (Fig. 10). A l'exception

de cet individu, tous les autres restes proviennent d'individus en totale désarticulation. Les proportions relatives d'éléments squelettiques (Tab. 5) montrent un relatif équilibre global entre les éléments crâniens et post-crâniens (PCRT/CR%=52,2 %), bien que les éléments crâniens soient légèrement sous-représentés par rapport aux éléments des os des membres (PCRAP/CR%=55,4 %; PCRLB/CR%=68,1 %). L'indice AUT/ZE% indique un déficit en autopode (36,8 %), tandis que les comparaisons entre les éléments du zygopode et du stylopode (Z/E%=48,7 %) ou entre les éléments des membres antérieurs et postérieurs (AN/PO%=52,9 %) montrent des proportions équilibrées. Selon les deux premiers ratios utilisés, la représentation squelettique identifiée à l'Igue du Gral se rapproche davantage de l'accumulation d'origine naturelle en aven-piège de Coudoulous II que de celle de Regourdou (Fig. 11). L'indice AUT/ZE% révèle une meilleure représentation des extrémités des pattes qu'aux avens du Coulet des Roches (CDR), de Coudoulous II (COUD) et de Regourdou (REG), ou à la grotte Jean-Pierre 1 (JP). Dans tous les cas, l'assemblage de l'Igue du Gral se distingue relativement bien des accumulations générées par le hibou grand-duc à l'abri Jean-Pierre (Gay, 2011). A l'inverse, le fait que la

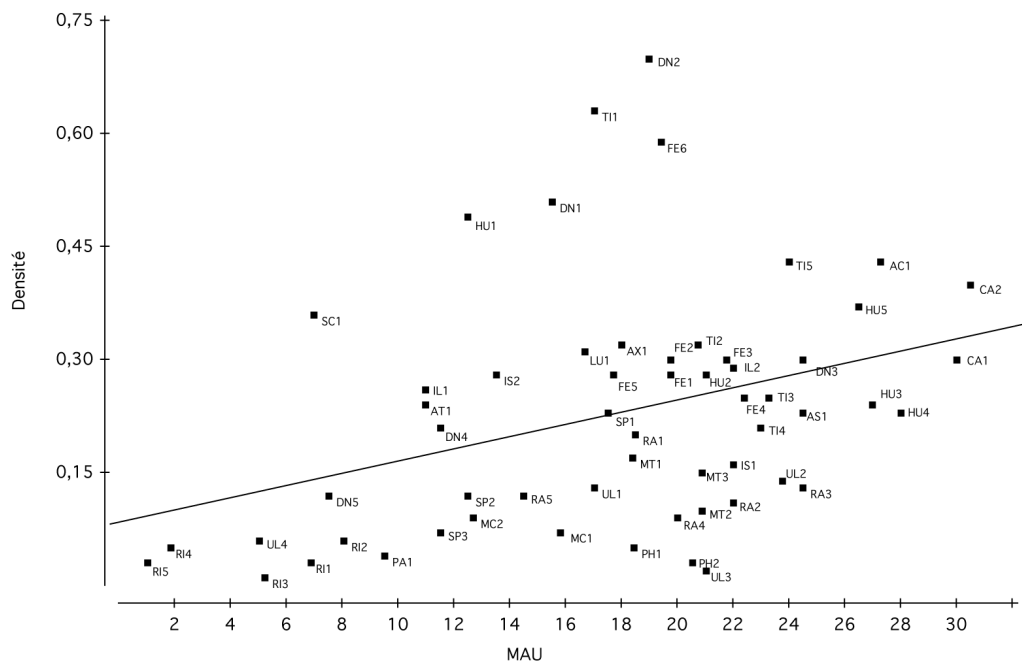


Fig. 9: Igue du Gral: Abondance des portions des différentes parties squelettiques de lièvre en fonction de leur densité. Les données de densité sont issues de Pavao & Stahl (1999).



Fig. 10: Igue du Gral: photo nadirale du seul lièvre trouvé en connexion anatomique, carré M49, altitude - 159cm. Photo J.-C. Castel, l'échelle rouge et blanche mesure quelques 10 cm.

Tableau 5: Igue du Gral: Proportions des différentes parties du squelette des lièvres variables et des lapins de l'Igue du Gral, avec intervalles de confiance de 95%.

Indice	<i>L. timidus</i>	<i>O. cuniculus</i>
PCRT/CR%	53,2 ± 1,9 %	52,5 ± 4,9 %
PCRAP/CR%	56,9 ± 2,2 %	58,3 ± 5,4 %
PCRLB/CR%	69,0 ± 3,7 %	81,0 ± 6,8 %
AUT/ZE%	37,6 ± 2,4 %	22,4 ± 5,1 %
AN/PO%	50,7 ± 3,9 %	34,5 ± 6,9 %
Z/E%	48,9 ± 6,3 %	37,4 ± 11,2 %

représentation anatomique de l'Igue du Gral soit à la fois comparable à d'autres accumulations en avens-pièges, mais également dans une moindre mesure, aux accumulations anthropiques (cf. Bois-Ragot, BR; grotte de Gazel, GAZ), plaide pour une introduction des individus dans le gisement sous la forme de carcasses complètes.

**3.3.1.4. Fragmentation des restes**

Le taux de fragmentation moyen des ossements de lièvre est relativement faible à l'Igue du Gral. Seuls 45 % des restes sont fragmentés. D'importantes variations entre les différentes portions anatomiques peuvent être notées. Les parties les plus complètes sont les os courts et les dents isolées. Les métapodes et les éléments du thorax présentent des pourcentages de fragmentation de l'ordre



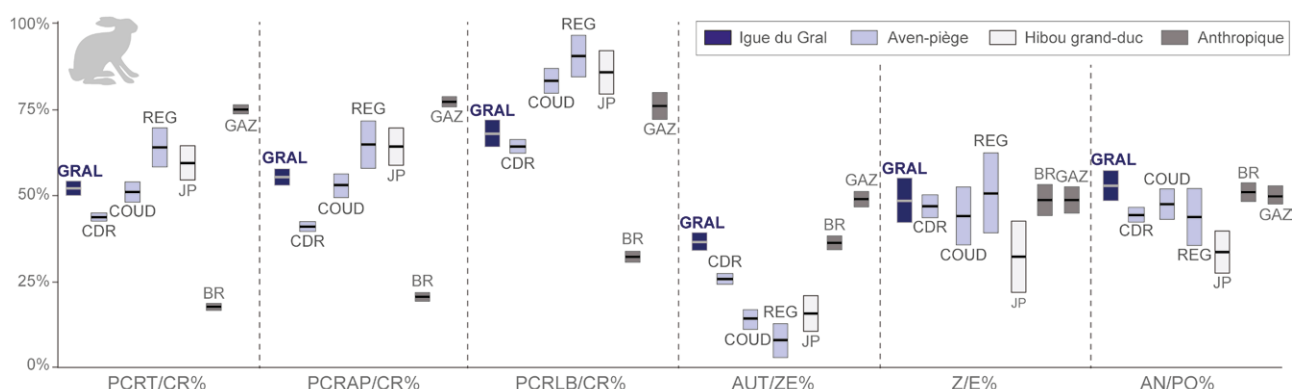


Fig. 11 : Igüe du Gral : Représentation squelettique des lièvres variables de l'Igüe du Gral (GRAL). CDR : Coulet des Roches (Pelletier *et al.*, 2020); COUD : Coudoulous II, BR : Bois-Ragot (Cochar, 2004b); REG : Regourdou (Pelletier *et al.*, 2015); JP : Grotte Jean-Pierre (Gay, 2011); GAZ : Grotte de Gazel (Fontana, 2003). Les rectangles représentent les intervalles de confiance de 95 %.

de 50 à 60 % alors que les éléments crâniens, les os longs et les ceintures présentent des valeurs beaucoup plus élevées, dépassant les 70 %.

Les 834 extrémités des os longs que nous avons à notre disposition ont été examinées (Tab. 6). Le pourcentage d'extrémités intactes est de 51 %. Les valeurs les plus faibles d'extrémités intactes sont enregistrées pour le fémur, le radius et l'ulna. Lorsque les os sont fragmentés, les cassures produites lors de la fouille sont peu fréquentes, ne dépassant jamais les 20 %. En revanche, les cassures sur os frais sont beaucoup plus nombreuses et particulièrement importantes pour les os longs du membre postérieur. Enfin, pour tous les ossements observés, les cassures produites sur os sec sont largement dominantes. En moyenne, les 2/3 des os montrent des caractéristiques propres à la fragmentation d'os dégraissés et imputables à des processus post-dépositionnels.

### 3.3.1.5. Traces de prédation

Une infime partie des restes de lièvre porte des traces de prédation; nous en avons décompté vingt-deux, ce qui représente 0,6 % du nombre total de restes déterminés pour ce genre. Dix d'entre eux portent des traces indubitables de manducation alors que trois autres peuvent être discutés. Ces traces de manducation sont identifiées sur

des os longs (8), un coxal et une vertèbre. Neuf autres restes portent des traces de dissolution assez marquées. Pour trois d'entre eux qui sont des os courts, l'amincissement des bords de fracture, la fonte de la spongiosa et la présence à leur surface de petite dépression en croissant de lune sont typiques des os semi-digérés. Pour les six autres, la question d'une dissolution dans les sédiments ou d'une dissolution par digestion se pose encore.

### 3.3.1.6. Eléments de datation

Plusieurs restes de lièvre ont fait l'objet de datations au radiocarbone. La première date a été obtenue d'après un lot d'ossements afin de dater la « couche à lagomorphes » 2L (Tab. 7). Le résultat (Ly-16390) donne 10 520±55 contemporain du GS-1. D'après les photographies prises au moment de la fouille, nous ne sommes pas assurés de l'intégrité taxinomique de ce lot, certains ossements semblent se rapporter effectivement au lièvre alors que d'autres pourraient être rapprochés du lapin de garenne. Ce lot est en outre composé des os d'individus de maturité différente. Or, ce lot pouvant être composé à la fois de lièvre brun, de lièvre variable et de lapin de garenne et par là même issu d'accumulations non synchrones, cette date ne peut donc être considérée comme fiable.

L'identification de restes de lièvre brun (*Lepus europaeus*)

Tableau 6 : Igüe du Gral : décompte des différents modes de fragmentation des os longs de lièvre.

	Intacts	sur os frais	Récente	sur os sec	Nb. d'extrémités prises en compte
Humérus	54,4 %	8,3 %	18,0 %	73,6 %	158
Radius	42,9 %	5,1 %	17,5 %	78,9 %	170
Ulna	41,2 %	9,7 %	8,6 %	81,5 %	160
Fémur	31,4 %	25,3 %	8,0 %	66,6 %	172
Tibia	60,9 %	23,9 %	18,3 %	57,7 %	174

en sommet de séquence nous a incités à réaliser une datation radiocarbone afin de documenter la présence de l'espèce dans la région contribuant ainsi au débat sur la recolonisation du territoire par les faunes post-glaciaires. Le résultat obtenu (Beta-426805) est de  $6340 \pm 30$  BP (7417-7167 calBP) montre que le lièvre brun est présent sur le Causse lors de la chronozone de l'Atlantique (Tab. 7).

### 3.3.2. Le lapin de garenne

#### 3.3.2.1. Comparaison avec les autres populations de lapin de garenne

L'analyse ostéométrique (Tab. 8) de la population de l'Igue du Gral met en évidence des différences assez nettes avec la population de Regourdou (tous les  $p < 0,05$ ; Tab. 9). Entre la fin du stade isotopique 3 et la fin du Tardiglaciaire, on note une diminution significative de la taille des ossements de lapins dans le Sud-Ouest de la France [Tab. 9. Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison des dimensions des éléments du squelette de lapins de l'Igue du Gral avec différentes populations de la fin du Pléistocène inférieur. La différence est

significative quand  $p < 0,05$  (en gras)]. En revanche, la population de l'Igue du Gral ne diffère pas significativement des autres populations de la fin du Tardiglaciaire de la région, témoignant d'une certaine homogénéité, en termes de taille corporelle, des individus à la fin de cette période, probablement en lien avec des conditions environnementales proches (Fig. 12).

L'analyse en morphométrie géométrique 2D ne fait apparaître aucune différence significative dans la taille centroïde de la p3 entre les individus de l'Igue du Gral et les autres populations tardiglaciaires du Sud-Ouest de la France (Wilcoxon avec tous les  $p > 0,05$ ). Ces populations tardiglaciaires diffèrent cependant significativement des individus de la fin du stade isotopique 3 de Regourdou (Wilcoxon avec tous les  $p < 0,01$ ). En outre, la structuration de la variation phénotypique indique également une subdivision entre les populations du stade isotopique 3 et du stade isotopique 2 (Fig. 13A; MANOVA avec  $p = 0,02$ ). La population de l'Igue du Gral montre clairement une plus grande affinité phénotypique avec les populations du Pont d'Ambon, de l'abri du Morin, de l'abri Murat et du Moulin-du-Roc. La variation de la forme de p3 correspond principalement à un approfondissement / rétrécissement de l'antéroflexide associé à l'agrandissement/

Tableau 7 : Igue du Gral : Résultats des datations radiocarbone obtenus sur des éléments de léporidé, lièvre brun, lapin de garenne, glouton et blaireau.

Références	Taxons	Anatomie	Code Labo	Age	delta	Age (BP) calibré 99,7 %
GRAL03-Q47	<i>Lepus + Oryctolagus</i>	Divers éléments	Ly-16390	10520	55	12098-12723
GRAL02-P43-54	<i>Lepus europaeus</i>	Mandibule	Beta-426805	6340	30	7161-7420
GRAL10-P43-395	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Fémur	Ly-11697 (SacA39168)	11610	90	13182-13770
GRAL03-P48-1	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Fémur	Ly-11698 (SacA39169)	11110	70	12764-13181
GRAL10-R47-865	<i>Gulo gulo</i>	Métacarpien 2	Ly-12292 (SacA42810)	19810	120	23326-24269
GRAL02-L49-113	<i>Meles meles</i>	Métatarsien 1	Ly-12848 (SacA-45103)	1250	30	1065-1286

Tableau 8 : Mesures réalisées sur les restes de lapin de garenne de l'Igue du Gral. DI : longueur du diastème ; SDI : longueur de la série dentaire ; HM : hauteur de la mandibule ; DCG : diamètre de la cavité glénoïde ; DAP : diamètre antéro-postérieur ; DT : diamètre transversal ; L : longueur ; col : col de la scapula ; dist. : extrémité distale ; prox. : extrémité proximale ; troc. : trochlée ; acét. : acétabulum ; Larg : largeur. n : nombre ; m : moyenne ; s : écart-type ; min : valeur minimum ; max : valeur maximum.

Taxon		Mandibule			Scapula		Humérus		Os coxal		Fémur		Tibia			Calcaneus	
		DI	SDI	HM	DCG	DAP col	DT dist.	L troc.	DAP acet.	DT acet.	DT prox.	DT dist.	DT prox.	DT dist.	DAP dist.	L tot.	Larg.
<i>O. cuniculus</i>	n	3	2	3	5	5	17	17	5	5	2	4	3	7	7	10	10
	m	16.17	14.86	13.62	7.50	4.66	8.69	4.05	7.75	7.25	-	12.79	13.34	11.02	6.15	22.41	8.84
	s	-	-	-	0.31	0.29	0.23	0.11	0.29	0.20	-	0.50	-	0.68	0.39	0.87	0.26
	min	15.49	14.61	13.15	7.06	4.42	8.32	3.85	7.32	7.00	14.6	12.28	12.72	9.97	5.85	20.99	8.44
	max	16.43	15.11	14.31	7.86	5.12	9.18	4.26	8.11	7.56	15.04	13.23	14.42	11.83	6.99	23.75	9.29

Tableau 9: Résultat du test de Wilcoxon. Comparaison des dimensions des éléments du squelette de lapins de l'Igüe du Gral avec différentes populations de la fin du Pléistocène inférieur. La différence est significative quand  $p < 0,05$  (en gras).

Eléments	Mesures	Regourdou	Moulin du Roc	Pont d'Ambon c.4	Le Morin	Murat	Pont d'Ambon c.3	Pont d'Ambon c.2
Mandibule	Di	<b>0,003</b>	0,184	0,195	0,28	0,724	-	-
	Sdi	<b>0,033</b>	0,363	-	0,296	0,127	-	-
	Hm	<b>0,001</b>	<b>0,047</b>	-	0,311	0,625	-	-
Scapula	DCG	<b>&lt;0,001</b>	0,577	-	0,659	0,328	-	-
	DAP col	<b>0,003</b>	0,414	-	0,931	0,288	-	-
Humérus	Dt dist.	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>	0,556	0,092	<b>0,023</b>	-	-
	L troc.	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,044</b>	<b>0,001</b>	0,136	-	-
Coxal	DAP acet.	<b>&lt;0,001</b>	0,17	0,193	0,162	0,94	-	-
	DT acet.	<b>&lt;0,001</b>	0,955	0,094	0,641	0,013	-	-
Fémur	DT prox.	<b>0,003</b>	0,327	-	-	-	-	-
	DT dist.	<b>&lt;0,001</b>	0,078	-	0,19	-	-	-
Tibia	DT prox.	<b>&lt;0,001</b>	0,169	-	0,803	0,694	-	-
	DT dist.	<b>&lt;0,001</b>	0,005	-	0,386	1	-	-
	DAP dist.	<b>&lt;0,001</b>	0,146	-	0,27	0,518	-	-
Calcaneus	L tot.	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,008</b>	0,494	0,371	0,958	0,892	0,918
	DT	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,017</b>	0,418	0,585	0,525	0,87	0,723

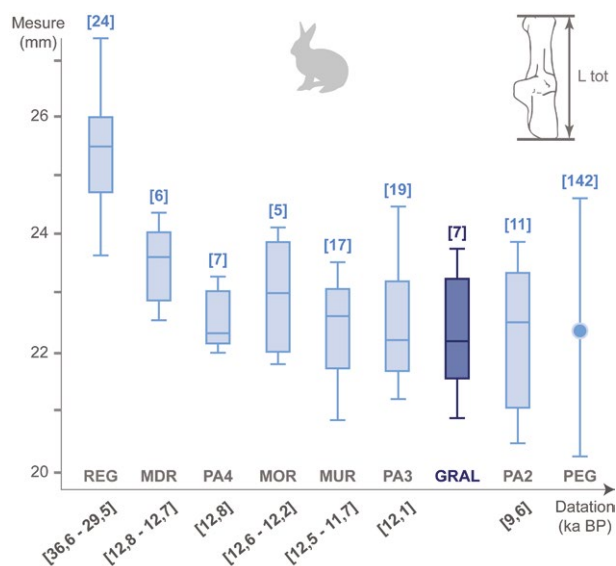


Fig. 12: Igüe du Gral: Représentation de la longueur totale du calcaneus des lapins de l'Igüe du Gral (GRAL) comparée à d'autres populations de la fin du Pléistocène supérieur. REG: Regourdou; MDR: Moulin-du-Roc; PA: Pont d'Ambon, couche 4, 3 et 2; MOR: Le Morin; MUR: Murat (Pelletier, 2018); PEG: Pégourié (Séronie-Vivien, 1994). Le cercle de PEG indique la taille moyenne de la population.

rétrécissement des antéroconides lingual et vestibulaire, ainsi que du paraflexide (Fig. 13B). La population de Regourdou (stade isotopique 3) possède davantage une surface occlusale rectangulaire, avec un entoconide et un paraflexide bien marqués. L'antéroflexide est moins profond et les antéroconides sont asymétriques avec un antéroconide lingual subcarré. En revanche, les populations du stade isotopique 2 présentent des dents à morphologie carrée, un paraflexide discret voire absent, mais avec deux grands antéroconides plus allongés associés à un antéroflexide profond. Enfin, la composante allométrique indique un impact significatif ( $p < 0,001$ ), mais relativement faible de la taille sur la forme de la dent (7,74 %).

### 3.3.2.2. Nombre de restes, nombre d'individus, structure de la population piégée

Le lapin de garenne est la deuxième espèce la plus représentée dans notre ensemble avec plus de 532 restes (Tab. 10). Comme pour les restes de lièvre, nous remarquons que ceux de lapin de garenne sont assez peu fragmentés; il existe une bonne corrélation entre le nombre de restes déterminés et le nombre minimal d'éléments présents dans l'ensemble osseux. Cette corrélation est hautement significative ( $R=0,915$ ,  $ddl = 36$ ) et plus de 91 % de la variance totale est exprimée par la droite de régression. Dix-sept individus ont été décomptés d'après les restes de fémurs, quatorze d'après les humérus et



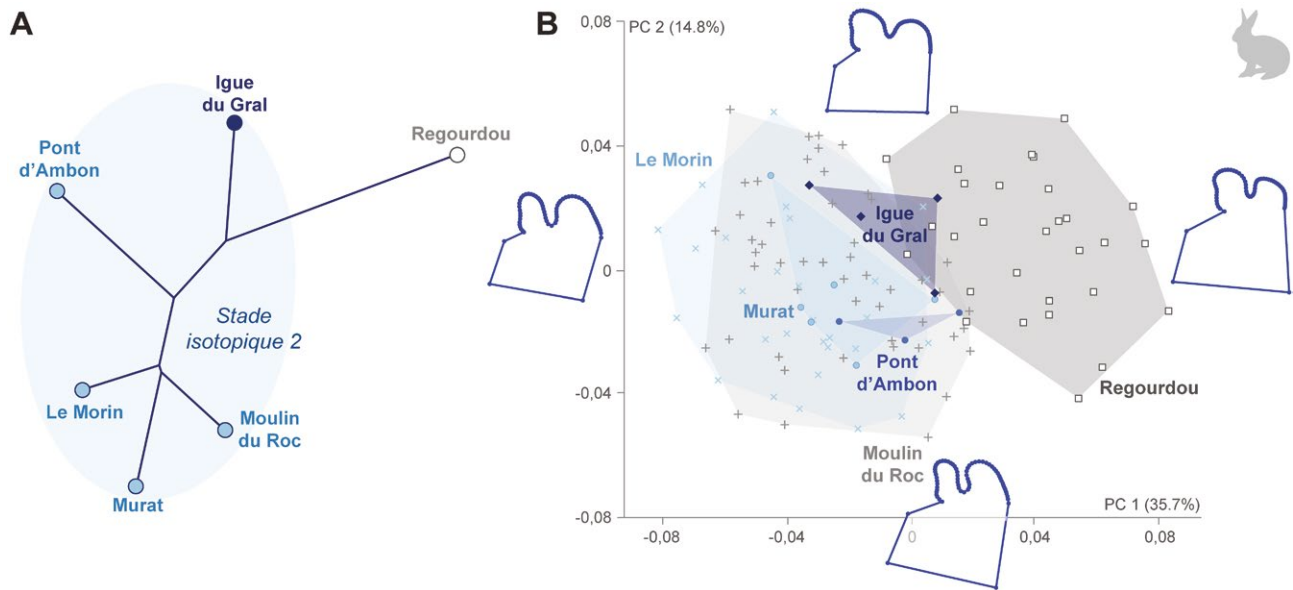


Fig. 13: Igue du Gral: Morphométrie géométrique 2D sur la p3 des lapins de l'Igue du Gral. A: Représentation *neighbour joining* à partir des distances de Mahalanobis et présentant les similitudes de conformation globale de la p3 entre les individus de la fin de Pléistocène supérieur. B: Analyse en composantes principales avec visualisation des différences de conformation le long des axes 1 (PC1) et 2 (PC2) aux valeurs extrêmes de chaque axe.

treize d'après les deuxièmes métatarsiens. Le degré d'épiphyssation des fémurs nous autorise à décompter sept juvéniles, quatre subadultes et six adultes. Situé dans la zone JPO (Fig. 14), le profil de mortalité des lapins permet de distinguer l'Igue du Gral des accumulations anthropiques, ou générées par le blaireau et le dhole, ces derniers chassant/capturant préférentiellement les individus adultes. En comparaison, le profil se rapproche alors plus des autres accumulations générées par des prédateurs solitaires tels que le renard (Sanchís & Pascual Benito, 2011), le hibou grand-duc (Lloveras *et al.*, 2009) ou le vautour percnoptère (Sanchís *et al.*, 2014). Toutefois, il est davantage proche des accumulations par mortalité naturelle sans prédation, mais présente plus d'affinité avec l'accumulation de type accidentelle en aven-piège du Coulet des Roches que de type attritionnelle (LSC), ce dernier étant caractérisé par la présence et l'abondance de restes de jeunes lapereaux (*i.e.*, < 2 semaines; Pelletier *et al.*, 2016).

### 3.3.2.3. Représentation squelettique

L'abondance des restes de lapin de garenne dans l'aven a été confrontée aux données de densité osseuse mesurées par Pavao & Stahl (1999). Bien que très faible, il existe une relation positive ( $R^2 = 0,1635$ ,  $p < 0,001$ ) (Fig. 15). A cela, il convient de rajouter le facteur des méthodes de fouille employées. En effet, si les restes de lapin ont été découverts à chaque campagne de fouilles, on peut remarquer que près de la moitié a été découverte à l'issue des trois premières années (2001-2003), les effectifs diminuant par la suite de plus de la moitié. Comme nous

le verrons plus loin, les restes de lapin sont essentiellement localisés dans la partie sommitale du remplissage. Ainsi, la fouille progressant et peu de nouveaux carrés étant ouverts, les effectifs ont diminué à chaque année de fouille. Or, comme nous l'avons vu précédemment, les méthodes de fouille employées durant la première triennale n'ont pas autorisé la collecte des restes de manière exhaustive. Ainsi, la grande disparité observée dans la représentation des différentes portions anatomiques du lapin de garenne peut-elle être expliquée; l'absence de tamisage a favorisé la collecte des éléments de grandes dimensions et/ou à forte densité osseuse. Ce faisant, les éléments les plus petits ou les éléments de faible constitution, s'ils étaient fragmentés, n'ont pas été recueillis. Nous sommes donc face à un ensemble osseux dominé par les os longs des membres, les éléments de l'autopode les plus grands et plus robustes, l'os coxal et les vertèbres lombaires. Les ossements ne rentrant pas dans ces catégories sont tous sous-représentés, car ils sont de petite taille et/ou ils montrent une densité osseuse relativement faible (Pavao & Stahl, 1999). Aucun reste n'a été trouvé en connexion anatomique.

La représentation squelettique de l'assemblage de lapin de garenne à l'Igue du Gral (Fig. 16) est similaire à celle observée précédemment chez le lièvre variable. Les éléments crâniens et post-crâniens ont été trouvés en proportions similaires (PCRT/CR%=50,0 %), mais les éléments crâniens sont sous-représentés par rapport aux éléments des os des membres (PCRAP/CR%=55,7 %; PCRLB/CR%=83,7 %). Ces trois rapports semblent marquer la singularité de l'ensemble osseux de lapins de l'Igue du

Tableau 10: Igüe du Gral : Nombre de restes déterminés (NISP), nombre minimal d'éléments (NME), nombre minimal d'individus (NMI), quantité spécifique propre à chaque élément dans un squelette (Qsp), nombre minimal de portions animales(MAU) et pourcentage de survie (%survie) pour chaque élément de lapin de garenne.

Anatomie	NISP	NME	NMI	QSP	MAU	% Survie
Fragment de crâne	26	12	8	2	6	35,3
Incisives supérieures isolées	7	7	4	4	2	10,3
Dents supérieures isolées	21	21	2	12	2	10,3
Mandibules	18	15	8	2	8	44,1
Incisives inférieures isolées	6	6	4	2	3	17,6
Dents inférieures isolées	13	13	2	10	1	7,6
Vertèbres cervicales	11	11	4	7	2	9,2
Vertèbres thoraciques	14	14	2	12	1	6,9
Vertèbres lombaires	34	30	5	7	4	25,2
Sacrum	2	2	2	1	2	11,8
Vertèbres caudales	0	0	0	14	0	0,0
Côtes	32	27	2	24	1	6,6
Sternèbres	1	1	1	7	0	0,8
Scapulas	7	7	4	2	4	20,6
Humérus	28	24	14	2	12	70,6
Radius	13	11	6	2	6	32,4
Ulna	16	14	8	2	7	41,2
Carpies	3	3	2	16	0	1,1
Métacarpiens 1	0	0	0	2	0	0,0
Métacarpiens 2	5	5	4	2	3	14,7
Métacarpiens 3	8	8	5	2	4	23,5
Métacarpiens 4	2	2	2	2	1	5,9
Métacarpiens 5	3	3	2	2	2	8,8
Os Coxal	15	12	8	2	6	35,3
Fémurs	31	23	17	2	12	67,6
Patellas	3	3	2	2	2	8,8
Tibias	31	19	11	2	10	55,9
Tarsiens	3	3	2	8	0	2,2
Calcanéums	14	14	10	2	7	41,2
Talus	3	3	2	2	2	8,8
Métatarsiens 2	23	22	13	2	11	64,7
Métatarsiens 3	23	23	12	2	12	67,6
Métatarsiens 4	17	14	8	2	7	41,2
Métatarsiens 5	12	11	6	2	6	32,4
Métapodes	15	15	1	2	8	44,1
Phalanges 1	38	37	2	18	2	12,1
Phalanges 2	19	19	2	16	1	7,0
Phalanges 3	15	15	1	18	1	4,9
Sésamoïdes	0					
<b>Total</b>	<b>532</b>	<b>469</b>	<b>17</b>			

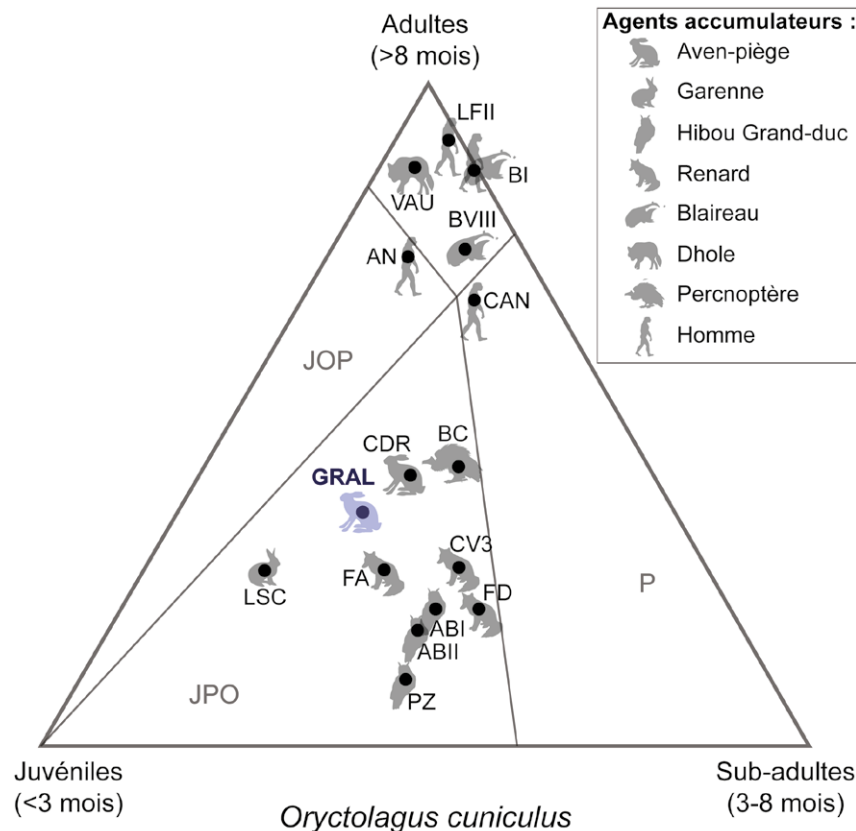


Fig. 14: Igue du Gral: Profils de mortalité des lapins de l'Igue du Gral (GRAL) comparés à d'autres collections de référence. AN: Anecrial (Brugal, 2006); CAN: Les Canalettes (Cochard *et al.*, 2012); LFII: La Faurélie II (Cochard, 2004a); VAU: Grotte Vaufrey (Cochard, 2007); BI: Bettant I, BVIII: Bettant VIII (Mallye *et al.*, 2008); BC: Benaxuai Caves (Sanchis *et al.*, 2014); CDR: Coulet des Roches (Pelletier *et al.*, 2020); FA: accumulation de renard, FD: tanière de renard, ABI: Aigües de Busot I, ABII: Aigües de Busot II, PZ: Penya la Zafra (Sanchis, 2000); CV3: Coveta 3 (Sanchis & Pascual Benito, 2011); LSC: Les Six Chemins (Pelletier *et al.*, 2016). Les divisions des diagrammes correspondent à celles proposées par Discamps & Costamagno (2015): JOP: Juveniles-Old-Prime; JPO: Juveniles-Prime-Old; P: Prime; O: Old. Les intervalles des confiances ont été omis pour plus de clarté.

Gral alors même qu'il est comparé à l'ensemble osseux du Coulet des Roches (CDR), un autre aven-piège. Les indices AUT/ZE%, Z/E% et AN/PO% indiquent respectivement un déficit des éléments de l'autopode par rapport au zygodode et au stylopode (15,7 %), en zygodode comparé aux os du stylopode (Z/E%=40,4 %) ou encore des éléments du membre antérieur par rapport à ceux du membre postérieur (AN/PO%=32,4 %). Les indices AUT/ZE% et Z/E% se rapprochent quasi systématiquement de ceux générés lors d'accumulations naturelles de type accidentel (cf. aven-piège, CDR) ou attritionnelle (cf. garenne, LSC), anthropogéniques (cf. l'Arbreda, ARB; La Faurélie, LF), ou encore générées par les petits carnivores terrestres (cf. renard, CV3; blaireau, BT). Cela peut s'expliquer par le fait que dans ces types d'accumulations, les carcasses de lapins sont transportées ou déposées complètes dans le site (Fig. 16), ce qui confirme bien l'introduction de squelettes complets à l'Igue du Gral. Ces mêmes rapports se démarquent légèrement de

ceux qui sont obtenus dans les ensembles osseux générés par le hibou grand-duc (cf. N2 et N1). Ce rapace peut transporter des proies complètes jusqu'au site de consommation si ces dernières sont de petite taille, mais peut aussi les décharner pour transporter les éléments les plus nutritifs.

#### 3.3.2.4. Fragmentation des restes

Le taux de fragmentation moyen des os longs de lapin est relativement faible (49,2 %). Les os les moins complets sont les éléments du crâne (91 %), ceux des ceintures (77,3 %), les os longs (76,4 %); viennent ensuite les éléments du thorax (53,4 %) et les métapodes (45,3 %). Il s'agit donc ici des éléments les moins denses et/ou d'éléments qui se fragmentent facilement. Les pourcentages les plus faibles sont obtenus sur les dents isolées et les os courts (respectivement 21 % et 5,1 %). Dans le cas des os longs (Tab. 11), lorsque ces os sont fragmentés, l'analyse de la morphologie des bords de fracture montre une nette

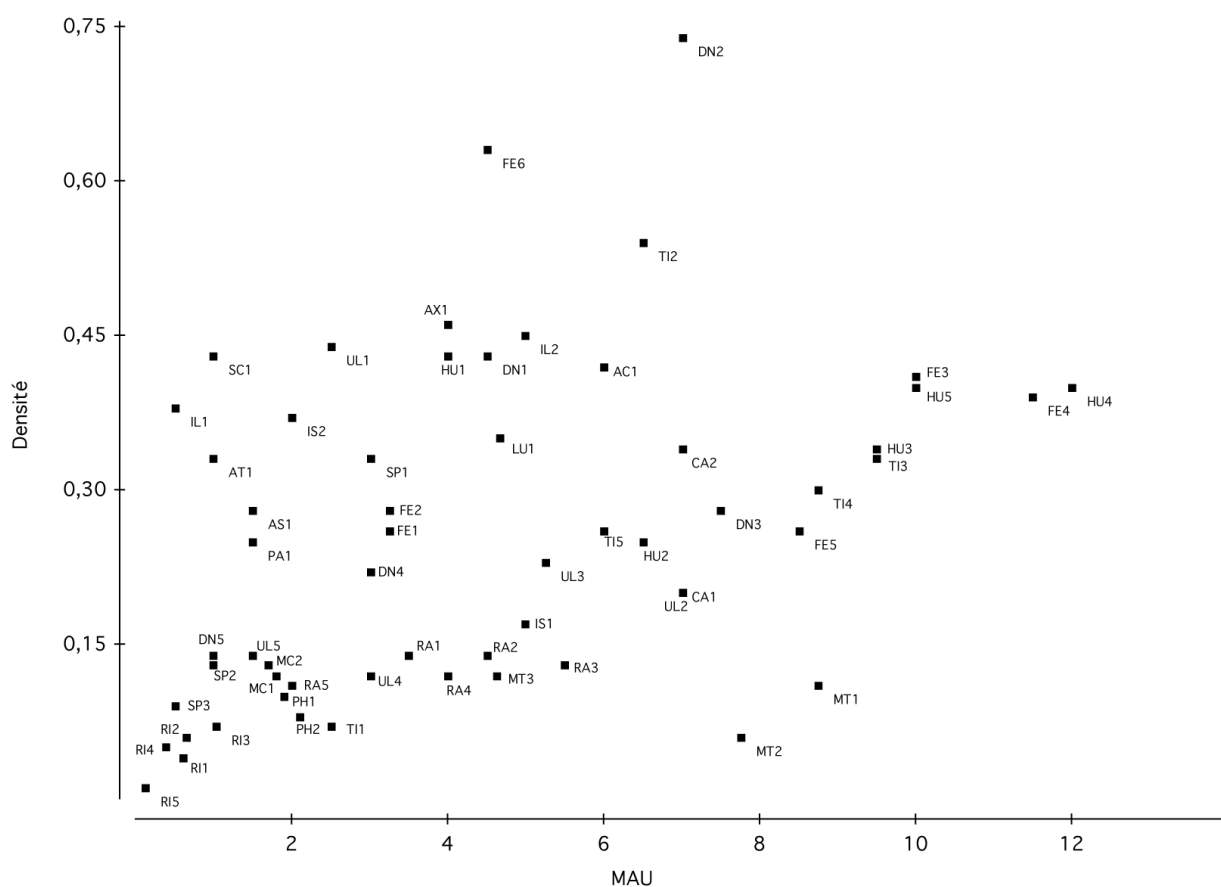


Fig. 15: Igüe du Gral: abondance des portions des différentes parties squelettiques du lapin de garenne en fonction de leur densité osseuse. VDSA: *Shape Adjusted Volume Density* selon Pavao & Stahl (1999).

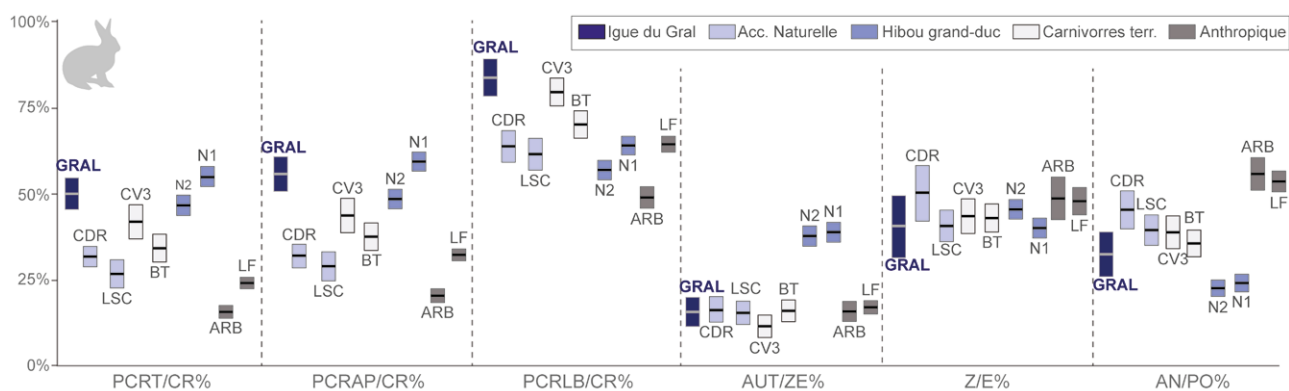


Fig. 16: Igüe du Gral: Représentation squelettique des lapins de l'Igüe du Gral (GRAL). CDR: Aven-piège, Coulet des Roches (Pelletier *et al.*, 2020); LSC: Garenne, Les Six Chemins (Pelletier *et al.*, 2016); CV3: Renard roux, Coveta 3 (Sanchís & Pascual Benito, 2011 Onda, Castellón); BT: Blaireaux, Bettant (Mallye *et al.*, 2008); N1 et N2: Hibou grand-duc, Nest 1 et Nest 2 (Lloveras *et al.*, 2009); ARB: Anthropique, Grotte de l'Arbreda (Lloveras *et al.*, 2016); LF: Anthropogénique, La Faurélie II (Cocharde, 2004b). Les rectangles représentent les intervalles de confiance de 95 %.

Tableau 11 : Igue du Gral : Décompte des différents modes de fragmentation des os longs de lapin.

	intacts	sur os frais	récente	sur os sec	Nb. d'extrémités prises en compte
Humérus	71,4	12,5	25,0	62,5	56
Radius	46,2	0,0	42,9	57,1	26
Ulna	31,6	0,0	23,1	76,9	38
Fémur	59,7	16,0	8,0	76,0	62
Tibia	53,2	6,9	20,7	72,4	62

dominance de cassure sur os secs (71 %). Les cassures récentes sont minoritaires (22 %) et une part encore plus faible (7 %) montre des bords de fracture dont la morphologie rappelle celle qui peut être observée lorsque l'os, encore grasseux, est fracturé.

### 3.3.2.5. Eléments de datation

Deux restes de lapin de garenne ont été prélevés en vue de leur datation radiocarbone. Nous avons choisi de prélever deux fémurs gauches afin d'être assurés de ne pas dater le même individu. D'autre part, les échantillons ont été prélevés dans deux secteurs suffisamment distants. Le résultat de ces dates (Tab. 7) fait apparaître un âge cohérent pour les deux échantillons qui les situe entre la fin du GI-1 et le début du GS-1.

## 3.4. Les petits carnivores

### 3.4.1. Les restes de renard

#### 3.4.1.1. Nombre de restes, nombre d'individus, structure de la population piégée

Trois cent soixante-dix-neuf restes sont attribuables au renard (Tab. 12) qui constitue ainsi le deuxième carnivore le plus représenté (en nombre de restes et en nombre

d'individus) après le loup (Boudadi-Maligne & Castel, 2024). Il existe au moins sept individus si l'on se réfère au nombre de carnassières inférieures auxquels s'ajoutent quatre juvéniles sur la base des canines déciduales inférieures identifiées. La reconnaissance d'un os pénien nous indique la présence d'au moins un mâle.

#### 3.4.1.2. Conservation des restes, représentation anatomique

Tel ce qui a été observé chez les autres taxons, les restes de renard de l'Igue du Gral présentent un bon état de conservation générale et les surfaces osseuses sont très bien préservées. Il existe une corrélation significative entre le nombre de restes identifiés et le nombre minimal d'éléments (NME) calculé ( $R = 0,932$ ,  $ddl = 40$ ) et un peu plus de 93 % de la variance totale est exprimée dans la statistique. Le rapport NME/NISP relativement fort (0,873) dépeint le caractère peu fragmenté de cet ensemble osseux, seuls 43 % des restes étant fragmenté. Toutefois, il existe aussi une corrélation très nette et hautement significative ( $p < 0,01$ ) entre la représentation des différents éléments et leur densité ; les éléments les plus denses sont les plus représentés dans l'aven (Fig. 17). Tout comme pour le lapin de garenne, aucun reste de renard n'a été trouvé en connexion anatomique.

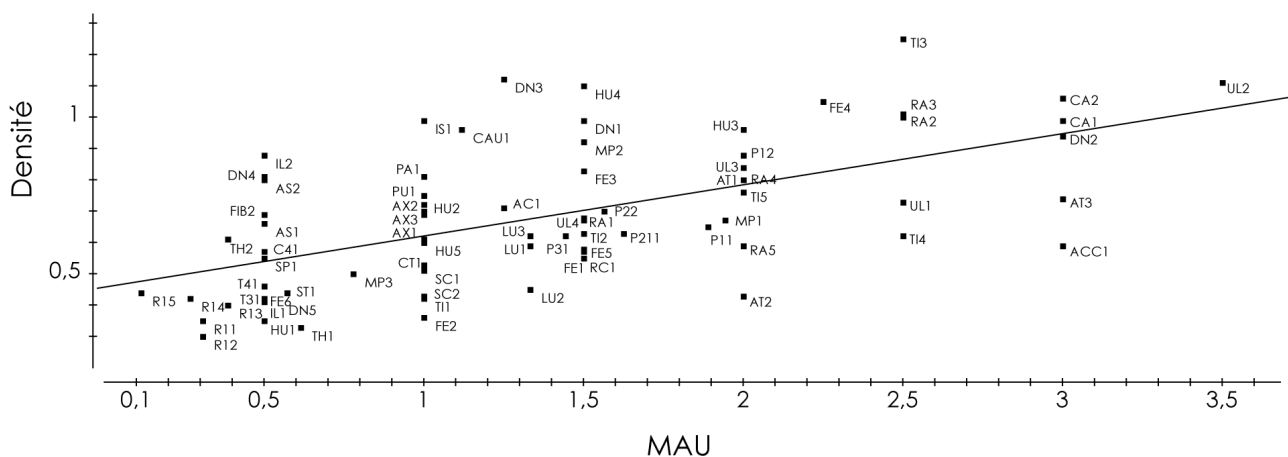


Fig. 17 : Igue du Gral : relation entre l'abondance des portions des différentes parties squelettiques du renard et leur densité osseuse.

Tableau 12 : Igüe du Gral : Nombre de restes déterminés (NISP), nombre minimal d'éléments (NME) et nombre minimal d'individus (NMI) pour chaque élément de renard.

Anatomie	NISP	NME	NMI	QSP	MAU	% Survie
Fragment de crâne	17	3	3	2	1,5	21,4
Hyoïde	1	1	1	1	1,0	14,3
Mandibules	12	6	3	2	3,0	42,9
Dents supérieures isolées	21	21	3	20	1,1	15,0
Lactéales supérieures isolées	3	3	1	14	0,2	3,1
Dents inférieures isolées	37	37	7	22	1,7	24,0
Lactéales inférieures isolées	11	11	4	14	0,8	11,2
Dents indét.	2	2	1			
Vertèbres cervicales	15	10	2	7	1,4	20,4
Vertèbres thoraciques	9	8	1	13	0,6	8,8
Vertèbres lombaires	8	8	2	6	1,3	19,0
Sacrum	1	1	1	1	1,0	14,3
Vertèbres caudales	19	18	2	16	1,1	16,1
Côtes	11	10	1	26	0,4	5,5
Sternèbres	5	4	2	9	0,4	6,3
Scapulas	1	1	1	2	0,5	7,1
Humérus	4	4	3	2	2,0	28,6
Radius	10	5	4	2	2,5	35,7
Ulna	9	7	5	2	3,5	50,0
Carpéens	10	10	4	14	0,7	10,2
Métacarpéens 1	1	1	1	2	0,5	7,1
Métacarpéens 2	6	6	5	2	3,0	42,9
Métacarpéens 3	5	5	3	2	2,5	35,7
Métacarpéens 4	5	5	4	2	2,5	35,7
Métacarpéens 5	1	1	1	2	0,5	7,1
Os Coxal	4	3	2	2	1,5	21,4
Fémurs	6	5	3	2	2,5	35,7
Patellas	2	2	2	2	1,0	14,3
Tibias	9	5	3	2	2,5	35,7
Fibula	1	1	1	2	0,5	7,1
Calcanéums	6	6	6	2	3,0	42,9
Talus	1	1	1	2	0,5	7,1
Tarsiens	5	5	2	10	0,5	7,1
Métatarsiens 2	2	2	2	2	1,0	14,3
Métatarsiens 3	6	5	5	2	2,5	35,7
Métatarsiens 4	4	4	3	2	2,0	28,6
Métatarsiens 5	4	4	3	2	2,0	28,6
Métapodes	11	10	1			
Phalanges 1	39	36	2	18	2,0	28,6
Phalanges 2	26	26	2	16	1,6	23,2
Phalanges 3	26	26	2	18	1,4	20,6
Sésamoïdes	2	2	1			
Baculum	1	1	1	1	1,0	14,3
<b>Total</b>	<b>379</b>	<b>332</b>	<b>7</b>			

### 3.4.1.3. Renard polaire ou renard roux ?

Concernant le squelette céphalique, les meilleurs résultats sont obtenus sur la proportion des tuberculeuses par rapport à celles des carnassières. Nous disposons de deux premières molaires supérieures dont les mensurations (Tableau 1 en annexe) doivent être rapportées au renard roux. En revanche, les mensurations des deuxième molaires supérieures ne permettent pas une attribution spécifique précise.

A ce jour, deux molaires inférieures, autres que la carnassière, ont été trouvées à l'Igue du Gral, la première isolée, l'autre en place dans la mandibule. Leurs mensurations (Tableaux 2 et 3 en annexe) sont comparables à celles qui sont données pour le renard roux. Dans les autres cas où la carnassière est trouvée isolée, la détermination spécifique est beaucoup plus ardue.

Pour le squelette post-crânien, les résultats de l'analyse d'Altuna (2004) sont sans équivoque ; bien que l'isatis se distingue du renard roux par ses mensurations plus faibles, seule la longueur totale des os permet une réelle discrimination. A l'Igue du Gral, les mesures effectuées sur ces os (Tableau 4 en annexe) autorisent seulement une diagnose précise du renard roux. Des os longs d'isatis peuvent être présents, mais cette analyse ne peut les discriminer de ceux de son congénère. Davantage de métapodes complets sont disponibles dans l'ensemble osseux étudié. Leurs mesures confirment la présence du renard roux dans cet ensemble, mais permettent d'identifier avec une plus grande certitude celle de l'isatis à l'Igue du Gral (Tableau 5 en annexe). Ce dernier est représenté de manière formelle par des troisièmes métacarpiens. Enfin, seul un calcanéum, parmi les deux identifiés, a pu être mesuré. Sa longueur maximale (32,3 mm) ne correspond pas à celles mesurées par Altuna (2004) [27,4 mm et 27,9 mm]. Il faut toutefois modérer ce résultat, l'échantillon publié par cet auteur étant de très faible dimension. Pour résumer, les deux espèces de renard ont pu être identifiées à l'Igue du Gal. Le renard roux supplante tant en nombre de restes qu'en nombre d'individus l'isatis qui, à ce jour, n'est représenté avec certitude que par trois restes.

Le nombre de renard se voit être transformé ; par combinaison de la latéralisation des carnassières inférieures,

des dents lactéales identifiées et par la mesure des différents os, nous pouvons dénombrer sept renards roux adultes (*Vulpes vulpes*), quatre renards juvéniles (*Vulpes* ou *Alopex*) et un isatis (*Vulpes lagopus*).

### 3.4.1.4. Traces de prédation

Près de 9 % des vestiges attribués aux vulpinés portent les traces indubitables de transformation par les carnivores (Fig. 18). Elles sont représentées par des traces de mastication (enfoncement, perforation) ainsi que des traces de digestion. Ces dernières se manifestent sur les dents par la disparition de l'émail au profit de la dentine. Sur les ossements, la fonte de l'os cortical laisse apparaître la spongiosa, allant parfois jusqu'à créer des perforations. Les bords de fracture présentent une corticale amincie et, en surface, de petites dépressions en croissant de lune peuvent être identifiées. Ainsi, l'ensemble des critères retenus par d'Errico & Villa (1997) pour décrire les os digérés sont reconnus sur certains des restes de renard de l'Igue du Gral.

Il ne semble pas exister de relation particulière entre leur anatomie et les traces en question. La présence d'os digérés dans cet ensemble osseux indique un apport via des fèces. Ces fèces peuvent avoir deux origines :

- Soit par la décomposition de cadavres de grands prédateurs (loup) qui auraient consommé des restes de renard avant leur chute
- Soit par dépôt de ces fèces par des prédateurs qui auraient survécu dans la cavité suite à leur chute, se nourrissant de carcasses de renards précédemment tombés dans l'aven. Cette présomption viendrait alors documenter la seconde hypothèse émise par Castel et collaborateurs (2010, 2008) pour expliquer la présence de restes transformés par des carnivores.

## 3.4.2. Le glouton

### 3.4.2.1. Nombre de restes, nombre d'individus

Le glouton est représenté à l'Igue du Gral par soixante restes dispersés dans le volume sédimentaire (Tab. 13). Aucune connexion anatomique n'a été relevée. Sa présence suspectée en fin d'année 2008 a été largement

Fig. 18 : Igue du Gral : Restes de renard modifiés par un prédateur. a : canine inférieure gauche semi-digérée. b : fragment de mandibule droite portant des encoches de dents. c : fragment de trigonide de carnassière inférieure se raccordant avec d, tous deux semi-digérés. e : canine inférieure gauche semi-digérée. f : extrémité proximale de radius gauche semi-digérée. g : fragment de diaphyse d'ulna gauche avec encoches, enfoncement et traces de digestion. h : seconde molaire supérieure semi-digérée. i : extrémité distale de métapode semi-digérée. j : fragment de diaphyse de fémur, notez l'élargissement du foramen nourricier et l'amincissement des bords de fracture. k : deuxième phalange (postérieure ?) avec traces de digestion, notez les bords de fracture amincis ainsi que la perforation de l'extrémité distale. l : fragment de diaphyse d'ulna gauche, notez les encoches et la morphologie des bords de fracture. m : calcanéum droit portant en sa surface de petites dépressions en forme de croissant de lune caractéristiques de la digestion. n : deuxième phalange postérieure, notez les enlèvements de matière sur la partie distale et le début de perforation de l'extrémité proximale. o : extrémité distale de métapode, ici encore on remarque un amincissement des bords de fracture et une fonte de l'os cortical. p : première phalange, la surface porte des dépressions en croissant de lune. q : coxal gauche (acétabulum) notez la fonte de la corticale au cœur du fragment et l'amincissement des bords de fracture. ▶







Tableau 13 : Igue du Gral : décompte du nombre de restes de glouton selon les éléments anatomiques identifiés.

Anatomie	NISP
Crâne	6
Dents sup. isolées	2
Lactéales sup. isolées	1
Mandibules	2
Vertèbres	11
Côtes	8
Humérus	1
Radius	1
Carpies	2
Métacarpiens	4
Fémur	1
Fibula	2
Patella	1
Tarsiens	1
Métatarsiens	2
Phalanges 1	11
Phalanges 2	3
Phalanges 3	1
<b>Total général</b>	<b>60</b>

confirmée par la découverte de nombreux restes jusqu'à la dernière campagne de fouille en 2011. Ses restes ont été identifiés sur les deux secteurs de fouille. Toutes les parties du squelette sont représentées avec une dominance apparente des éléments des pattes (Fig. 19).

En se fondant sur la latéralisation des restes, le degré de maturation des os et la présence de dents déciduales encore en place sur les hémimandibules, nous décomptons au moins un individu immature. Toutefois les mensurations des deux métacarpiens II (un gauche et un droit, tous deux immatures) renvoient à deux individus (Fig. 20).

Les observations naturalistes montrent que la maturation est très rapide chez le glouton (Rausch & Pearson, 1972 ; Wright & Rausch, 1955). Alors que les petits naissent au printemps (autour du mois de mars), à quatre mois (juillet), toutes les dents déciduales sont en place et vers 7

mois (octobre) la dentition permanente est présente. Les individus de l'Igue du Gral seraient donc morts entre juillet et octobre.

Les mensurations des os, bien qu'immatures, sont comparables à celles qui sont données par Clot (1982) pour l'individu de Labastide et comparables à leurs homologues des populations modernes (Mallye & Guérin, 2002). En nous fondant sur les mesures prises sur les deuxièmes métacarpiens retrouvés à l'Igue du Gral, et avec quelque prudence, nous pourrions avoir affaire à deux mâles (Fig. 20).

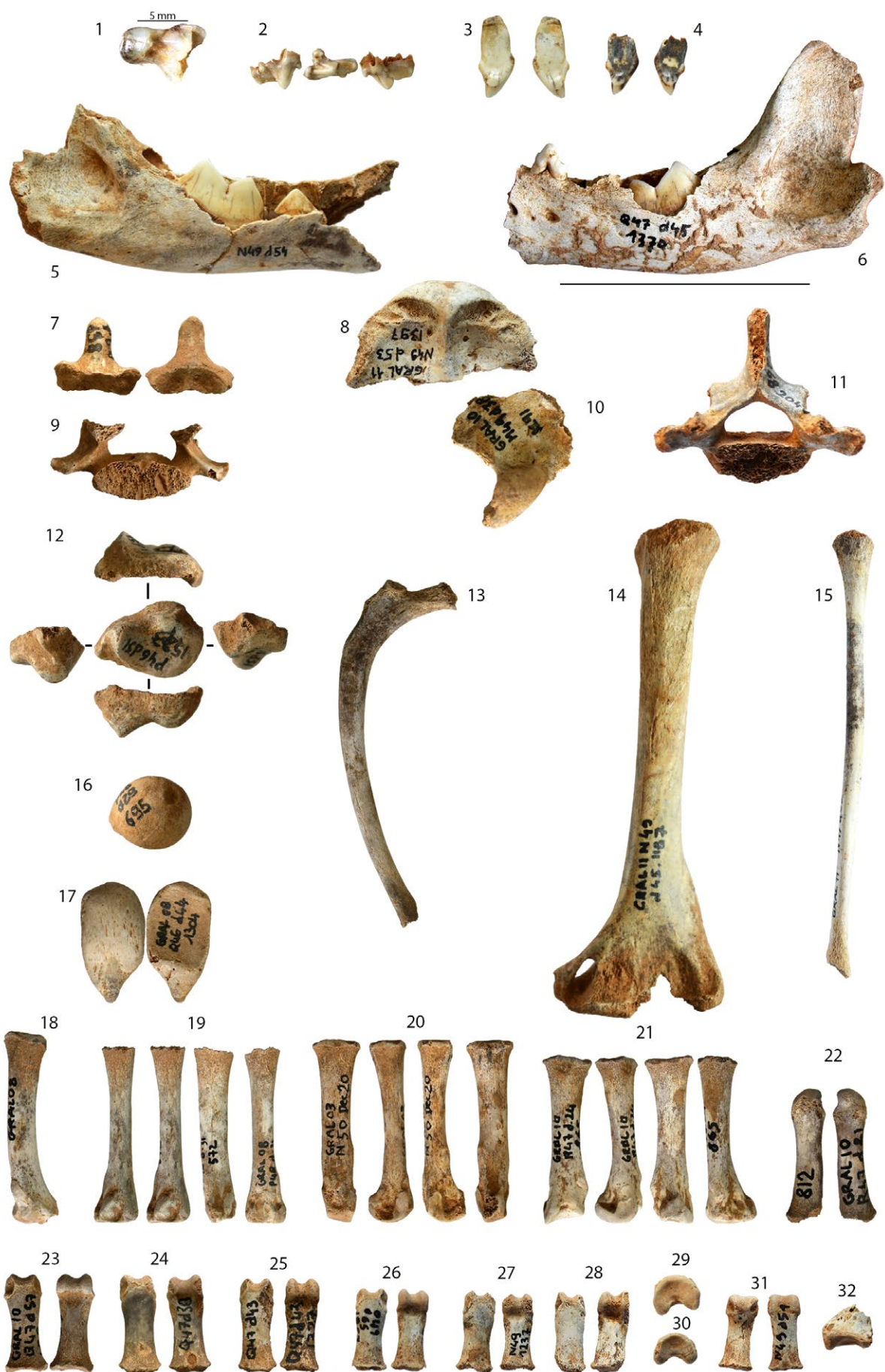
#### 3.4.2.2. Éléments de datation

L'un des deuxièmes métacarpiens a été utilisé comme support de datation radiocarbone (Tab. 7). Le résultat de cette datation [Ly-12 292 (SacA-42 810)] est de  $19\ 810 \pm 120$  (24 326-23 359 calBP) et, après calibration le situe à la fin du GS-3.

#### 3.4.3. Le blaireau

Le blaireau est représenté à l'Igue du Gral par cent vingt restes (Tab. 14) qui se rapportent, si l'on tient compte du degré de maturité des os et du degré d'usure dentaire (Hancox, 1988), à deux individus. Il s'agit d'un adulte âgé de plus de trois ans et d'un individu immature mort dans sa deuxième année de vie. Les restes de ces deux individus sont circonscrits dans deux zones distinctes de l'aven (Fig. 21). L'adulte est situé dans le secteur avant de la fouille (zone de P43) alors que les restes du jeune adulte ont été trouvés dans le secteur du fond (principalement en L49-50). L'ensemble des os du squelette a été identifié, attestant de la complétude des carcasses au moment de la mort des individus. Les deux tiers des os sont complets et la fragmentation des restes est imputable à des processus post-dépositionnels dans le sédiment ou lors de la fouille. Néanmoins, nous pouvons noter que plus des deux tiers des os nécessaires à la complétude des individus sont manquants. Deux tiers des restes ont également été découverts lors de la première triennale et il est probable que les méthodes de fouille employées alors n'aient pas autorisé la collecte des éléments les plus petits. Par rapport aux restes de renard ou de léporidés précédemment décrits, les os de blaireau montrent une patine très claire et d'aspect crayeux – sans pour autant être gras – ce qui pourrait attester de leur dépôt à une période récente dans l'histoire du remplissage de l'aven.

Fig. 19 : Igue du Gral : restes de glouton. 1 : quatrième déciduale supérieure gauche. 2 : troisième déciduale supérieure droite. 3 : deuxième incisive supérieure droite. 4 : première incisive supérieure gauche. 5 : mandibule droite. 6 : mandibule gauche. 7 : axis (dent). 8 : partie écailluse de l'occipital. 9 : deuxième ou troisième thoracique. 10 : exoccipital. 11 : première ou deuxième thoracique. 12 : épiphyse distale de radius gauche. 13 : côte gauche. 14 : humérus gauche. 15 : fibula droite. 16 : épiphyse proximale (tête) de fémur droit. 17 : patella droite. 18 : cinquième métatarsien droit. 19 : deuxième métatarsien droit. 20 : quatrième métacarpien droit. 21 : deuxième métacarpien droit. 22 : premier métacarpien droit. 23-28 : premières phalanges. 29-30 : épiphyses proximales de premières phalanges. 31 : deuxième phalange. 32 : troisième phalange. ►



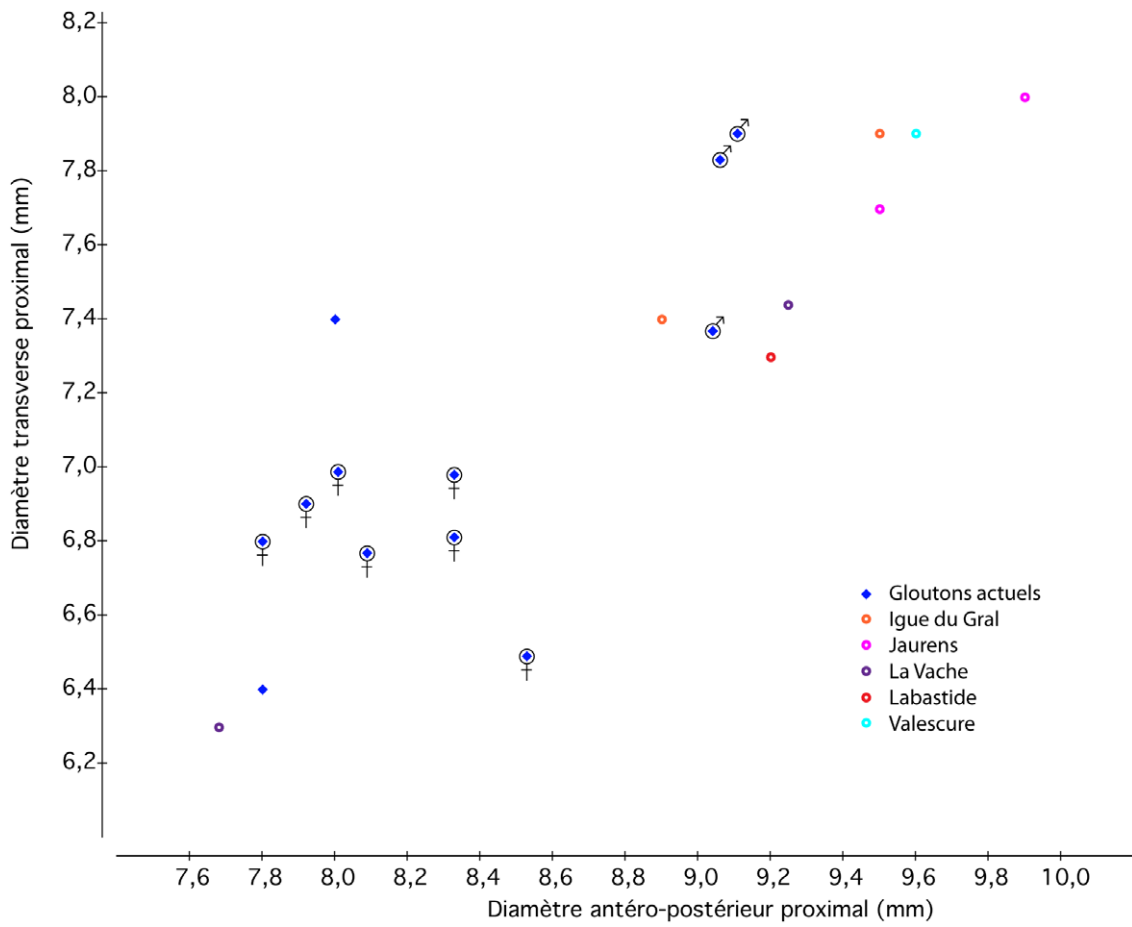


Fig. 20: Igue du Gral: diagramme de dispersion des mensurations des extrémités proximales des métacarpiens 2 chez les gloutons actuels et les individus de l'Igue du Gral comparées aux individus fossiles: Labastide (Clot, 1982), La Vache (inédit), Valescure et Jaurens (Mallye & Guérin, 2002).

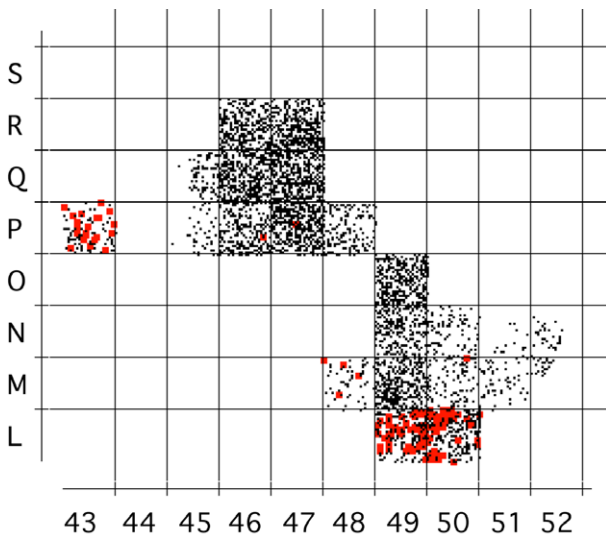


Fig. 21: Igue du Gral: Répartition des restes de blaireau dans le site (points rouges) en vue nadirale.

Tableau 14: Igue du Gral: décompte des restes de blaireau (NISP), du nombre minimal d'éléments (NME) et du nombre minimal d'individus.

Éléments	NISP	NME	NMI
Fragments de crâne	4	2	2
Dents sup. isolées	2	2	1
Mandibules	1	1	1
Dents inf. isolées	6	6	2
Hyoïde	1	1	1
Vertèbres	19	17	2
Côtes	28	17	1
Sternèbres	3	1	1
Scapula	2	1	1
Humérus	1	1	1
Radius	4	2	2
Ulna	4	2	2
Carpiciens	1	1	1
Métacarpiciens	5	5	2
Coxal	2	2	1
Fémur	5	2	2
Patella	1	1	1
Tibia	1	1	1
Fibula	2	2	1
Tarsiens	3	3	1
Métatarsiens	10	10	2
Phalanges	15	15	2
<b>TOTAL</b>	<b>120</b>	<b>95</b>	<b>2</b>

Enfin, si quelques restes présentent des encroûtements de calcite à leur surface, les restes sont très bien conservés et aucune trace de prédation n'a pu être observée.

Un reste de l'individu trouvé dans le secteur arrière (carré L49) a été envoyé en datation radiocarbone [Ly-12848 (SacA-45103)] et livre un résultat de 1250±30 BP (Tab. 7), ce qui est très récent par rapport à ce qui est documenté dans l'aven et qui corrobore les observations faites quant à la patine des ossements.

#### 3.4.4. Les restes de putois

La réévaluation de la série a permis d'inventorier 41 restes de putois (Tab. 15) dispersés dans l'espace de fouille. L'ensemble de ces restes est à rapporter à un nombre minimal de trois individus en se basant sur les extrémités proximales de fémur. Leur identification spécifique demeure problématique en raison de l'absence de restes crâniens suffisamment complets. En effet, la principale différence morphologique notée entre le putois des steppes et le putois commun réside dans la

constriction post-orbitaire du crâne. A l'Igue du Gral, les éléments crâniens identifiés sont ceux de l'arrière crâne et la région post-orbitaire du crâne n'a pas été identifiée parmi les restes. Certains auteurs ont par ailleurs avancé que la robustesse de la branche horizontale de la mandibule pouvait contribuer à la différenciation des deux espèces. Néanmoins, en tenant compte de suffisamment d'individus, il s'est avéré que cette distinction était moins perceptible (Mallye & Guérin, 2002). La hauteur de la mandibule prise sous la carnassière de la seule mandibule de putois issue du gisement mesure 9,7 mm. Cette dimension s'observe aussi bien chez les putois des steppes modernes et fossiles, mais aussi chez les grands putois communs mâles modernes. Les dimensions mesurées sur les dents ne permettent pas de trancher entre la forme commune et la forme steppique pour les individus identifiés dans l'aven. Même si les restes sont rares, toutes les portions anatomiques (exception faite des éléments les plus petits) ont été identifiées, ce qui témoigne de l'arrivée de carcasses entières dans le gisement. Enfin, aucune trace de prédation n'a été observée et les surfaces osseuses sont assez bien conservées malgré de légers points de dissolution.

#### 3.4.5. La belette et l'hermine

La mise en place d'une stratégie de fouille avec un tamisage systématique à l'eau, séchage et tri des sédiments secs a grandement augmenté notre corpus de données au cours des années. En effet, à la fin de la première triennale ces deux taxons n'étaient représentés que par 2 restes, à la fin de la deuxième triennale 27 restes avaient été trouvés et la dernière triennale a permis d'en identifier 62.

##### a. Le squelette post-crânien

Les restes osseux de l'Igue du Gral ont été comparés à leurs homologues d'une population actuelle ainsi qu'aux individus du site tardiglaciaire de la Colombière (Fig. 22). Sur la base des dimensions des humérus complets, nous sommes capables d'identifier trois belettes et une hermine chacune se rapportant vraisemblablement à des individus femelles. Concernant les parties distales, six belettes sont reconnaissables et un spécimen se rapporte à l'hermine; le sexe des individus en question est difficilement appréciable. Deux fémurs ont été identifiés; les mesures prises dans la partie distale de l'os désignent des belettes. Enfin, des six tibias identifiés seuls quatre ont pu être mesurés, tous se rapportant, que cela soit à partir des mesures des ossements complets ou à partir des mensurations de la partie distale, à des belettes. Un radius complet aux fortes dimensions se rapproche de celles qui ont été mesurées sur les hermines actuelles. Ainsi, sur la base des mensurations des os du squelette post-crânien, nous sommes capables d'identifier au moins quatre belettes et une hermine dans l'ensemble osseux de l'Igue du Gral.

Tableau 15 : Igue du Gral : Décompte des restes (NISP) de putois, du nombre minimal d'éléments (NME) et du nombre minimal d'individus (NMI)

Éléments	NISP	NME	NMI
Fragments de crâne	7	1	1
Dents sup. isolées	1	1	1
Mandibules	1	1	1
Dents inf. isolées	4	1	1
Vertèbres	6	5	1
Côtes	1	1	1
Sternèbres	2	2	1
Scapula	1	1	1
Humérus	1	1	1
Radius	3	2	1
Ulna	0	0	0
Carpies	0	0	0
Métacarpies	3	3	1
Coxal	1	1	1
Fémur	3	3	3
Patella	1	1	1
Tibia	2	2	2
Fibula	1	1	1
Tarsiens	2	2	1
Métatarsiens	0	0	0
Phalanges	1	1	1
<b>Total</b>	<b>41</b>	<b>30</b>	<b>3</b>

### b. Le squelette crânien

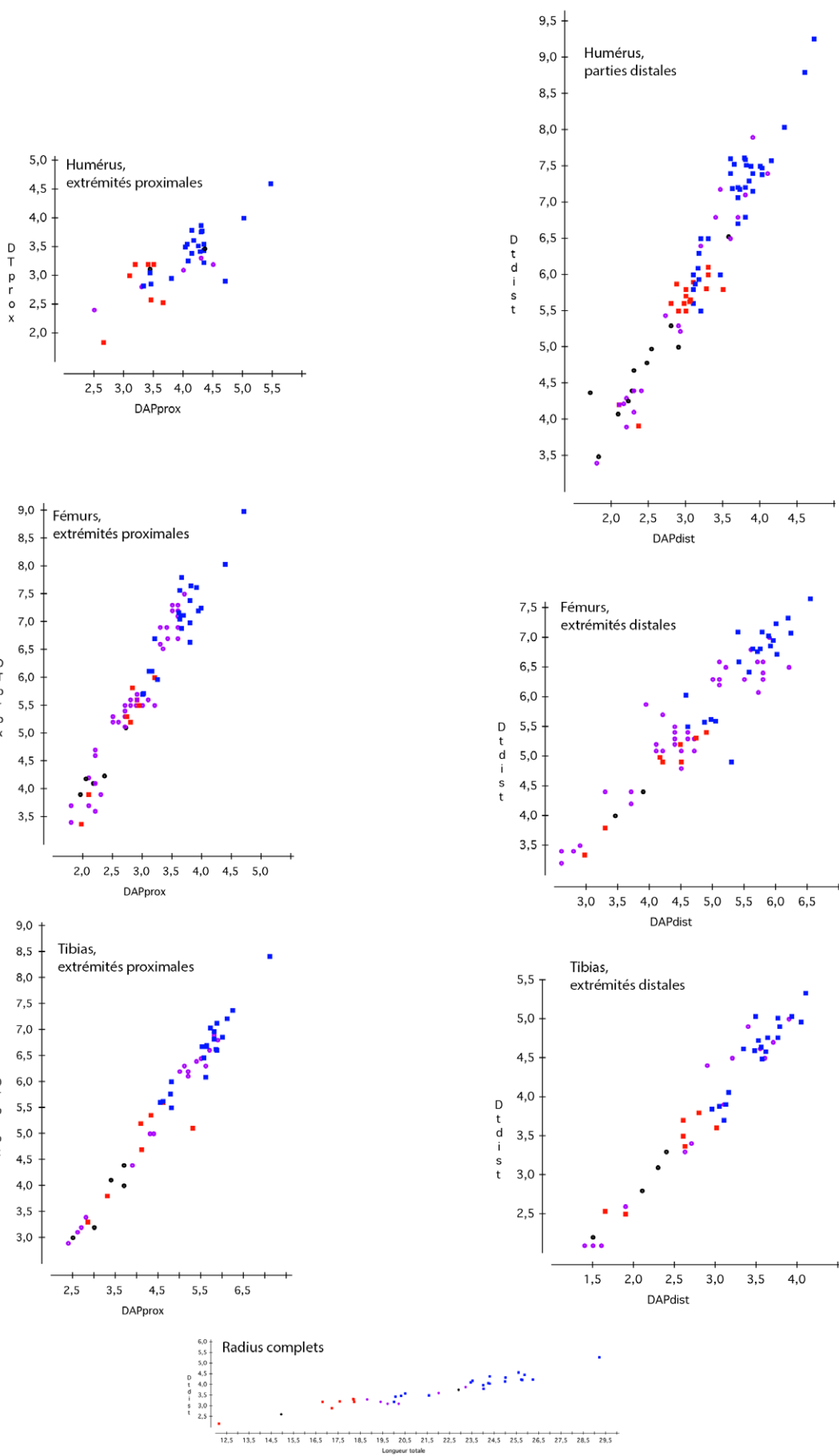
Vingt héli-mandibules ont été identifiées. Le diagramme de dispersion des dimensions de la carnassière inférieure (Fig. 23) montre qu'un grand chevauchement entre les deux espèces existe; en cela nous rejoignons les constatations faites par Hugueney (1975); les belettes mâles montrent des dimensions aussi importantes que les hermines femelles. L'identification spécifique pour certains spécimens de l'Igue du Gral s'est donc avérée délicate. En effet, bien que quinze spécimens puissent être attribués à la belette, le doute demeure quant à l'identification spécifique de deux autres; ces derniers peuvent aussi bien être identifiés comme des belettes mâles ou des hermines femelles. Les études concernant la discrimination des deux espèces devront donc se poursuivre. Les dimensions des carnassières supérieures font apparaître

clairement cinq belettes et potentiellement trois hermines. Quant aux canines, les dimensions relevées font état de la présence de quatre belettes et au moins une hermine.

### c. Etat de surface osseuse, accumulation des restes

Les restes de belette et d'hermine sont en parfait état de conservation et les surfaces osseuses sont très lisibles. Seuls trois restes portent des traces de dissolution légère dont une héli-mandibule dont l'état de dissolution pourrait faire penser à de la digestion. Les os longs, lorsqu'ils sont brisés, ont des bords de fracture évoquant davantage le fait de processus post-dépositionnels ou de bris récents que ce qui pourrait être provoqué par un prédateur ayant mâché les os. Ces deux carnivores fréquentant des milieux rocailloux et leurs restes étant souvent

Fig. 22 : Igue du Gral : Diagrammes de dispersion des dimensions des os longs chez la belette (rouge) et l'hermine actuelle (bleu) ainsi que chez les spécimens du gisement tardiglaciaire de la Colombière (violet) et de l'Igue du Gral (noir). Les mesures sont en millimètres. DAP: diamètre antéropostérieur; DT: Diamètre transverse. ►



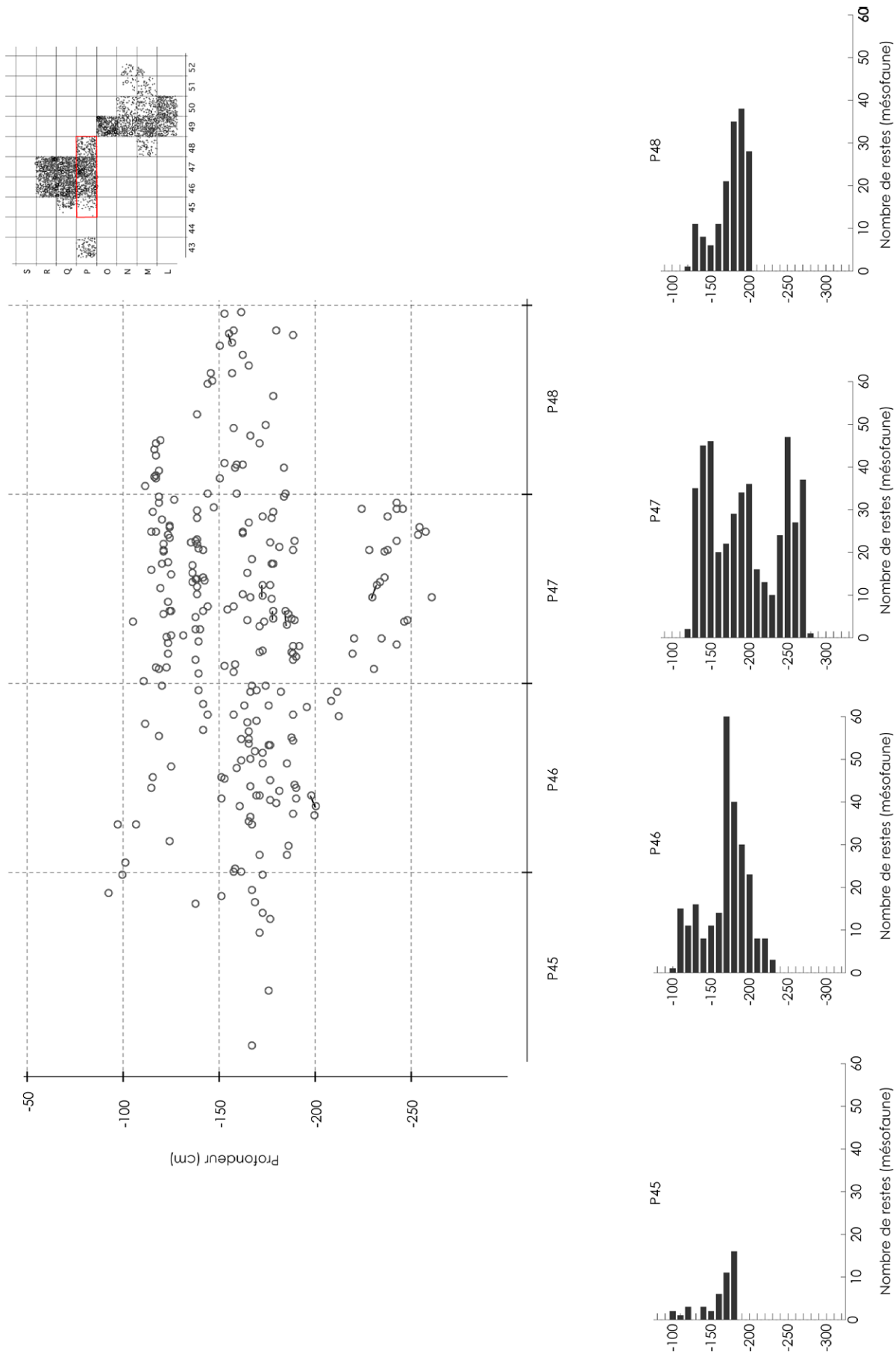


Fig. 23 : Igue du Gral : Dimensions comparées des belettes (rouge) et hermines (bleu) modernes par rapport au individus de l'Igue du Gral (ronds noirs), au milieu dimensions des carnassières supérieures, en bas à gauche, dimensions des canines supérieures, à droite, celles des canines inférieures.

identifiés dans les avens-pièges, un apport naturel par chute ou mort naturelle dans le réseau karstique pourrait être l'hypothèse la plus probable pour expliquer la présence de ces taxons à l'Igue du Gral.

### 3.5. Répartition spatiale des espèces : établissement d'une biostratigraphie

#### 3.5.1. But et méthode de travail

Les méthodes de fouilles employées à l'Igue du Gral, notamment par le relevé de la position des objets à l'aide de coordonnées cartésiennes, autorisent les analyses de répartition spatiale des restes fauniques et ainsi, la mise en évidence d'accumulations dans l'espace du remplissage. Couplées aux données stratigraphiques et temporelles par le biais des datations radiocarbone sur des espèces clés, ces plans et profils de répartition des vestiges offrent une vision de la dynamique du remplissage et ainsi de la succession des faunes piégées.

Les vestiges recueillis à l'Igue du Gral ne portent aucune mention qui concerne leur attribution stratigraphique. Dès lors, l'analyse de leur répartition devient un prérequis dans l'établissement d'une biostratigraphie. Cette étape du travail consiste à identifier et qualifier l'arrangement des vestiges dans le remplissage de l'aven de manière à distinguer ou individualiser des ensembles paléontologiques. Dans un premier temps, les vestiges sont considérés comme des particules sédimentaires dont les attributs taxonomiques, anatomiques ou stratigraphiques ne sont pas pris en compte. Dans un second temps, à la lumière des ensembles ainsi identifiés, nous considérerons la répartition non plus des vestiges, mais des espèces identifiées.

Les analyses biostratigraphiques des espèces de petite taille se heurtent à un problème fréquemment rencontré dans les gisements fossiles ; en effet, la majorité des restes de la mésofaune sont trouvés grâce aux opérations de tamisage des sédiments (Tab. 16). A l'Igue du Gral, un peu plus du quart des restes de mammifères de taille moyenne ont été coordonnés. Les restes des « grosses bêtes à fourrure » comme le glouton (38,3 %), le blaireau (26,6 %), le renard (26,6 %) et le lièvre (28,9 %) ont été les plus fréquemment coordonnés. Pour le lapin, seuls 16 % des restes ont été coordonnés. Ce pourcentage décroît par la suite avec la taille des individus pour atteindre seulement 1/36<sup>e</sup> pour la belette et l'hermine. La perte d'information est donc conséquente, car seule une faible partie des taxons peut faire l'objet d'analyse spatiale si l'on tient compte des données prises sur le terrain. Afin de minimiser cette perte et de contribuer aux reconstructions paléoenvironnementales ainsi qu'à l'élaboration d'une biochronologie locale, nous avons généré des coordonnées aléatoires pour les vestiges trouvés dans les refus de tamis (cf. annexe 1). Cela a permis d'inclure ces restes dépourvus de coordonnées dans l'analyse spatiale et ainsi d'améliorer dans son ensemble notre perception de la mésofaune présente à l'Igue du Gral.

La fragmentation des restes trouvés dans l'aven est assez conséquente dans ce contexte d'accumulation naturelle sans prédation. Même s'il a pu être montré que des carnivores ont modifié une partie infime de l'ensemble osseux de certains taxons, leur contribution reste modeste. En revanche, les cassures sur os sec révélées par l'analyse des bords de fracture des os longs sont nombreuses et majoritaires. Le matériel se prête donc à la réalisation de raccords sur cassure. Aussi, des tentatives de remontages systématiques ont été réalisées pour l'ensemble des taxons exception faite du couple belette/hermine pour qui les restes sont soit complets soit de trop petite dimension.

Tableau 16 : Igue du Gral : Nombre de restes de mésomammifères coordonnés, trouvés grâce au tamisage et sans localisation spatiale.

Taxons	Coordonnés	Tamis	aucune donnée	Total
<i>Gulo gulo</i>	23	37	0	60
<i>Mustela nivalis/erminea</i>	2	87	1	90
<i>Mustela (Putorius)</i>	3	38	0	41
<i>Meles meles</i>	32	86	2	120
<i>Vulpinae</i>	101	275	3	379
Petit carnivore	0	11	0	11
<i>Lepus</i> sp.	991	2430	4	3425
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	87	445	0	532
Léporidé	2	52	0	54
Petit vertébrés indét.	1	55	0	56
<b>TOTAL</b>	<b>1242</b>	<b>3516</b>	<b>10</b>	<b>4768</b>



### 3.5.2. Résultats

#### 3.5.2.1. Les raccords

Un total de 267 restes s'inscrit dans cette opération, soit 6,1 % de l'ensemble osseux déterminé spécifiquement (Tab. 17). La plupart des raccords ont pu être effectués sur le lièvre (220), mais aussi sur le renard (19) ou le lapin (18). A ce jour, il est difficile de savoir s'il existe une corrélation entre le nombre de restes identifiés et le nombre de remontages effectués tant la fragmentation des pièces est différente selon le taxon considéré.

Certains raccords ont été réalisés sur des objets provenant du même carré et séparés de quelques centimètres vraisemblablement cassés lors de la fouille. D'autres en revanche ont été réalisés sur des objets anciennement fragmentés et concernent des carrés adjacents ou plus éloignés. Les différences altitudinales enregistrées sont de l'ordre du centimètre à plusieurs décimètres (max. = 40 cm) avec toutefois de nombreuses valeurs qui oscillent entre 1 et 15 cm. Les distances en plan peuvent être conséquentes, la valeur maximale enregistrée ayant été obtenue par le raccord des deux héli-mandibules de glouton entre Q47 et N49 parcourant ainsi plus de 3,5 m.

#### 3.5.2.2. Répartition spatiale des vestiges

a. Les projections brutes : essai d'identification des nappes de vestiges

##### *Le secteur avant*

La coupe frontale réalisée le long de la bande P montre que trois accumulations de vestiges peuvent être distinguées selon leur profondeur (Fig. 24). La première, située en haut de séquence, s'identifie par une concentration d'objets bien marquée à l'altitude -130 cm, épaisse de 30 à 50 cm (-100 à -150 cm). La deuxième est remarquable par la concentration de vestiges à -190 cm (épaisseur 40 cm, de -160 à -200 cm). Cette concentration est continue d'un bord à l'autre de la travée P bien qu'en P48 et P45, cette nappe n'ait été que peu entamée par les fouilles. En revanche, elle est très bien exprimée en P46. Enfin, une troisième accumulation semble se détacher vers -240 cm en P47. La réalisation d'une seconde coupe frontale sur la bande des Q (Fig. 25) vient confirmer le

précédent découpage. On retrouve en effet les trois accumulations à des altitudes quasiment similaires. Les profils sagittaux réalisés, tant sur la bande 46 que la bande 47 (Fig. 26), confirment une fois de plus la présence de trois niveaux d'accumulation préférentielle de vestiges tout en nous donnant des indications supplémentaires sur la morphologie des nappes. Ces trois nappes connaissent en effet un léger pendage vers le nord de la cavité. Toutefois, alors que les trois nappes sont parfaitement individualisées en P47 et Q47, la répartition des vestiges en R47 ne montre que deux accumulations de vestiges (Fig. 27). C'est en confrontant la projection sagittale des vestiges et leur répartition par classes altitudinales que cette discordance peut être mise en évidence. Dans les premier 50 cm au sud de R47 à l'altitude moyenne de -150 cm, la cohérence des deux nappes est rompue, laissant place à un amas informe de vestiges qu'il reste difficile d'interpréter à cette étape de l'analyse.

##### *Le secteur arrière*

L'analyse de la disposition des vestiges dans le secteur arrière est rendue délicate car :

1. la zone est beaucoup moins fouillée que le secteur avant,
2. d'importantes perturbations ont été détectées (niveau à escargots, soutirage, etc.),
3. le lien stratigraphique avec le secteur avant n'est établi qu'à la jonction de deux carrés (O49 et P48), rendant difficile l'évaluation des variations latérales de faciès.

Trois projections ont été réalisées afin de documenter l'organisation générale des vestiges dans ce secteur. Deux sont effectuées selon l'axe nord-sud tout d'abord pour documenter la dispersion du matériel dans la bande 49 puis dans la bande 50 (Fig. 28). Enfin une autre projection selon un axe perpendiculaire aux précédents a été réalisée (Fig. 29).

Le premier constat que nous pouvons faire est qu'il reste difficile d'identifier des accumulations, eut égard à la forte dispersion des vestiges dans certains carrés (M48, M50, N50, M51, M52). Alors que deux ensembles pourraient être distingués en L50, ce découpage ne se retrouve

Tableau 17 : Igue du Gral. Décompte des raccords sur cassure effectués sur les différents taxons.

Taxons	Nombre de pièces raccordées	NISP total
Lièvre	220	3425
Glouton	6	60
Blaireau	2	120
Lapin	18	532
Putois	2	41
Renard	19	380
<b>Total</b>	<b>267</b>	<b>4558</b>

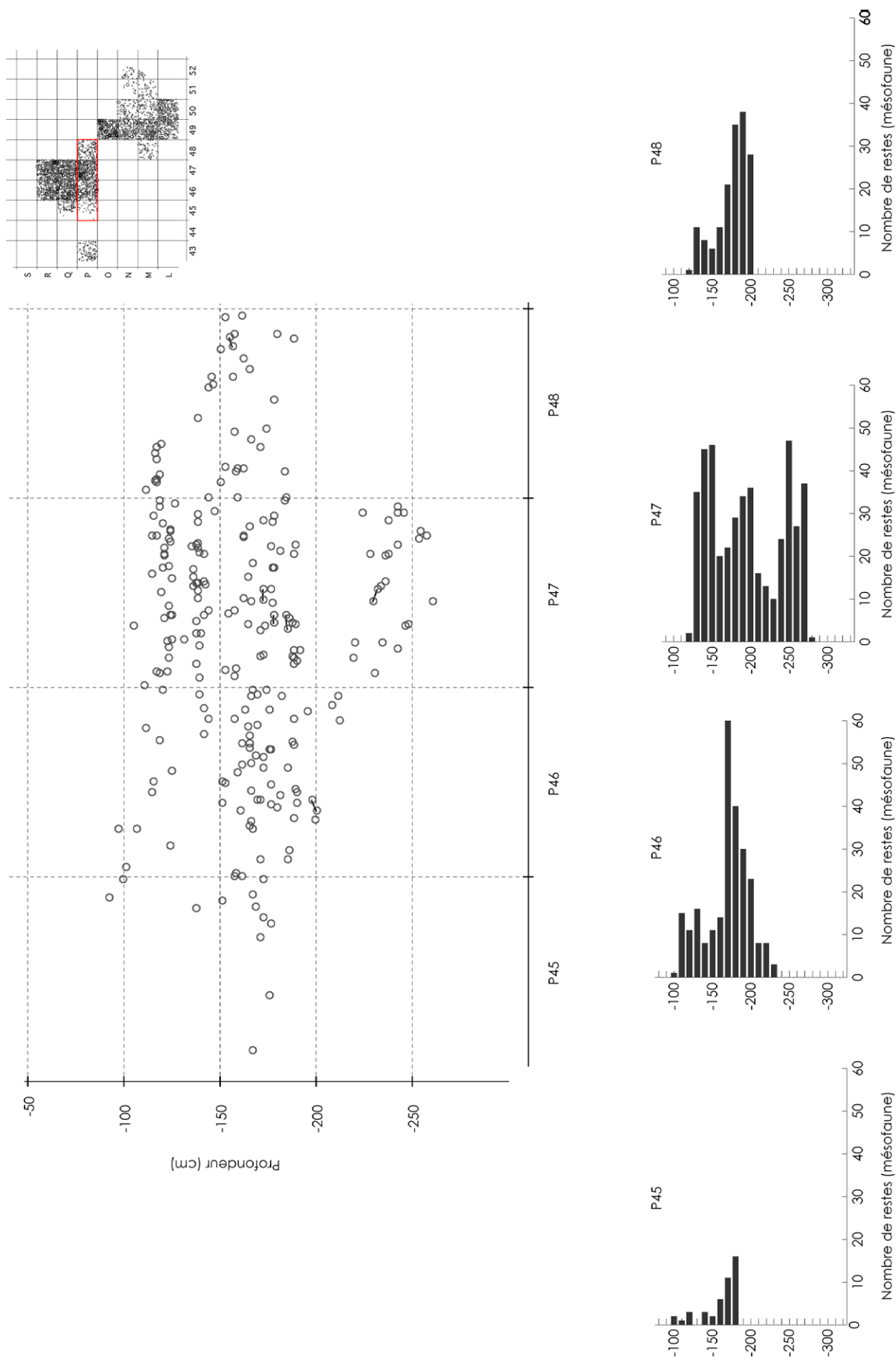


Fig. 24 : Igue du Gral : Projection des restes de mésosofaune identifiés dans les carrés de la bande P et leur répartition dans chaque carré par classe altitudinale de 10 cm. Les traits entre deux points projetés correspondent aux raccords.

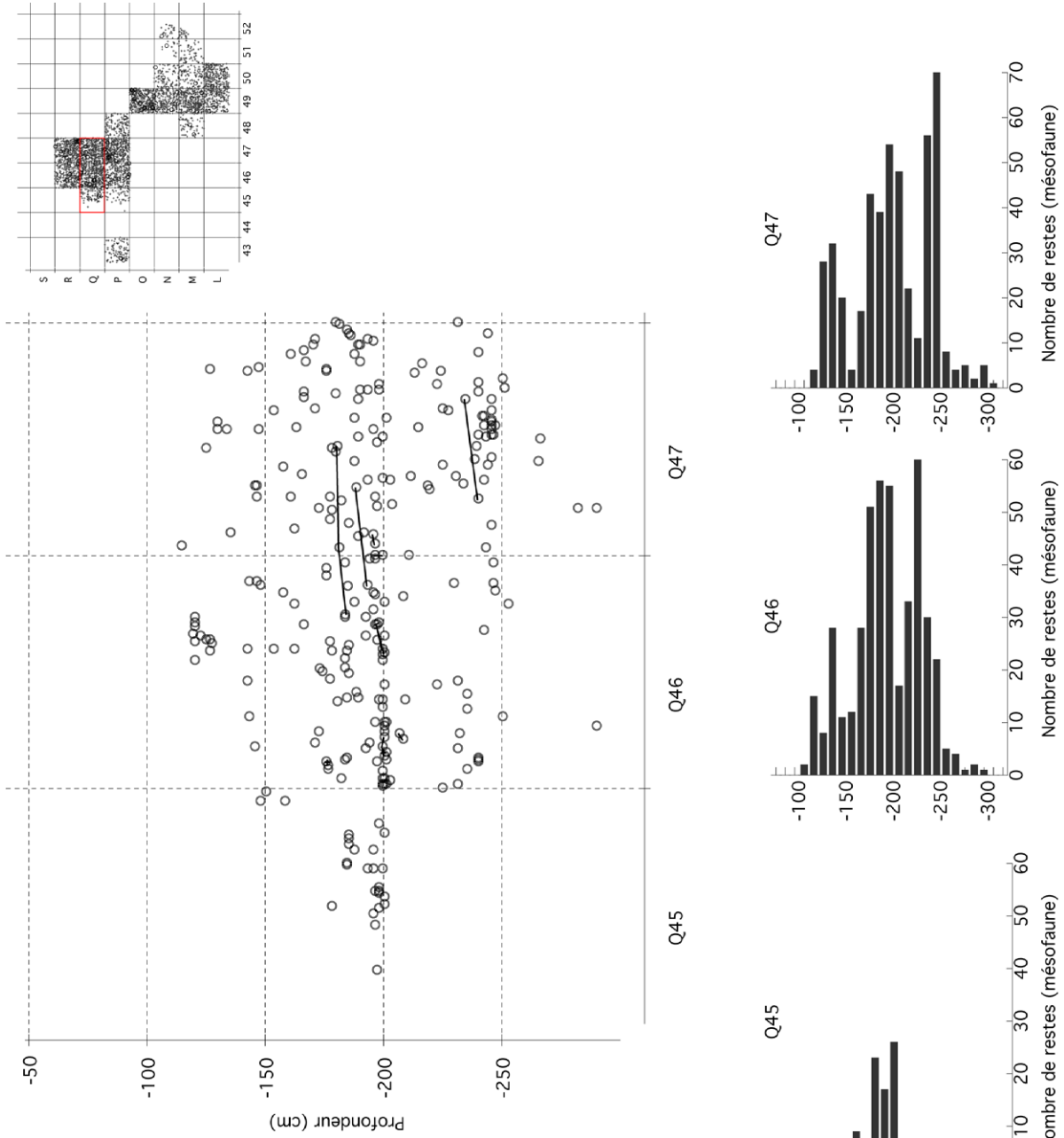


Fig. 25 : Igue du Gral : Projection des restes de mésafaune identifiés dans les carrés de la bande Q et leur répartition dans chaque carré par classe altitudinale de 10 cm. Les traits entre deux points projetés correspondent aux raccords.

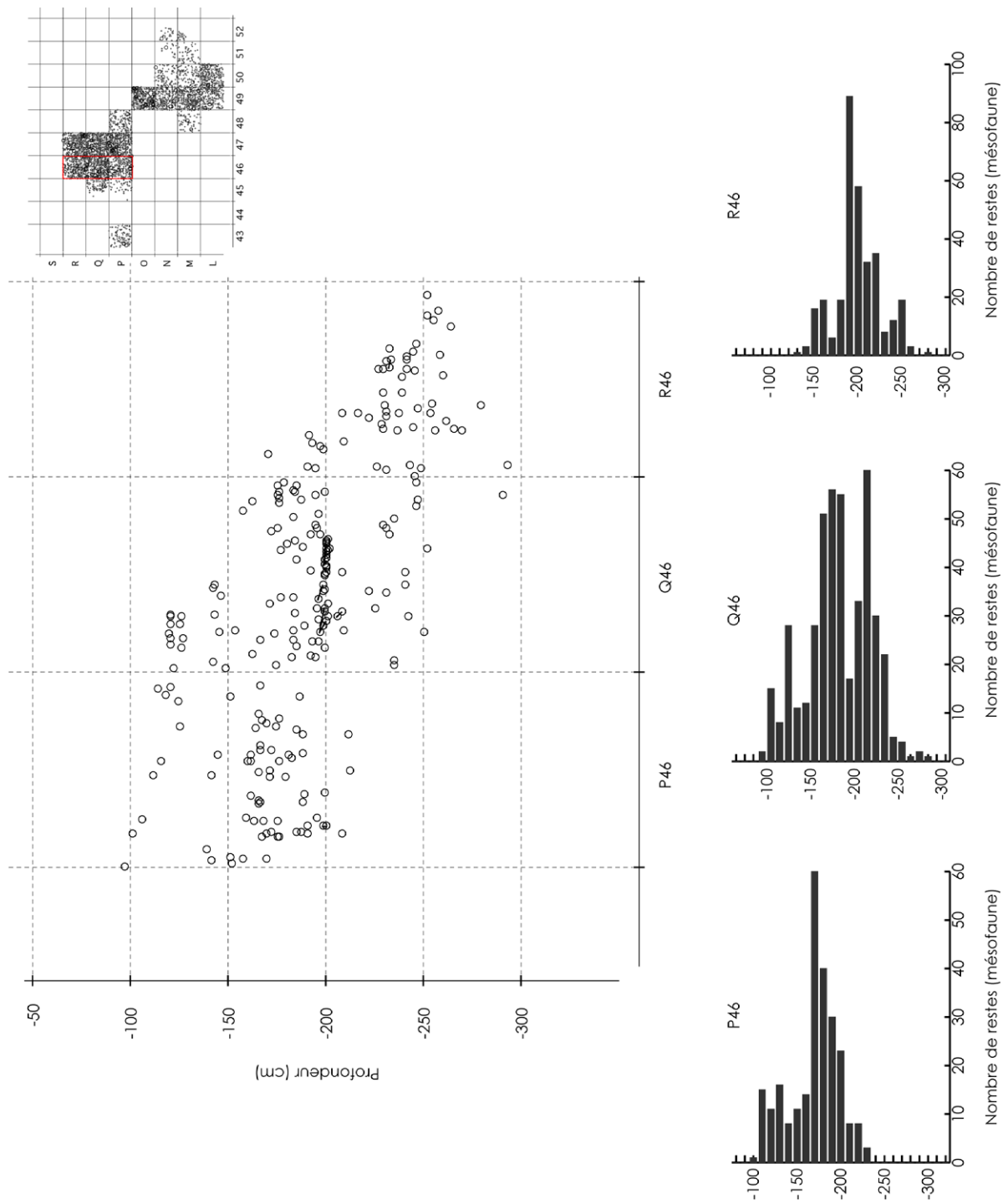


Fig. 26: Igue du Gral: Projection des restes de mésosofaune identifiés dans les carrés de la bande 46 et leur répartition dans chaque carré de 10 cm. Les traits entre deux points projetés correspondent aux raccords.

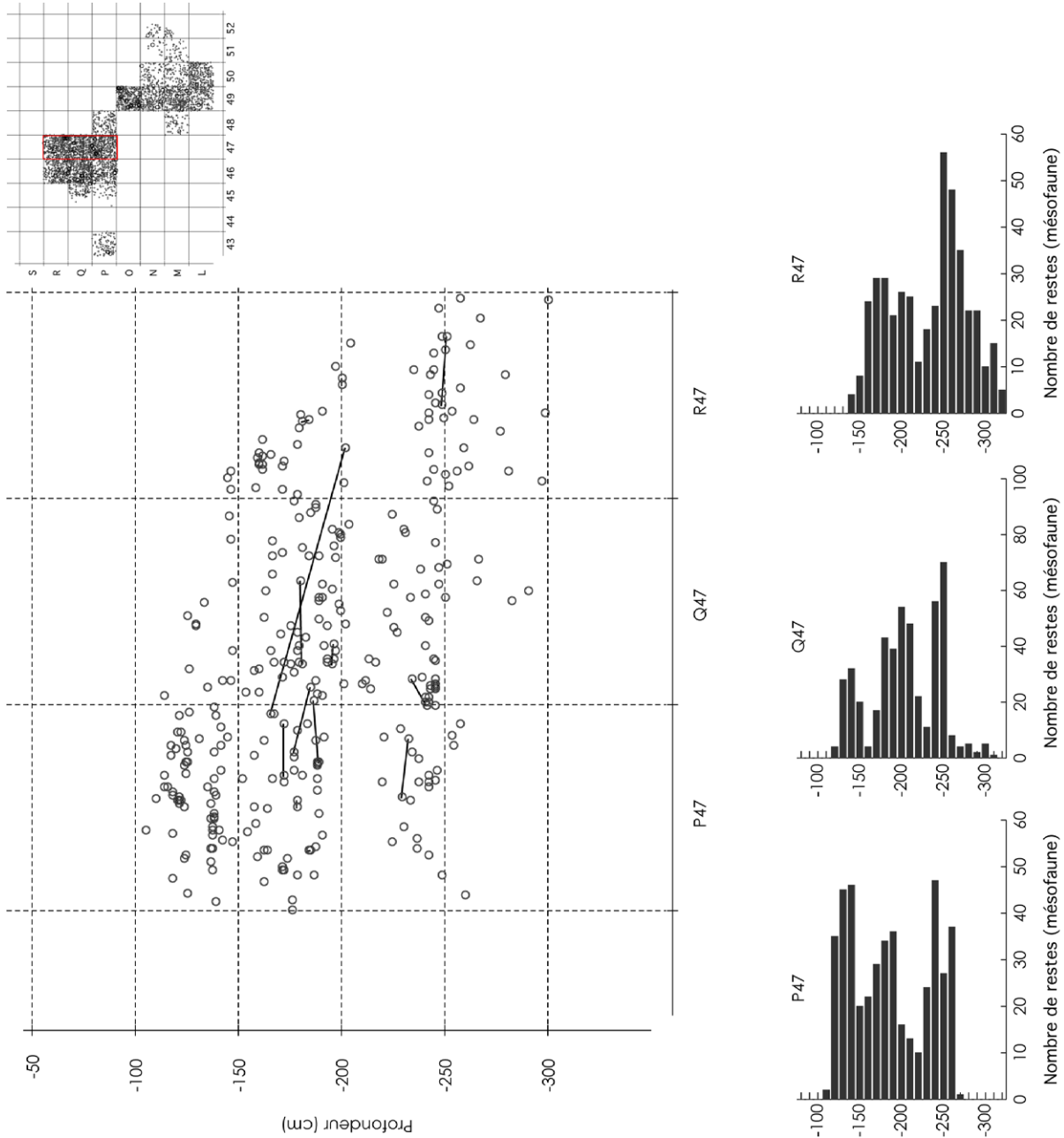


Fig. 27: Igue du Gral : Projection des restes de mésosfaune identifiées dans les carrés de la bande 47 et leur répartition dans chaque carré par classe altitudinale de 10 cm. Les traits entre deux points projetés correspondent aux raccords.

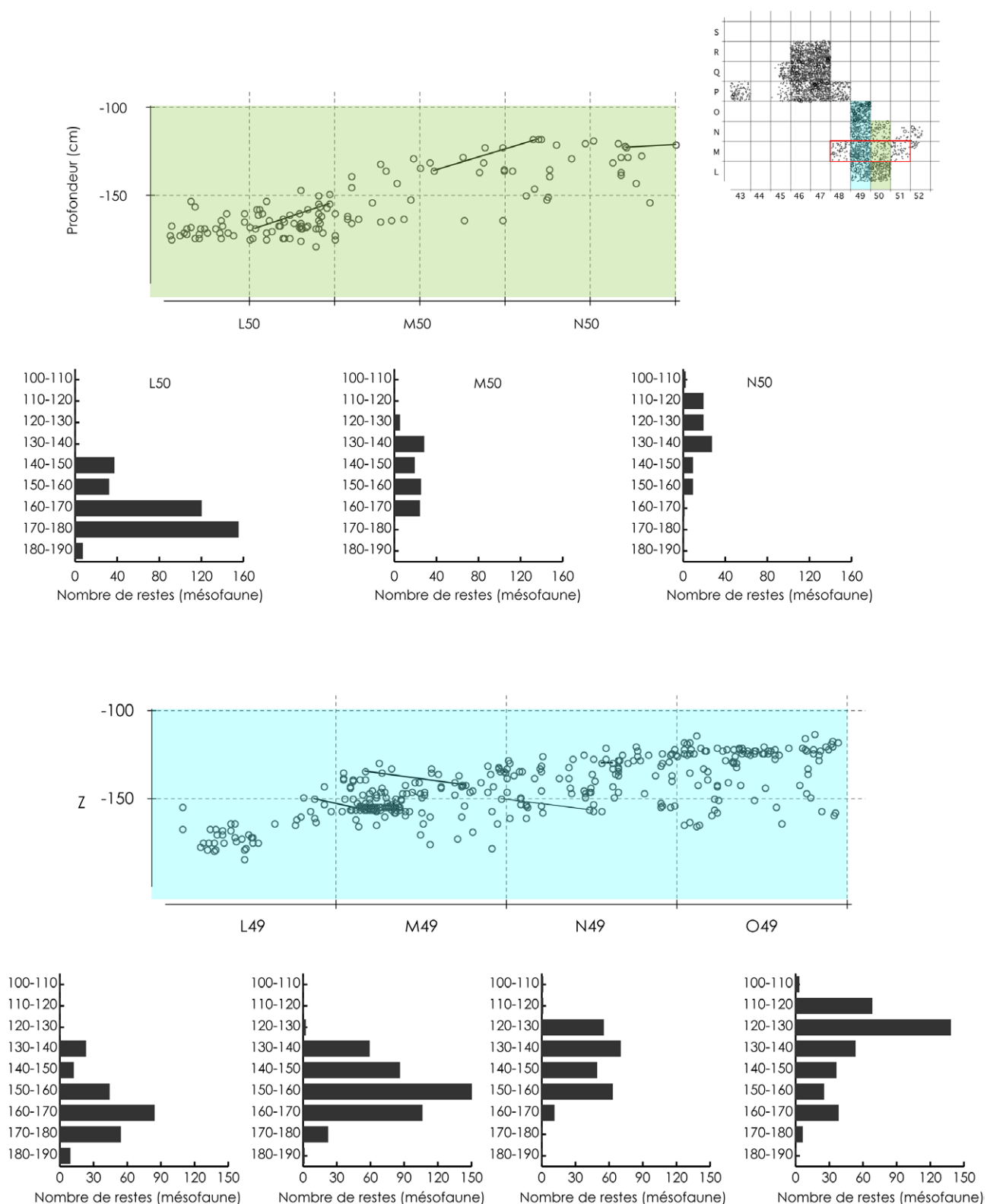


Fig. 28: Igüe du Gral: Projection des restes de mésofaune identifiés dans la bande 49 (haut) et dans la bande 50 (bas). Les traits entre deux points projetés correspondent aux raccords.

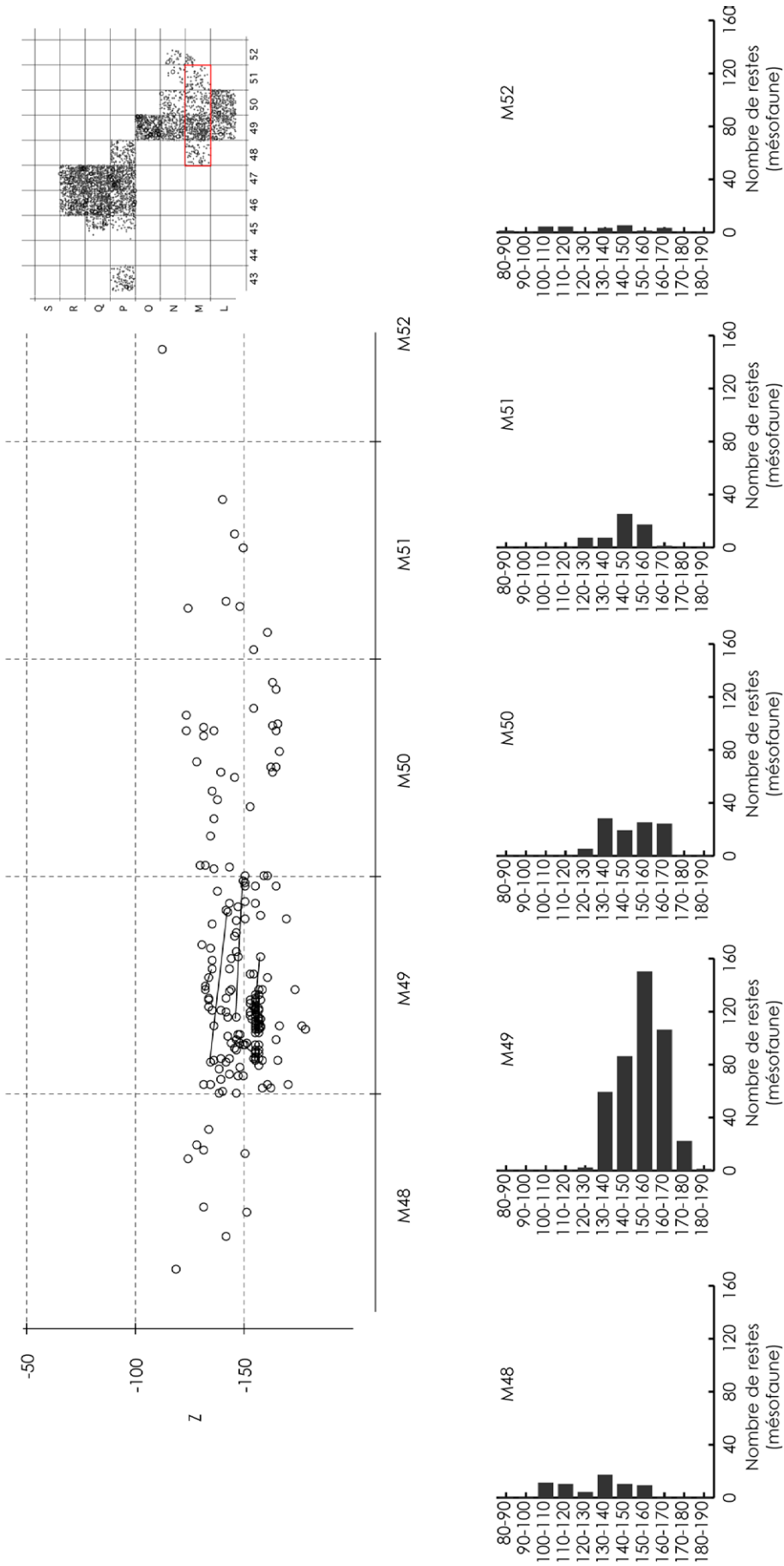


Fig. 29: Igue du Gral : Projection des restes de mammifères de taille moyenne selon la bande M. Les traits entre deux points projetés correspondent aux raccords.

pas en M50. Le même constat peut être fait de part et d'autre de M49. Ainsi, pour certains carrés adjacents, la forte dispersion des objets dans l'espace fouillé occulte la reconnaissance de nappes de vestiges. Cette dispersion pourrait être mise en relation avec les perturbations (niveau à escargots, soutirage, etc.) relevées lors de la fouille, pourtant aucun raccord vertical n'est à noter. Elle pourrait aussi trouver sa source dans les méthodes de fouille employées lors de la première triennale et la perte des objets faute d'un tamisage efficace. De fait, notre analyse connaît ici quelques limites de par la faiblesse de l'échantillon analysé. La prise en compte des autres taxons pourrait éventuellement pallier ce manque.

Sur la bande 49, certaines tendances peuvent toutefois être remarquées (Fig. 28). En effet, en tenant compte des carrés O, N et M, on peut distinguer un niveau sommital venant coiffer la séquence surmontant un niveau plus ou moins organisé où les raccords effectués sont horizontaux à subhorizontaux. Les deux ensembles semblent être séparés d'un niveau stérile de quelques centimètres d'épaisseur (imperceptible dans nos analyses).

A ce stade de l'analyse, il semble donc que la bande 49 soit la mieux préservée du secteur de fouille dit « arrière » où deux niveaux peuvent être distingués.

#### b. Répartition des taxons dans l'aven

##### *Les léporidés*

Trois espèces de léporidés ont pu être identifiées à l'Igüe du Gral, le lapin de garenne, le lièvre brun et le lièvre variable. La projection de leurs restes dans l'aven nous amène à plusieurs constats (Figs 30-32).

1. Le genre *Lepus* (s. l.) est omniprésent dans le remplissage. Ses restes sont trouvés tant sur le secteur arrière que sur le secteur avant et ils sont reconnaissables sur la totalité de l'épaisseur du remplissage.
2. Alors que des restes de lièvre variable (*L. timidus*) sont identifiés sur la totalité de l'épaisseur, les quelques restes de lièvre brun sont uniquement localisés en haut de séquence.
3. Concernant le lapin de garenne, ses restes sont, en majorité, localisés en sommet de séquence. Toutefois, concernant le secteur avant, certains restes appellent à quelques explications.

a. Les restes identifiés dans les carrés R46 et R47 (Figs 30, 31) ont tous été récoltés grâce aux opérations de tamisage. Dans ces carrés, la coupe naturelle du remplissage s'infléchit brusquement au nord en direction de la pente naturelle du remplissage. Il est donc très probable que ces restes soient en position secondaire. Il est ainsi probable qu'ils étaient initialement localisés dans le niveau supérieur de la séquence et que, sous l'effet de la gravité, ils se soient retrouvés à la même altitude que les niveaux sous-jacents.

b. Un reste de lapin a été identifié en Q47 (Fig. 30) à une altitude comprise entre -201 et -210 cm. Il s'agit du corps vertébral d'une vertèbre lombaire

très corrodé dont l'état de préservation se distingue nettement de ce qui est observé sur les autres restes de mésofaune identifiés dans ce décapage.

- c. En P48 (Fig. 32), deux restes de lapin sont localisés à une profondeur supérieure à 150 cm. Ces deux pièces ont été trouvées après tamisage du sédiment. Il reste donc difficile d'être certains de leur présence à cette profondeur d'autant plus qu'il s'agit des seules pièces de lapin identifiées dans des niveaux aussi profonds de l'aven. Il est aussi possible qu'il s'agisse de pièce en position secondaire par effondrement d'une partie de la coupe lors de la fouille de ce carré. Quoiqu'il en soit, à l'heure actuelle, nous ne pouvons définitivement statuer sur leur présence dans ce niveau.

Sur le secteur avant, les restes de léporidés s'organisent de la sorte :

1. les restes de lièvre brun sont toujours en haut de séquence
2. les restes de lapin sont associés à des restes de lièvre brun et de lièvre variable
3. les restes de lièvre variable sont présents dans tout le remplissage. Ainsi, le lièvre variable ne peut constituer un élément biostratigraphique fiable étant présent tout du long de la séquence. En revanche, lièvre brun et lapin de garenne sont toujours localisés en haut de séquence et peuvent ainsi former une biostrate.

Dans le secteur arrière, la répartition des restes de léporidés est un peu plus complexe. Leur projection dans la travée 49 permet de distinguer différents secteurs selon la préservation spatiale des ensembles osseux (Fig. 30).

Alors que la succession des espèces précédemment décrite est parfaitement visible en O et N (avec, du bas vers le haut, *Lepus timidus* > *Oryctolagus cuniculus* > *Lepus europaeus*), elle devient beaucoup moins visible sur la partie orientale du gisement (carrés M et L). Dans ces derniers, l'arrangement des restes ne semble pas suivre cette logique, des restes de lièvre variable étant localisés au-dessus de restes de lapin (en L49). Il faut toutefois noter l'accumulation de restes de lièvre en M49 qui correspond au squelette trouvé en connexions anatomiques lâches.

##### *Les petits carnivores*

Les restes de petits carnivores sont largement répartis dans l'aven. Les concentrations particulières qui peuvent être notées concernent les restes de blaireau. Comme mentionné plus haut, deux individus sont identifiables dans l'aven : un adulte et un jeune adulte. Le premier est trouvé sur le secteur arrière (dont L49, Fig. 33), le second sur le secteur avant (P43 et alentours, Fig. 34). Les carcasses de ces deux individus n'ont pas énormément souffert de processus post-dépositionnels si bien que leurs restes sont trouvés en connexions anatomiques lâches créant des accumulations remarquables en haut de séquence sédimentaire.

Le deuxième élément intéressant est la présence du glouton. L'analyse de ses restes montre qu'il est possible



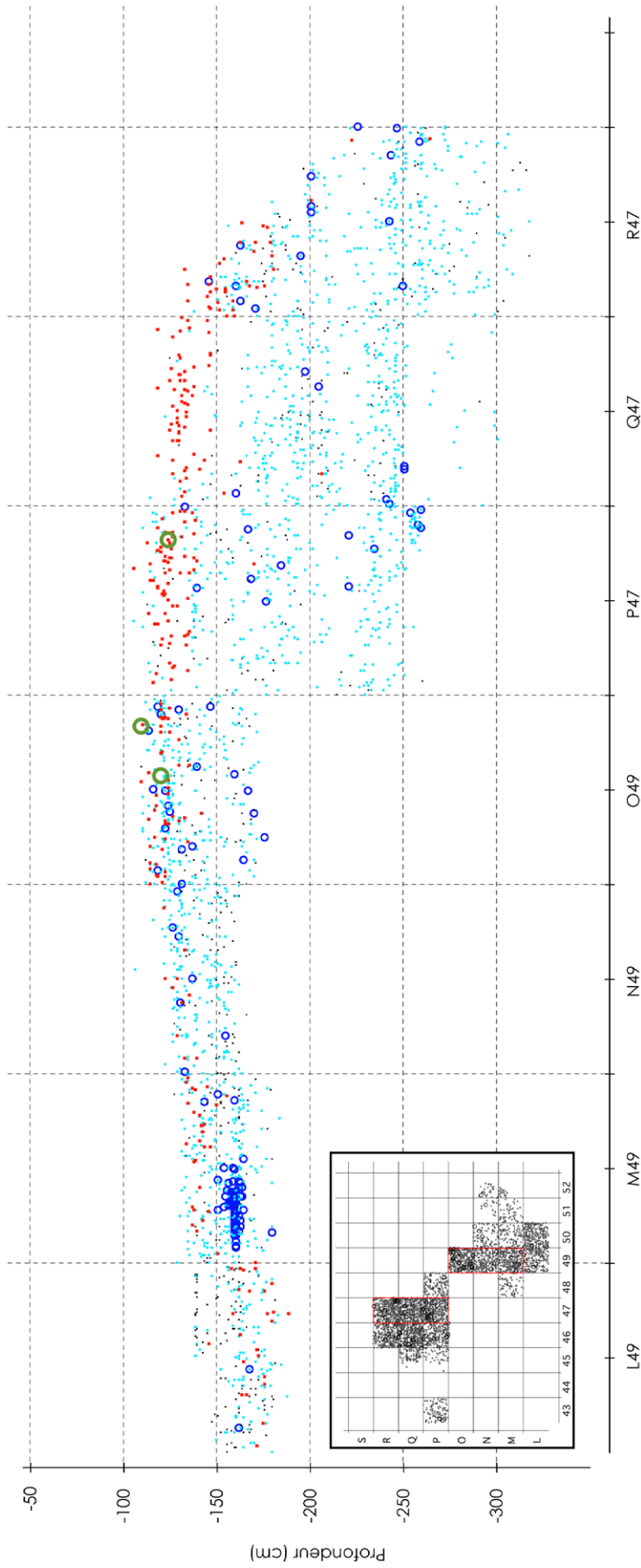


Fig. 30 : Répartition spatiale des restes de léporidés sur les deux secteurs de fouille (bandes 49 et 47). L'axe des ordonnées correspond à la profondeur des vestiges (en cm). Points bleu ciel *Lepus sp.*, carrés rouges *Oryctolagus cuniculus*, cercles bleu foncé *Lepus timidus*, cercles verts *Lepus europaeus*.

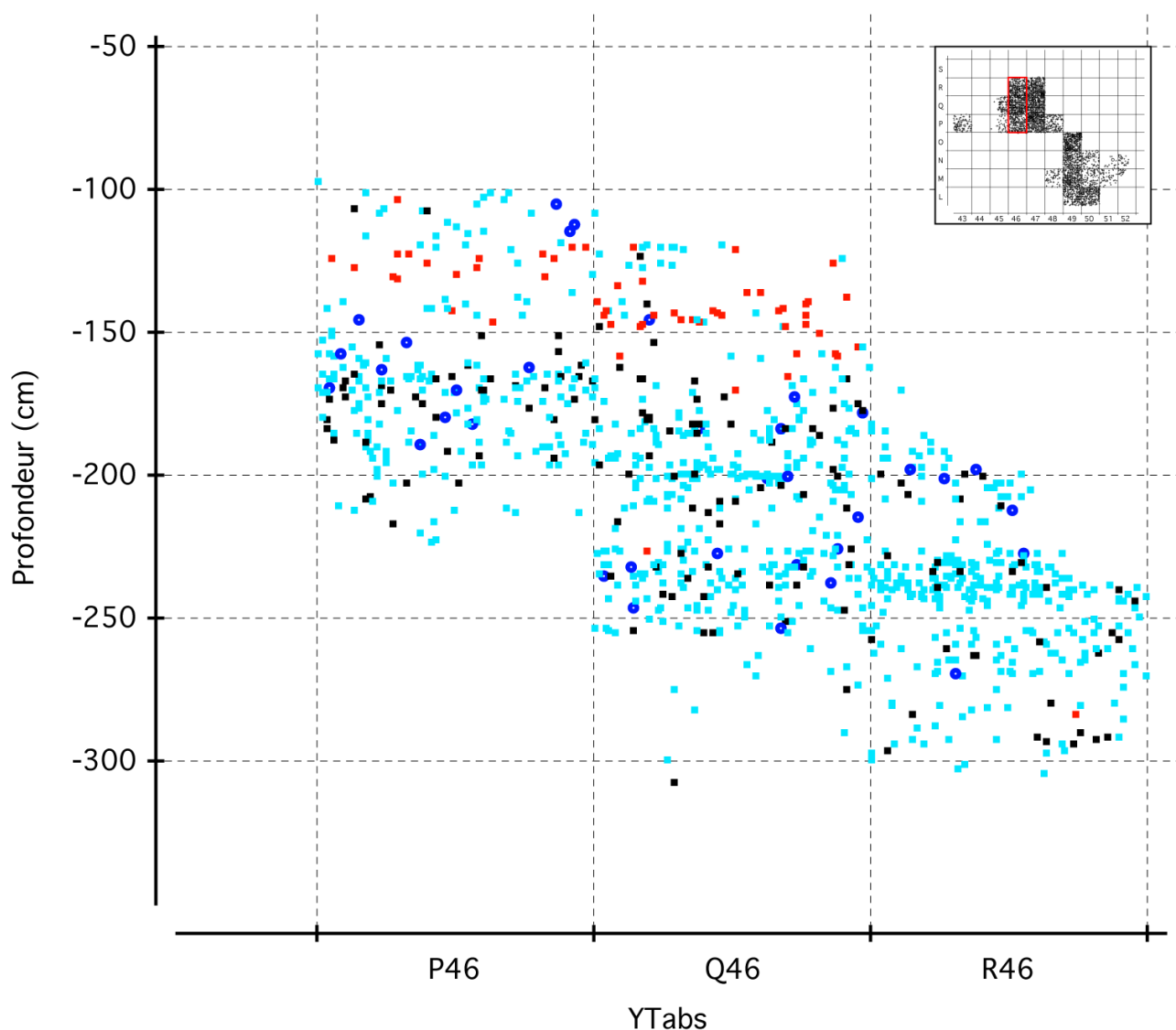


Fig. 31: Igüe du Gral. Projection des restes de léporidés identifiés dans la travée 46. L'ordonnée correspond à la profondeur des vestiges, en cm. Points bleu ciel *Lepus* sp., carrés rouges *Oryctolagus cuniculus*, cercles bleu foncé *Lepus timidus*, cercles verts *Lepus europaeus*.

d'identifier deux individus immatures. La dispersion de leurs restes nous offre la possibilité de marquer des isochrones dans les dépôts de l'aven (Figs 33, 34). Leurs restes sont éparpillés sur les deux secteurs de fouille et sont trouvés à des profondeurs constantes (entre -140 et -170 cm pour le secteur arrière et, pour le secteur avant dans la tranche altitudinale -180 cm à -200 cm d'une part et -230 cm à -260 cm d'autre part. Le raccord des deux héli-mandibules permet de tracer une isochrone entre les éléments trouvés dans le secteur arrière et ceux qui sont trouvés dans la première tranche altitudinale du secteur avant. Les datations radiocarbone de ce niveau correspondent au GS-2.1. Les autres éléments, appartenant à l'autre mâle plus gros, sont plus anciens (GS-2.2 - GS-3). De même, les restes de *Vulpinae* apportent quelques informations complémentaires. Alors que les restes de renard

roux sont distribués sur toute la séquence sédimentaire, il est intéressant de noter que ceux d'isatis ne sont présents que sur le secteur avant (Q47 et R47, Fig. 34) aux cotes altimétriques -210 cm et -260 cm. Naturellement, la finesse de l'analyse est entachée du fait que la distinction spécifique entre l'isatis et le renard roux reste délicate voire impossible sur certaines parties anatomiques.

Concernant la belette, aucune accumulation remarquable ne semble se distinguer dans le remplissage. Ses restes sont éparpillés dans toute la stratigraphie. Les restes d'hermine sont localisés en Q46 entre -210 et -240 cm (Fig. 35).

Le putois quant à lui semble particulièrement bien représenté sur le secteur avant (Q47 et R47) décrivant une accumulation en légère pente entre les altitudes -150 et -200 cm (Fig. 33).

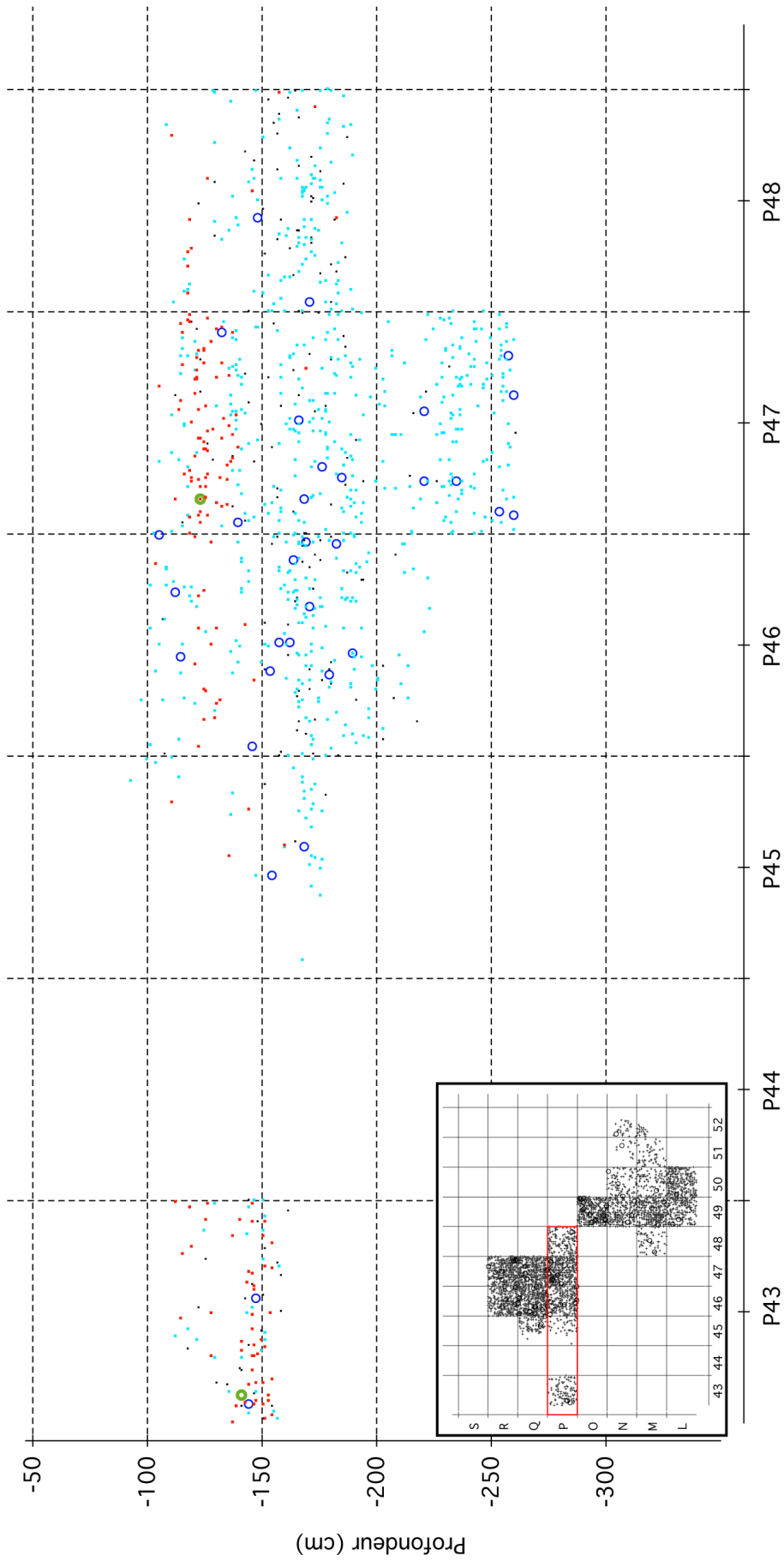


Fig. 32: Igue du Gral. Projection des restes de léporidés identifiés dans la travée P. L'ordonnée correspond à la profondeur des vestiges (en cm). Points bleu ciel *Lepus sp.*, carrés rouges *Oryctolagus cuniculus*, cercles bleu foncé *Lepus timidus*, cercles verts *Lepus europaeus*.

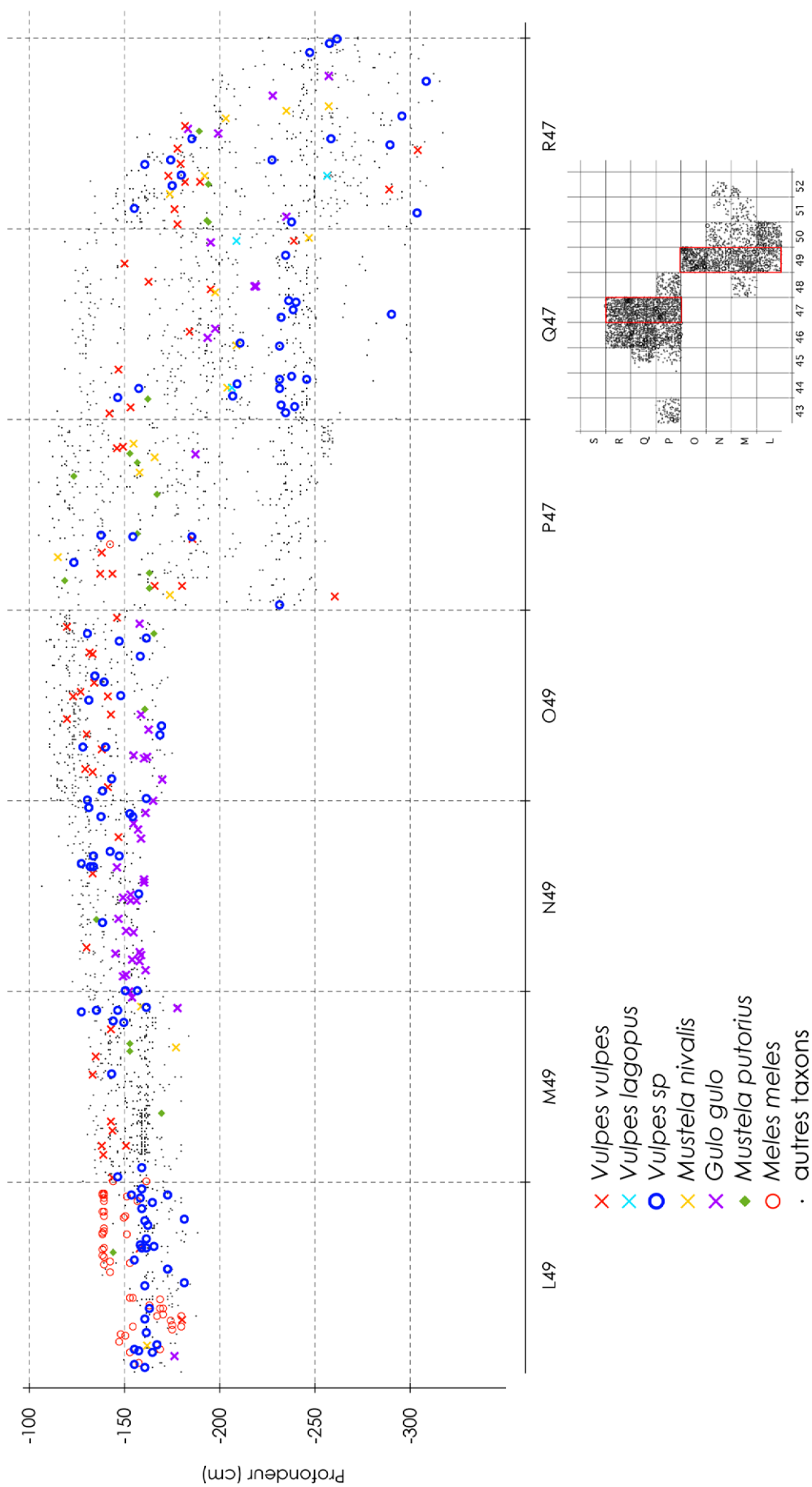


Fig. 33 : Igue du Gral : Répartition spatiale des restes de carnivores sur les deux secteurs de fouille (bandes 49 et 47). L'axe des ordonnées correspond à la profondeur des vestiges (en cm).

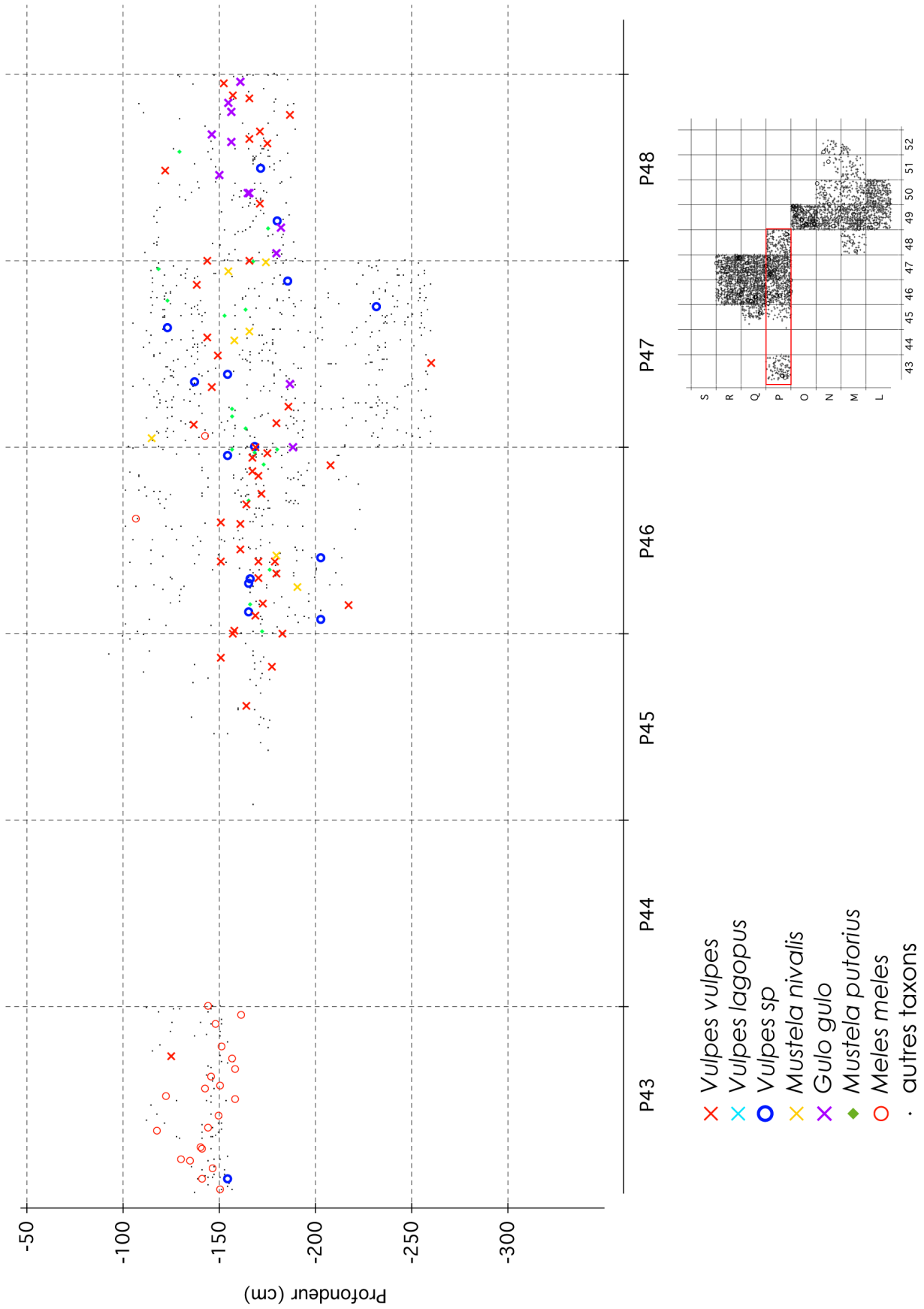


Fig. 34: Igue du Gral. Projection des restes de carnivores identifiés dans la travée P. L'ordonnée correspond à la profondeur des vestiges (en cm).

### 3.5.2.3. Synthèse

L'analyse conjointe de la répartition des vestiges dans l'espace et de la distribution des taxons dans la stratigraphie nous amène à construire la première trame d'une biostratigraphie pour les restes de mésofaune. Le secteur avant apparaît privilégié pour l'établissement d'une biostratigraphie; c'est en effet dans ce secteur que la fouille est la plus aboutie et que les nappes de vestiges sont les plus dilatées. Enfin il convient d'ajouter les données radiométriques pour mesurer pleinement l'espace-temps qui est représenté dans l'aven.

Nous pouvons donc distinguer de haut en bas quatre ensembles (Fig. 36).

**L'ensemble MESO1** est une nappe de vestiges située dans la tranche altitudinale -100 à -170 cm (pic à -150 cm). Elle rassemble les restes d'espèces de milieux tempérés comme le blaireau, le lapin de garenne ou le lièvre brun. Le renard roux est également présent. Cette association est relativement proche de celle qui peut être rencontrée actuellement sur le Causse. Cet ensemble apparaît toutefois hétérogène si l'on tient compte de plusieurs données :

- La patine des os et des dents notée sur certains restes de lapin d'une part et d'autre part sur les restes de blaireau et de certains lièvres bruns est assez différente. Alors que certains restes de lapin sont très minéralisés, les restes de blaireau présentent une surface osseuse très crayeuse et jaunâtre.
- Les datations directes au radiocarbone montrent en effet que les restes de lapin, de lièvre et ceux de blaireau – au moins l'individu de L49 – ne sont pas synchrones et donc que cette accumulation s'est déroulée sur un laps de temps de plus de dix millénaires.
- Quelques restes de lièvre variable sont aussi identifiés dans ce niveau. L'association dans un même ensemble de trois espèces de léporidés possédant chacune des exigences écologiques différentes peut apparaître surprenante. Toutefois si cette association physique est apparente, la chronologie des événements, et le temps de formation de cet ensemble peuvent en expliquer la raison. Il est aujourd'hui difficile de connaître la date de retrait du lièvre variable dans la région du Causse de Gramat; trop peu de datations radiocarbone directes sont actuellement disponibles. De plus, nous n'avons pas réalisé de datation directe sur le matériel de l'Igue trouvé en partie sommitale du remplissage. Néanmoins, à titre de comparaison, le lièvre variable est identifié dans la couche 2 du Pont d'Ambon (Pelletier, 2018) dans laquelle a été reconnu du matériel laborien et vraisemblablement synchrone du GS-1 (chronozone du Dryas récent). La présence du lièvre variable à l'ouest du bassin aquitain est donc attestée au moins pour la fin du Tardiglaciaire et le début de l'Holocène.

Ainsi **l'ensemble MESO1** serait formé d'une accumulation de restes de lapin de garenne déposés lors du GI-1a ou b, de restes de lièvre variable contemporains ou légèrement plus récents puis d'une accumulation de

lièvre brun durant la chronozone de l'Atlantique et enfin de restes de blaireau s'étant accumulés durant le Haut Moyen Age.

**L'ensemble MESO2** regroupe des taxons à cachet environnemental froid et ouvert. On trouve associés le lièvre variable, le glouton et l'hermine ainsi que la belette et le renard roux. Leurs restes forme une nappe de vestige comprise, dans le secteur avant, à des profondeurs comprises entre -170 cm et -220 cm (pic à -200 cm). Par rapport aux autres dates radiocarbone qui sont disponibles, cet ensemble renfermerait une faune du GS-2.1.

**L'ensemble MESO3** possède un spectre de mésofaune tout aussi diversifié auquel s'ajoute l'isatis. La nappe de vestige formée est perceptible dans le secteur avant à des profondeurs s'étalant entre -220 cm et -270 cm (pic à -250 cm). La faune présente livre des âges contemporains du GI-2.2 - GS-3

**L'ensemble MESO4**, très peu documenté à ce jour, qui semble apparaître vers la côte de profondeur -300 cm et qui comprend toujours les restes de lièvre variable et de renard. Cet ensemble est plus ancien et correspond à une période relativement longue (cf. Boudadi-Maligne *et al.*, 2024).

## 4. DISCUSSION

Les fouilles de l'Igue du Gral ont permis d'exhumer un ensemble de restes de mammifères de taille moyenne très riche et assez diversifié, près d'une dizaine d'espèces ayant été identifiées.

L'étude entreprise sur les conséquences des méthodes de fouille employées sur la représentativité de l'ensemble osseux analysé a démontré que l'acte de tamisage a de sérieuses répercussions tant sur 1) le nombre de restes trouvés à la fouille, 2) l'abondance relative des différents taxons, et 3) la représentation anatomique. Les résultats obtenus sur les restes de mésomammifères étaient attendus. Ils démontrent une fois encore qu'un tamisage systématique à l'eau et un tri des refus de tamis adapté permettent de récolter des restes squelettiques de petite dimension. Nous devons cependant saluer l'équipe de fouille qui a su adapter ses techniques afin de répondre pleinement aux questionnements des différents analystes. L'absence de tamisage à l'eau au tout début des fouilles a considérablement biaisé la représentation anatomique du lapin de garenne. Par conséquent, afin de caractériser au mieux ce type d'accumulation, il devient nécessaire d'échantillonner à nouveau le gisement. Nous avons montré que les méthodes de fouille employées lors de la dernière triennale ont considérablement augmenté notre corpus de données sur l'ensemble des espèces et cela est d'autant plus vrai pour les petits carnivores. Pour les plus petits (belette, hermine, putois), les méthodes de fouille employées lors des premières années ont influencé leur représentation anatomique et probablement leur représentativité réelle en nombre d'individus. Pour les plus

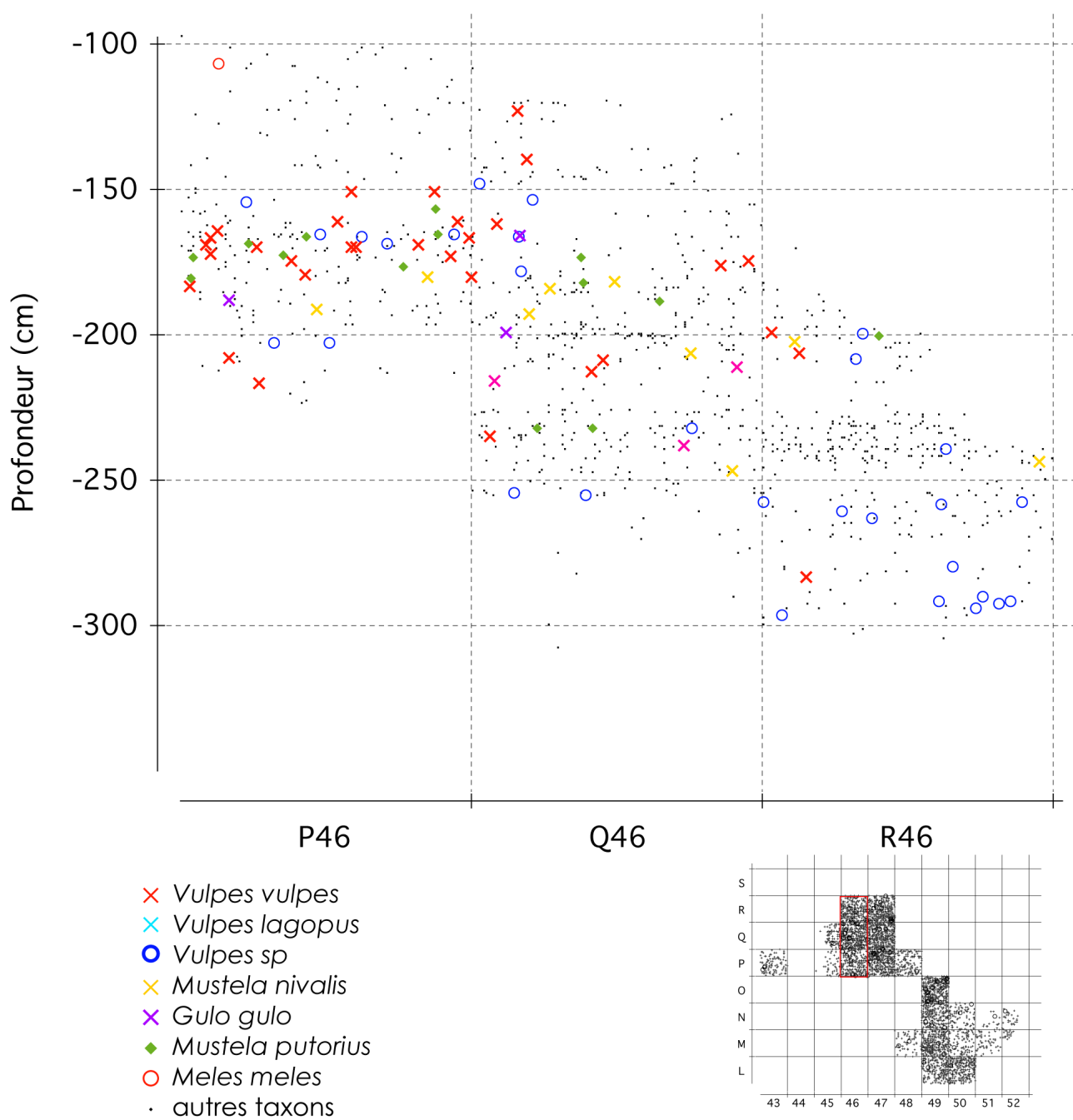


Fig. 35: Igue du Gral. Projection des restes de carnivores identifiés dans la travée 46. L'ordonnée correspond à la profondeur des vestiges, en cm.

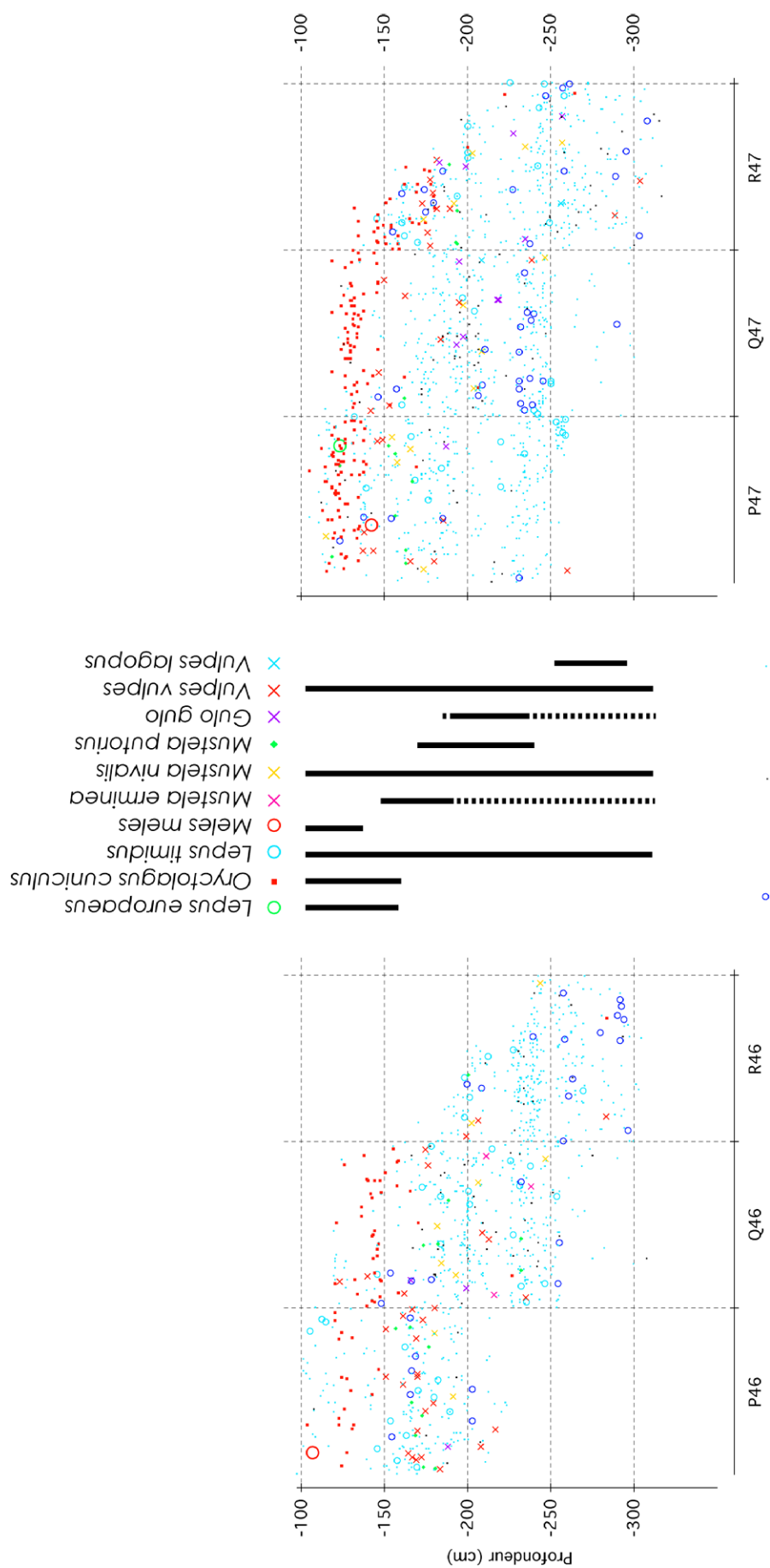


Fig. 36 : Igne du Gral : Biostratigraphie établie à partir des restes de mésofaune sur la séquence du secteur avant (bandes 46 et 47). Les cercles bleu foncé représentent les restes de vulpinés, les cercles turquoises, les restes de lièvres indéterminés du point de vue spécifique et les points noirs les restes indéterminés.



gros (renard, isatis?, blaireau et glouton), les méthodes de fouilles ne semblent pas avoir joué un rôle important dans leur représentation bien que, proportionnellement, davantage d'ossements de pattes aient été découverts lors des quatre dernières années de fouilles.

Ainsi le tamisage doit-il être réalisé avec l'aide de l'eau et les refus de tamis doivent être triés une fois secs. Le temps ajouté n'est pas une pure perte puisqu'il permet, même pour des espèces de la taille du lièvre, de récolter les éléments les plus petits. Les os en séchant se détachent du sédiment, les refus de tamisage peuvent être triés dans de bonnes conditions : bonne exposition à la lumière, un temps de tri dédié, une vérification sur place sont autant de gages permettant une bonne préservation de l'ensemble fouillé. Si la récolte d'un nombre plus conséquent d'éléments de petite taille a été mise en évidence, nous avons pu montrer que les méthodes de tamisage employées conditionnaient également la représentation anatomique des différentes espèces en présence. Le tamisage sous l'eau offre des résultats de bien meilleure qualité qu'un tamisage à sec des sédiments et le tri des refus de tamis une fois ces derniers secs permet un enregistrement de toutes les parties squelettiques.

La conclusion à apporter à ce travail est qu'un tamisage des sédiments devient un impératif préalable à toute étude de matériel, car il conditionne grandement les ensembles osseux qu'il faudra par la suite étudier. Il conviendrait donc que les méthodes de tamisage (taille de la maille, tamisage à sec/à l'eau, méthode de tri) soient clairement décrites lors de la publication des études archéozoologiques et paléontologiques qui intéressent les restes de mésofaune afin de s'assurer de la bonne représentativité des ensembles osseux étudiés.

Les fouilles de cet aven apportent un jeu considérable de données sur la dynamique de peuplement de la région par les faunes de vertébrés. Grâce à ces fouilles, il est désormais possible de documenter la succession d'une partie des espèces présentes dans cette portion du Quercy sur près de 20 000 ans. Trois espèces de léporidés ont pu être découvertes suite aux analyses paléontologiques et morphométriques entreprises et qui sont par ordre d'importance le lièvre variable, le lapin de garenne et le lièvre brun. Les carnivores de petite et moyenne taille de l'Igue du Gral se rapportent à sept espèces comprenant le renard roux, le blaireau, le glouton, le putois, la belette, l'hermine et l'isatis.

L'analyse taphonomique de ces restes a mis en évidence plusieurs faits propres à l'accumulation naturelle de ces restes dans l'aven.

Pour chacun des taxons, toutes les parties anatomiques ont été identifiées, ce qui plaide en faveur d'un apport de carcasses entières. La préservation des carcasses est dépendante de la densité osseuse des différentes portions anatomiques, comme cela a été démontré pour le lièvre, le lapin ou encore le renard.

L'originalité de cet aven réside dans le fait que les

connexions anatomiques sont très rares. A l'exception des deux blaireaux identifiés dans l'aven et qui devaient se trouver en connexion anatomique très lâche, seul un lièvre parmi les 37 identifiés a été trouvé avec des éléments disposés selon un ordre anatomique logique et de manière regroupée. Pour les autres individus, leurs restes sont dispersés dans le sédiment à l'image du glouton identifié dans le deuxième ensemble. Ces constatations impliquent que l'ensemble osseux fouillé n'est pas un dépôt primaire et qu'il ne correspond pas au lieu de chute des individus.

Le taux de fragmentation est modéré puisque plus de la moitié des restes sont complets à subcomplets. Quand les restes fauniques sont fragmentés, nous avons vu qu'il s'agissait, dans la majorité des cas, de cassures générées par des processus post-dépositionnels synsédimentaires ou provoquées par la fouille. Quant aux rares fractures sur « os frais » identifiées sur les os longs, elles pourraient résulter de la chute des animaux dans l'aven.

L'analyse des profils de mortalité des différents taxons apporte aussi des éléments permettant de caractériser ce type d'accumulation naturelle par mort accidentelle. La population de lièvre de l'Igue du Gral est majoritairement constituée par des individus adultes, tandis que pour les lapins, il s'agit d'avantage d'individus immatures. Ces profils de mortalité sont très proches de ceux qui ont été mis en évidence dans d'autres avens comme celui du Coulet-des-Roches (Pelletier *et al.*, 2020). Cette distribution des individus s'explique probablement par une éthologie différentielle entre les deux espèces. Les lièvres sont des animaux solitaires couvrant de très vastes territoires et pouvant effectuer de grandes migrations saisonnières (Angerbjörn & Flux, 1995). Pour expliquer la prédominance de lièvres subadultes dans les avens de Coudoulous II et de l'Igue des Rameaux, Cochard (2004b) avait émis l'hypothèse que ces jeunes individus, plus mobiles et en quête de nouveaux territoires, avaient une probabilité plus importante d'être piégés dans l'aven. Or à l'Igue du Gral, la structure d'âge correspond davantage à la structure théorique d'une population naturelle vivante (Discamps & Costamagno, 2015). Ce modèle théorique est en accord avec les études populationnelles de lièvres variables actuels, comprenant généralement un ratio d'adultes légèrement supérieur au nombre d'individus immatures (Flux, 1970; Hewson, 1976; Walhovd, 1965). Ainsi, contrairement à ce qu'il a été trouvé à Coudoulous II, le profil de mortalité de la population de lièvre de l'Igue du Gral reflète davantage la distribution d'individus présents dans une population vivante.

Les lapins sont quant à eux sédentaires et occupent des territoires nettement plus réduits, ne s'éloignant que très peu de leur garenne (Biadi & Le Gall, 1993). Les jeunes individus non reproducteurs (ou non dominants) et/ou en recherche de nouveaux territoires (ou de nouvelles garennes) vont avoir une mobilité plus importante que les adultes et donc seront plus susceptibles d'être piégés dans les avens. Cette caractéristique éthologique

peut expliquer le fait que, comparativement aux lièvres, peu d'individus adultes aient été trouvés dans l'aven. La présence de juvéniles pourrait également témoigner de la proximité d'une garenne dans les environs de l'aven.

Les profils de mortalité des petits carnivores sont relativement difficiles à établir et à analyser, faute d'un nombre suffisant d'individus piégés, nous ne pouvons pas aller au-delà du simple constat. Pour le renard roux et l'isatis, nous n'avons identifié que des adultes. Néanmoins, la reconnaissance de plusieurs dents déciduales nous indique que des renardeaux ont aussi été piégés sans savoir s'il s'agit d'isatis ou de renard roux. Comme pour le lièvre ou le lapin, différentes classes d'âges étant représentées, nous pourrions donc envisager que le piégeage en aven n'opère aucune sélection des individus selon leur âge. Ainsi, en ce qui concerne l'accumulation de restes de renards dans cet aven, nous ne pouvons que souligner le fait que des immatures sont présents. Ils sont toutefois relativement moins fréquents par rapport à ce qui a pu être décrit en contexte de tanière (e.g. Castel *et al.*, 2011 ; Mallye, 2007 ; Mallye *et al.*, 2008). Cette accumulation est très différente de ce que l'on trouve dans les sites archéologiques où les renards sont la proie des chasseurs-cueilleurs et où, généralement, les ensembles sont dominés par les restes d'adultes (e.g. Chauvière & Castel, 2004 ; Pailhaugue, 1995 ; Soulier & Mallye, 2012). Pour les autres carnivores, leur nombre étant relativement faible, il est difficile d'établir des généralités et nous ne pouvons que constater la présence de ces individus dans l'aven ; les blaireaux, putois, belettes et hermines sont tous représentés par des adultes. Quant au glouton, les deux individus représentés sont immatures et ont été piégés quelques mois après leur naissance, probablement en fin de bonne saison. Les restes de glouton juvéniles sont assez rares dans le registre fossile. La seule mention à notre connaissance est la description qui en est faite par Döppes (2001) pour le gisement de Beilsteinhöhle en Allemagne.

Bien que l'apport de restes d'animaux dans l'aven puisse être expliqué par leur chute accidentelle, il a été démontré précédemment que de nombreux restes fauniques présentaient des traces de consommation par des carnivores attribuables, car présents en grand nombre de restes, au loup (Castel *et al.*, 2010). L'identification de traces de prédation sur les restes de renard contribue à documenter ces hypothèses. En effet, si les restes de renard sont largement distribués dans toute la séquence sédimentaire de l'aven, il s'avère que ces restes portant des traces de prédation sont essentiellement localisés dans l'ensemble qui contient le plus grand nombre de restes de loups, à savoir l'ensemble 2. De plus, les restes de renard semi-digérés sont de taille relativement importante (>2 cm) et plus importante que les restes semi-digérés identifiés dans les tanières de renard/blaireau qui n'excèdent pas 2 cm (Castel *et al.*, 2011 ; Mallye, 2007 ; Mallye *et al.*, 2008). Dès lors, ces restes pourraient provenir :

1. de la consommation de carcasses de renards par des

loups qui auraient pu fréquenter l'aven. Toutefois dans ce cas se pose la question de comprendre pourquoi et comment les loups auraient pu entrer et sortir de l'aven, mais pas les renards

2. de la consommation de carcasses de renards par des loups qui auraient été piégés dans l'aven
3. de restes provenant du contenu stomacal de loups qui seraient tombés dans l'aven

La question reste entière et ne fait qu'alimenter un propos qui devra être débattu de manière plus collective.

La séquence de l'Igue du Gral couvre une période de temps quasi continue entre 30 000 ans et 11 000 ans avant le présent. Durant cette période, d'importantes variations climatiques sont perceptibles et ont des répercussions sur les écosystèmes.

Les analyses biométriques conduites sur le squelette des différentes espèces de carnivores nous ont fourni une base solide de détermination des différentes espèces représentées à l'Igue du Gral, à savoir le renard roux, l'isatis, la belette et l'hermine. Le putois reste toutefois le parent pauvre des travaux de détermination spécifique. Sans reste crânien suffisamment complet, il est actuellement très difficile de reconnaître les restes post-crâniens des différentes espèces présentes au Pléistocène supérieur. Nous ne pouvons que constater qu'à l'heure actuelle, les putois fossiles sont uniquement décrits par leur crâne.

L'étude paléontologique des restes de léporidés nous apporte des informations fondamentales permettant de caractériser ces populations du point de vue biologique. Chez le lièvre variable, cela se traduit notamment par la diminution significative de la taille corporelle moyenne chez les populations de la région. La taille des individus de l'Igue du Gral, comparée à des populations chronologiquement antérieures et postérieures, serait en accord avec les datations de l'assemblage [ca 35 000-12 000 ans calBP]. Toutefois, aucune distinction morphologique franche n'a pu être observée entre les différentes populations de lièvres variables analysées pour cette période, ce qui indique l'absence de discrimination populationnelle et/ou sous-spécifique. Cela peut probablement s'expliquer par le fait que, contrairement aux lapins qui possèdent une plasticité phénotypique importante (cf. Pelletier, 2018, 2019), le lièvre variable ait conservé une densité de population élevée et largement connectée tout au long du Pléistocène, favorisant les flux de gènes (Smith *et al.*, 2017). En outre, les preuves paléontologiques attestent bien que l'espèce a continuellement été présente dans le Sud-Ouest de la France durant le Pléistocène supérieur, jusqu'aux dernières occurrences dans les niveaux de la fin du Magdalénien de l'abri Murat et du laborien de Pont d'Ambon (Pelletier, 2018). Par la suite, le retrait progressif des glaces vers le nord à la fin du Pléistocène supérieur va lui permettre de coloniser les territoires les plus septentrionaux désormais accessibles, comme les îles Britanniques ou la Scandinavie (Thulin, 2003).

Bien que présent au sommet de la stratigraphie, le lièvre

brun est quant à lui encore loin d'avoir atteint l'Europe occidentale au moment de l'accumulation de lièvres variables à l'Igue du Gral. En effet, il est très bien implanté à l'est du continent eurasiatique (e.g., Kurtén, 1968; Tong *et al.*, 2006), mais semble rester en retrait dans différentes zones refuges lors de cette période, a minima dans les Balkans, le Caucase et l'Asie Centrale (Amoutzias *et al.*, 2016; Corbet, 1986; Suchentrunk *et al.*, 2003). Sa progression vers l'ouest ne semble se produire qu'à l'Holocène: dans le site de Smrcka Lorenz-Abris en Autriche, le lièvre variable est enregistré dans les niveaux de la fin du stade isotopique 2, puis le lièvre brun va prendre sa place dans l'environnement à partir de 7000 calBP (Veitschegger *et al.*, 2015). Dans le Sud-Est de la France, c'est également dans des niveaux datés autour de 7000 calBP que les premières traces de lièvre brun sont enregistrées dans les avens de Souche 1, des Planes et du Coulet des Roches (Crégut-Bonnoure *et al.*, 2014; Pelletier, 2018). Ces occurrences tendent à indiquer une première voie de migration de *L. europaeus* depuis l'est en passant par le nord de l'Italie. Il est régulièrement suggéré que cette expansion en Europe de l'espèce vers l'ouest est en relation étroite avec les changements anthropogéniques du paysage (i.e., ouverture) au cours de l'Holocène (e.g., Corbet, 1986; Smith *et al.*, 2017; Stamatis *et al.*, 2009; Veitschegger *et al.*, 2015). Sa présence dans les niveaux protohistoriques de la grotte du Queroy en Charente (Donard, 1982), ainsi que la datation directe sur le lièvre brun de l'Igue du Gral (7417-7167 calBP), témoignent également de son arrivée tardive dans le Sud-Ouest de la France. Cette impulsion du lièvre brun au cours de l'Holocène, peut-être couplée à la fonte et au retrait des glaces, ont certainement contraint le lièvre variable (cf. compétition interspécifique) à se retirer vers de nouveaux territoires, aux hautes latitudes et altitudes (Levänen *et al.*, 2018; Thulin, 2003).

Chez le lapin, l'évolution biologique et la distribution géographique au cours du Pléistocène supérieur ont varié différemment. Le climat particulièrement rigoureux qui s'établit à la fin du stade isotopique 3 dans le Sud-Ouest de la France, comme en témoigne la grande taille corporelle des individus de Regourdou (Pelletier, 2018), va finalement conduire à un retrait des populations de lapins dans la péninsule Ibérique au cours du Dernier Maximum Glaciaire (Pelletier, 2018). En effet, les divergences morphologiques entre les individus du stade isotopique 3 et ceux de la fin du Tardiglaciaire marquent cette rupture dans les peuplements de la région. Cela se traduit notamment à travers les changements morphologiques de la p3, où les populations isolées dans la péninsule Ibérique ont acquis de nouvelles caractéristiques morphométriques: sur le bord lingual de la dent, le paraflexide et l'entoconide se sont estompés, alors qu'ils étaient toujours bien marqués chez les populations établies dans le Sud-Ouest de la France au stade isotopique 3. Comme nous l'avons vu à l'Igue du Gral et chez les populations chronologiquement et géographiquement très proches,

ces caractéristiques dites « modernes » ont été retrouvées chez les populations de lapin de garenne de la fin du stade isotopique 2 dans le Sud-Ouest de la France.

Entre la fin du stade isotopique 3 et la fin du stade isotopique 2, alors que le lapin de garenne est très présent en France sur le pourtour méditerranéen et surtout dans la péninsule Ibérique, dans le Sud-Ouest de la France, ce taxon est rare, pour ne pas dire absent. Du fait de ses mœurs de fouisseur, il est relativement difficile de se prononcer sur son extension géographique et temporelle pour cette période sans l'appui d'une véritable étude taphonomique visant à s'assurer de l'absence de pollutions récentes de ses restes dans les couches archéologiques. Faute de ces études et/ou données contextuelles (carnets de fouilles, plans, relevés photographiques, etc.) il reste la possibilité de dater directement les restes de lapin et de comparer ainsi les résultats obtenus avec les données contextuelles du gisement. En ce qui concerne le Bassin Aquitain et ses marges, les datations radiocarbone sur reste de lapin de garenne commencent à s'accumuler. Nous disposons ainsi de données pour l'abri Morin (Mallye *et al.*, 2018a), le site de Rochereil (Mallye *et al.*, 2018b), l'abri Murat (Mallye, inédit). Ces dates directes montrent que l'espèce était déjà bien installée dans la région durant le GI-1d (Le Morin et Rochereil) et le GI-1c (abri Murat). Le lapin de garenne semble ainsi s'implanter dans la région lors des premières phases de radoucissement observées au Tardiglaciaire après plus de 20 000 ans d'absence. D'après les données issues des analyses en morphométrie géométrique, ces populations de lapins tardiglaciaires montrent une grande proximité avec celles qui sont observées en Espagne à la fin du stade isotopique 2. Il est donc tout à fait envisageable que la diffusion de l'espèce au nord de la méditerranée ait pu se faire par à partir des zones refuges du Sud-Est de la France (Callou, 2003) et de l'Espagne. Dans le Sud-Ouest de la France, cet épisode de recolonisation du lapin est en adéquation avec les changements observés dans les communautés de grands (Delpech, 1989, 1999) et de petits mammifères (Royer, 2013), mais également avec le retour de la forêt atlantique (González-Sampéris *et al.*, 2010; Sánchez Goñi *et al.*, 2008). La diminution significative de la taille corporelle moyenne des différentes populations de lapins à la fin du Tardiglaciaire (13-12 ka BP) pourrait être corrélée avec une amélioration du climat (i.e., réchauffement du cycle de Dansgaard-Oeschger 1). Que nous apprennent les données de l'Igue du Gral sur les comportements de prédation sur la petite faune par les groupes de chasseurs-cueilleurs du Paléolithique supérieur?

La séquence sédimentaire de l'Igue du Gral met en évidence l'accumulation quasi continue de restes fauniques sur une durée de plus de 20 millénaires reflétant l'environnement local à proximité du site. Ce en quoi elle peut être considérée *a minima* comme une biostratigraphie elle aussi locale et comme une source documentaire permettant de nous renseigner sur la disponibilité des gibiers

sur le temps long. Ainsi, comparée aux tableaux de chasse des groupes humains qui se sont succédé dans la région, est-il possible de discuter des choix ou des motivations ayant présidé à leur subsistance. Notre analyse a montré que le lièvre variable était omniprésent dans le site. Ses restes ont été identifiés sur toute la séquence. Il n'est donc pas étonnant de le trouver parmi les gibiers des chasseurs-cueilleurs du Paléolithique récent de nombreux gisements du Sud-Ouest de la France en quantité variée (Cochard, 2004b, 2005, 2007; Costamagno *et al.*, 2008, 2009; Fontana, 2003; Fontana & Chauvière, 2007; Kuntz *et al.*, 2015; Langlais *et al.*, 2012, 2014, 2015; Mallye *et al.*, 2018b; Morel & Müller, 1997; Müller, 2013; Pailhaugue, 1995; Soulier & Mallye, 2012). En ce qui concerne le lapin de garenne, le tableau dépeint par la séquence de l'Igue du Gral est d'un autre ordre; les restes de lapin sont présents en sommet de séquence et les datations radiocarbone indiquent qu'ils étaient présents à la fin du GI-1 et au début du GS-1. On comprend alors aisément pourquoi l'espèce, dans le Sud-Ouest de la France, n'entraîtrait véritablement dans la diète des groupes humains qu'à la fin du Paléolithique récent, comme cela a été démontré dans différents gisements à grandes accumulations (Cochard, 2004b; Fat Cheung *et al.*, 2014; Jones, 2004a, b, 2006, 2009, 2012; Mallye *et al.*, 2018b). En ce qui concerne les renards, ces derniers entraînent très régulièrement dans la sphère domestique des groupes humains du Paléolithique supérieur, que cela soit à des fins alimentaires, techniques ou symbolique (e.g. Castel, 1999; Chauvière & Castel, 2004; Mallye *et al.*, 2013; Soulier & Mallye, 2012). Il reste toutefois difficile de discuter plus spécifiquement de l'utilisation particulière de l'isatis dans le domaine archéologique, ses restes étant parfois difficiles à déterminer du fait de la fragmentation des pièces ou simplement parce qu'il n'est pas possible d'établir des critères de distinction fiables les écartant d'emblée du renard roux.

La découverte de restes de glouton dans l'aven est intéressante à plus d'un titre. En effet, peu de restes ont été décrits en France et ce, quelle que soit la période chronologique considérée. Cela peut être mis en relation avec les mœurs de l'animal qui est l'un des carnivores possédant un territoire vital parmi les plus vastes (4-5 individus pour 1000 km<sup>2</sup>). La seule mention du glouton dans le département du Lot est celle de Philippe *et al.* (1980) à l'Igue de Lespinasse (ou Aven de Lespinasse, Quissac, Lot). L'individu en question n'est représenté que par un humérus et son âge indéterminé (ou Pléistocène supérieur). Les mentions du glouton en France apparaissent relativement tôt dans le registre fossile (Bourgeois & Philippe, 2017; Delagnes *et al.*, 1999; Hugueney, 1975; Valensi, 2009) et s'accroissent pour les gisements du Pléistocène supérieur; ce mustélidé est identifié à Vilhonneur (Charente, de Mortillet, 1883), à l'abri des Roches (Indre, Charbonnier, 1962) à Villereversure (Ain, Martin, 1967, 1968), à Solutré (Saône-et-Loire, de Mortillet, 1883), au Santenay (Côte d'Or, Argant, 1991),

à Vergisson II (Saône-et-Loire, Chaput, 1999), dans la caverne de Lherm (Ariège, Boule, 1894), dans la grotte de Valescure (Vaucluse, Crégut-Bonnoure *et al.*, 2011), dans la grotte de Fouvent (Haute-Saône, Fourvel *et al.*, 2014), à Jaurens (Corrèze, Mallye & Guérin, 2002) et à la grotte Bernard (Ariège, Bertouille *et al.*, 1968). D'autres mentions sont trouvées pour la période du Dernier Maximum Glaciaire au Tardiglaciaire. Nous retiendrons les gisements de l'abri Gay dans l'Ain (Bridault & Chaix, 2002), de Rochereil (Dordogne, Astre, 1950; Jude, 1960), de la grotte de Labastide dans les Hautes-Pyrénées (Clot, 1982) ou de la grotte de la Vache, salle Monique en Ariège (Pailhaugue, 1995). Sa limite australe pléistocène se limite à la chaîne pyrénéenne (Altuna, 1963). L'identification ici de restes de glouton à deux moments du remplissage de l'aven permet ainsi de combler une lacune temporelle entre les individus de Jaurens en Corrèze et ceux qui pourront être identifiés en Dordogne (Rochereil) pour le Tardiglaciaire.

## 5. CONCLUSIONS

Les fouilles entreprises à l'Igue du Gral ont permis de découvrir une riche collection de vestiges qui appartiennent à des petits mammifères qui se sont accumulés sur plus de 20 000 ans. L'enregistrement de la position de ces vestiges dans le volume de fouille nous a permis de décrire l'accumulation de différents taxons dans ce contexte particulier d'aven et d'en mesurer toutes les caractéristiques taphonomiques en termes de diversité taxinomique, de population piégée (âge, sexe), de conservation/préservation et de dispersion des vestiges. Ce en quoi cette série peut servir de modèle de comparaison pour l'étude d'autres avens-pièges. La succession de cette mésofaune piégée nous a autorisé à établir une biostratigraphie régionale permettant de discuter non seulement des environnements animaux sur le long terme, mais aussi de la disponibilité des gibiers pour les différentes populations humaines ayant occupé le Quercy depuis le Dernier Maximum Glaciaire.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier avant tout Jean-Christophe Castel et Marie-Pierre Coumont qui nous ont permis d'étudier la série de restes de mésofaune. Nous remercions également Jean-Christophe Castel et Myriam Boudadi-Maligne pour le travail entrepris afin de publier de manière collective l'ensemble des données issues de l'étude du matériel de ce piège naturel. Jean-Baptiste Mallye remercie O. Bignon qui, grâce à l'opération programmée du site de Pincevent, a pu financer le travail d'acquisition de données biométriques sur les lièvres variables et les renards polaires au Muséum d'Histoire naturelle d'Oslo. Le travail de Maxime Pelletier a bénéficié d'une aide de

l'Etat gérée par l'Agence Nationale de la Recherche au titre du programme d'Investissement d'avenir portant la référence ANR-16-CONV-000X et de l'Initiative d'Excellence d'Aix-Marseille Université - A\*MIDEX. Nous remercions également les deux coordonnateurs de ce volume pour leur relecture attentive et leurs commentaires judicieux qui ont permis d'ôter quelques coquilles et d'améliorer la qualité de cet article, dont la version finale a été enrichie par les commentaires avisés de Cécile Callou que nous remercions très chaleureusement.

## RÉFÉRENCES

- Adams D. C. & Otárola-Castillo E. 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 393-399.
- Altuna J. 1963. Primer hallazgo de glotón (*Gulo gulo* L.) en la Península Ibérica. *Munibe*, 15: 128 pp.
- Altuna J. 2004. Estudio biométrico de *Vulpes vulpes* L. y *Alopex lagopus* L. Contribución a su diferenciación en los yacimientos paleolíticos cantábricos. *Munibe*, 56: 45-59.
- Amoutzias G. D., Giannoulis T., Moutou K. A., Psarra A.-M. G., Stamatis C., Tsiourlianos A. & Mamuris Z. 2016. SNP Identification through Transcriptome Analysis of the European Brown Hare (*Lepus europaeus*): Cellular Energetics and Mother's Curse. *PLOS ONE*, 11: e0159939.
- Andrews P. 1990. *Owls, Caves and Fossils: Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas From Westbury-Sub-Mendip, Somerset, U.K.*, University of Chicago Press ed, Chicago, 239 pp.
- Angerbjörn A. & Flux J. E. C. 1995. *Lepus timidus*. *Mammalian Species*: 1-11.
- Argant A. 1991. *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon, 115: 301 pp.
- Armstrong A. 2016a. Eagles, owls, and coyotes (oh my!): Taphonomic analysis of rabbits and guinea pigs fed to captive raptors and coyotes. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 5: 135-155.
- Armstrong A. 2016b. Small mammal utilization by middle stone age humans at Die Kelders cave 1 and Pinnacle Point site 5-6, western Cape Province, South Africa. *Journal of human evolution*, 101: 17-44.
- Astre G. 1950. Faune magdalénienne et azilienne de Rochereil (Dordogne). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 85: 151-171.
- Audoin-Rouzeau F. & Vigne J.-D. 1994. La colonisation de l'Europe par le Rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paléobiologie*, 13: 125-145.
- Bertouille H., Bertouille M. & Bouchud J. 1968. La prospection géologique et paléontologique des avens. Etudes préliminaires faites dans la grotte Bernard (Ariège). *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 65: 139-143.
- Biadi F. & Le Gall A. 1993. *Le lapin de garenne. Vie Gestion et chasse d'un gibier authentique*. Office national de la chasse Hatier, Paris, 160 pp.
- Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. 2024. Les loups (*Canis lupus*) de l'Igüe du Gral: bilan de l'analyse taphonomique et paléontologique. In: Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.), L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot): histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur. *Revue de Paléobiologie*, 43(2): 329-352.
- Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Castel J.-C. avec la collaboration de Bignon-Lau O., Lacrampe-Cuyaubère F., Laroulandie V., Luret M. & Muth X. 2024. Les remplissages paléontologiques de l'aven: description, définition des ensembles et cadre chronologique. In: Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.), L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot): histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur. *Revue de Paléobiologie*, 43(2): 61-85.
- Bookstein F. L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, New York, 435 pp.
- Boule M. 1894. Note sur des restes de Glouton et de Lion fossiles de la caverne de l'Herm (Ariège). *L'Anthropologie*, V: 10-14.
- Bourgeois G. & Philippe M. 2017. Présence du glouton *Gulo gulo* (Mustelidae, Carnivora) dans le gisement pléistocène moyen de La Fage-Aven II, Noailles (Corrèze, France). *PALEO*, 28: 215-225.
- Bridault A. & Chaix L. 2002. Réflexion sur la recomposition des spectres fauniques durant le Tardiglaciaire. In: Pion G. & Mevel L. (eds), *La fin du Paléolithique supérieur dans les Alpes du nord françaises et le Jura méridional. Approches culturelles et environnementales*. Société Préhistoriques Française, Paris: 59-71.
- Bronk Ramsey C. 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon*, 51: 337-360.
- Brugal J.-P. 2006. Petit gibier et fonction de sites au Paléolithique supérieur. *PALEO*: 45-68.
- Callou C. 2003. *De la garenne au clapier: étude archéozoologique du lapin en Europe occidentale*. Publications scientifiques du Muséum, Paris, 358 pp.
- Castel J.-C. 1999. *Comportements de subsistance au Solutréen et au Badegoulien d'après les faunes de Combe Saunière (Dordogne) et du Cuzoul de Vers (Lot)*. Univ. Bordeaux 1, 619 pp.
- Castel J.-C., Coumont M.-P., Brugal J.-P., Laroulandie V., Camus H., Chauvière F.-X., Cochard D., Guadelli J.-L., Kuntz D., Martin H. & Mourre V. 2008. La fin du Paléolithique supérieur en Quercy: l'apport de l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). In: Jaubert J., Ortega I. & Bordes J.-G. (eds), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France: nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Séances décentralisées de la Société Préhistorique Française. Société Préhistorique Française, pp. 335-353.
- Castel J.-C., Coumont M.-P., Boudadi-Maligne M. & Prucca A. 2010. Rôle 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: 411-425.
- Castel J.-C., Mallye J.-B. & Oppliger J. 2011. Les petits carnivores dans leurs abris temporaires: choix des espèces et caractéristiques taphonomiques. Implications pour l'archéologie. In: Laroulandie V., Mallye J.-B. & Denys C. (eds), *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, Oxford, pp. 77-91.
- Castel J.-C., Camus H. & Muth X. 2024. L'Igüe du Gral et son contexte. In: Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.),

- L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) : histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur. *Revue de Paléobiologie*, 43(2) : 9-23.
- Chaput F. 1999. La faune des grands mammifères du site Paléolithique moyen de Vergisson II (Saône-et-Loire, France). *Travaux de l'Institut de Recherche du Val de Saône-Mâconnais*, 4 : 19-44.
- Charbonnier O. 1962. L'abri aurignacien des Roches. Commune de Pouligny-Saint-Pierre (Indre). *L'Anthropologie*, 66 : 469-484.
- Chauvière F.-X. & Castel J.-C. 2004. Le statut du Renard à Combe Saunière (Sarliac-sur-l'Isle, Dordogne) et dans le Solutréen de l'Est aquitain. In : Brugal J.-P. & Desse J. (eds), *Petits animaux et Sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. XXIV<sup>e</sup> rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. Edition APDCA, Antibes : 389-402.
- Clot A. 1982. Le Glouton (*Gulo gulo* (L.) *Mustelidae*, *Carnivora*) de Labastide (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 118 : 101-109.
- Cochard D. 2004a. Influence de l'âge des proies sur les caractéristiques des accumulations de léporidés produites par le hibou grand-duc. In : Brugal J.-P. & Desse J. (eds), *XXIV<sup>e</sup> rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*. APDCA : 313-316.
- Cochard D. 2004b. *Les léporidés dans la subsistance paléolithique du sud de la France*. Talence, Université Bordeaux I, 354 pp.
- Cochard D. 2005. Les lièvres variables du niveau 5 du Bois-Ragot : analyse taphonomique et apports paléo-ethnologiques. In : Chollet A. & Dujardin V. (eds), *La grotte du Bois-Ragot (Vienne). Magdalénien et Azilien. Essais sur les hommes et leur environnement*. Société Préhistorique Française, pp. 319-337.
- Cochard D. 2007. Caractérisation des apports de Léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologique à la couche VIII de la grotte Vaufrey. In : Evin J. (ed.), Actes du Congrès du «Centenaire de la Société Préhistorique Française : un siècle de construction du discours scientifique en Préhistoire». Mémoire de la Société Préhistorique Française, pp. 467-480.
- Cochard D. & Brugal J.-P. 2004. Importance des fonctions des sites dans les accumulations paléolithiques de léporidés. In : Brugal J.-P. & Desse J. (eds), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. XXIV<sup>e</sup> rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes, pp. 283-296.
- Cochard D., Brugal J.-P., Morin E. & Meignen L. 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canelettes, Aveyron, France. *Quaternary International*, 264 : 32-51.
- Corbet G. B. 1986. Relationships and origins of the European lagomorphs. *Mammal Review*, 16 : 105-110.
- Costamagno S. 1999. *Stratégie de chasse et fonction des sites au Magdalénien dans le sud de la France*. Bordeaux, Université Bordeaux I, 495 pp.
- Costamagno S., Cochard D., Ferrière J.-G., Laroulandie V., Cazals N., Langlais M., Valdeyron N., Dachary M., Barbaza M., Galop D., Martin H. & Philibert S. 2008. Nouveaux milieux, nouveaux gibiers, nouveaux chasseurs ? Evolution des pratiques cynégétiques dans les Pyrénées du Tardiglaciaire au début du Postglaciaire. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 105 : 17-27.
- Costamagno S. & Laroulandie V. 2004. L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique : un inventaire taphonomique et archéozoologique. In : Brugal J.-P. & Desse J. (eds), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. XXIV<sup>e</sup> rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. Editions APDCA, Antibes : 403-416.
- Costamagno S., Laroulandie V., Langlais M. & Cochard D. 2009. Exploitation du monde animal sur le versant nord des Pyrénées durant le Tardiglaciaire. In : Fullola J. M., Valdeyron N. & Langlais M. (eds), *Els Pirineus i les àrees circumdants durant el Tardiglacial. Mutacions i filiacions tecnoculturals evolucion paleoambiental*, Actes du XIV<sup>e</sup> Colloque international d'Archéologie de Puigcerdà, Hommage à G. Laplace. Institut d'Estudis Ceretans, Puigcerdà, pp. 185-209.
- Crégut-Bonnoure E. & Guérin C. 1979-1981. Le gisement Pleistocène de l'aven de la Terrasse à Aiguèze (Gard) : première découverte de *Mustela (Putorius) evermanni* (*Mammalia, Carnivora*). *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences naturelles du Vaucluse*, pp. 135-164.
- Crégut-Bonnoure E., Slimak L., Lewis J. E. & Brochier J. E. 2011. Nouvelles données sur les sites pléistocènes et holocènes à *Ursus arctos* du Vaucluse (Sud-Est de la France). *Quaternaire*, Hors série, pp. 147-183.
- Crégut-Bonnoure E., Argant J., Bailon S., Boulbes N., Bouville C., Buisson-Catil J., Debard E., Desclaux E., Fietzke J., Fourvel J.-B., Frèrebeau N., Kuntz D., Krzepakowska J., Laudet F., Lachenal T., Lateur N., Manzano A., Marciszak A., Margarit X., Mourer-Chauviré C., Oppliger 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 southeastern France. *Quaternary International*, 339-340 : 41-61.
- d'Errico F. & Villa P. 1997. Holes and grooves : the contribution of microscopy and taphonomy to the problem of art origins. *Journal of human evolution*, 33 : 1-31.
- de Mortillet G. 1883. *Le Préhistorique. Antiquité de l'Homme*. C. Reinwald, Paris, 642 pp.
- Delagnes A., Tournepiche J.-F., Armand D., Desclaux E., Diot M.-F., Ferrier C., Le Fillâtre V. & Vandermeersch B. 1999. Le gisement Pleistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : premier bilan interdisciplinaire. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 96 : 469-496.
- Delpech F. 1989. L'environnement animal des Magdaléniens. In : Rigaud J.-P. & Otte M. (eds), Actes du Colloque de Mayence 1987. ERAUL, pp. 5-30.
- Delpech F. 1999. Biomasse d'Ongulés au Paléolithique et inférences sur la démographie. *PALEO*, 11 : 19-42.
- Discamps E. & Costamagno S. 2015. Improving mortality profile analysis in zooarchaeology : a revised zoning for ternary diagrams. *Journal of Archaeological Science*, 58 : 62-76.
- Donard E. 1982. *Recherches sur les Léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Talence, Université Bordeaux I, 161 pp.
- Döppes D. 2001. *Gulo gulo* (Mustelidae, Mammalia) im Jungpleistozän Mitteleuropas. *Beiträge zur Paläontologie Österreich*, 26 : 1-95.
- Dray S. & Dufour A.-B. 2007. The ade4 Package : Implementing

- the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1-20.
- Fat Cheung C., Chevalier A., Bonnet-Jacquement P., Langlais M., Ferrié J.-G., Costamagno S., Kuntz D., Laroulandie V., Mallye J.-B., Valdeyron N. & Ballista S. 2014. Comparaison des séquences aziliennes entre Dordogne et Pyrénées : état des travaux en cours. In: Langlais M., Naudinot N. & Peresani M. (eds), *Les groupes culturels de la transition Pléistocène-Holocène entre Atlantique et Adriatique*, Actes de la séance de la Société préhistorique française de Bordeaux, 24-25 mai 2012. Séances de la Société préhistorique française, Paris, pp. 17-44.
- Flux J. E. C. 1970. Life history of the Mountain hare (*Lepus timidus scoticus*) in north-east Scotland. *Journal of Zoology*, 161: 75-123.
- Fontana L. 2003. Characterization and exploitation of the Arctic Hare (*Lepus timidus*) during the Magdalenian: surprising data from Gazel cave (Aude, France). In: Costamagno S. & Laroulandie V. (eds), *Mode de Vie au Magdalénien: Apports de l'Archéozoologie*. Actes du XIV<sup>e</sup> Congrès UISPP BAR International Series, pp. 101-118.
- Fontana L. & Chauvière F.-X. 2007. Exploitation du Lièvre variable à La Madeleine (Dordogne, France) et le statut d'un petit gibier au Dryas ancien. *PALEO*, 19: 303-336.
- Fourvel J.-B., Fosse P., Fernandez P. & Antoine P.-O. 2014. La grotte de Fouvent, dit l'Abri Cuvier (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France): analyse taphonomique d'un repaire d'hyènes du Pléistocène supérieur (OIS 3). *PALEO*, 25: 79-99.
- Gay I. 2011. Rôle du Hibou Grand-Duc (*Bubo bubo*) dans l'accumulation osseuse des niveaux magdaléniens de l'abri Jean-Pierre 1 (Saint Thibaud-de-Couz, Savoie, France). In: Laroulandie V., Mallye J.-B. & Denys C. (eds), *Taphonomie des Petits vertébrés: Référentiels et Transferts aux fossiles*. Actes de la Table Ronde du RTP Taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009. Oxford, BAR International Series, pp. 129-140
- González-Sampériz P., Leroy S. A. G., Carrión J. S., Fernández S., García-Antón M., Gil-García M. J., Uzquiano P., Valero-Garcés B. & Figueiral I. 2010. Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 427-457.
- Gordon E. A. 1993. Screen Size and Differential Faunal Recovery: A Hawaiian Example. *Journal of Field Archaeology*, 20: 453-460.
- Gunz P. & Mitteroecker P. 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24: 103-109.
- Hancox M. 1988. Field age determination in the european badger. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 43: 399-404.
- Hauser W. M. 1921. Osteologische Unterscheidungsmerkmale des schweizerischen Feld- und Alpenhasen (*Lepus europaeus* Pall. und *Lepus medius varronis* Miller.) ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*, 26: 33-108.
- Hewson R. 1976. A Population Study of Mountain Hares (*Lepus timidus*) in North-East Scotland from 1956-1969. *Journal of Animal Ecology*, 45: 395-414.
- Hibbard C. W. 1963. The Origin of the P3 Pattern of *Sylvilagus*, *Caprolagus*, *Oryctolagus* and *Lepus*. *Journal of Mammalogy*, 44: 1-15.
- Hockett B. & Haws J. A. 2003. Nutritional Ecology and Diachronic Trends in Palaeolithic Diet and Health. *Evolutionary Anthropology*, 12: 211-216.
- Hockett B. & Haws J. A. 2005. Nutritional ecology and the human demography of Neandertal extinction. *Quaternary International*, 137: 21-34.
- Huguéney M. 1975. Les Mustélicés (Mammalia, Carnivora) du gisement Pleistocène moyen de La Fage (Corrèze). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 13: 29-46.
- Jones E. L. 2004a. *Broad spectrum diets and the european rabbit (Oryctolagus cuniculus): Dietary change during the Pleistocene-Holocene transition in the Dordogne, Southwestern France*, University of Washington, 244 pp.
- Jones E. L. 2004b. Dietary evenness, prey choice, and human-environment interactions. *Journal of Archaeological Science*, 31: 307-317.
- Jones E. L. 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Anthropological Archaeology*, 25: 275-289.
- Jones E. L. 2009. Climate change, patch choice, and intensification at Pont d'Ambon (Dordogne, France) during the Younger Dryas. *Quaternary research*, 72: 371-376.
- Jones E. L. 2012. Upper Palaeolithic rabbit exploitation and landscape patchiness: The Dordogne vs. Mediterranean Spain. *Quaternary International*, 264: 52-60.
- Jude P.-E. 1960. *La grotte de Rochereil. Station magdalénienne et azilienne*. Masson et Cie, Paris, 75 pp.
- Koby F.-E. 1959a. Contribution au diagnostic ostéologique différentiel de *Lepus timidus* Linné et *L. europaeus* Pallas. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 70: 19-44.
- Koby F.-E. 1959b. Les Renards Magdaléniens de la Vache. *Bulletin de la Société Préhistorique de l'Ariège*, XIV: 2-10.
- Koby F.-E. 1960. Contribution à la connaissance des lièvres fossiles, principalement de ceux de la dernière glaciation. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 71: 149-173.
- Kulawik M., Frąckowiak H., Przysięcki P., Nowicki S. & Nabzdyk M. 2013. Porównawcze badania osteometryczne wybranych kości kończyn lisa pospolitego (*Vulpes vulpes*) i polarnego (*Alopex lagopus*) [Comparative osteometric study of selected limbs bones of common fox (*Vulpes vulpes*) and arctic fox (*Alopex lagopus*)]. *Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Przyrodniczego we Wrocławiu - Biologia i Hodowla Zwierząt*, 69: 35-53.
- Kuntz D., Sécher A., Costamagno S., Mallye J.-B., Pétillon J.-M., Peschaux C., Pubert E., Rendu W., Boudadi-Maligne M., Laroulandie V., Barshay-Szmidt C. & Langlais M. 2015. Le Roc de Marcamps 2 (Prignac-et-Marcamps, Gironde). Nouvelles données sur la subsistance et les traditions techniques au début du Magdalénien moyen. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 112: 475-516.
- Kurtén B. 1968. *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson, London, 336 pp.
- Langlais M., Costamagno S., Laroulandie V., Pétillon J.-M., Discamps E., Mallye J.-B., Cochard D. & Kuntz D. 2012. The evolution of Magdalenian societies in South-West France between 18,000 and 14,000 calBP: Changing environments, changing tool kits. *Quaternary International*, 272/273: 138-149.
- Langlais M., Laroulandie V., Pétillon J.-M., Mallye J.-B. &

- Costamagno S. 2014. Evolution des sociétés magdaléniennes dans le sud-ouest de la France entre 18500 et 14000 cal.BP: reconstitution des environnements, reconfiguration des équipements. In: Jaubert J., Fourment N. & Depaepe P. (eds), *Transitions, ruptures et continuités en Préhistoire*. Actes du XXVII<sup>e</sup> Congrès Préhistorique de France, Bordeaux-Les Eyzies 31 mai-5 juin 2010. Société préhistorique française, Paris, pp. 417-430.
- Langlais M., Laroulandie V., Costamagno S., Pétillon J.-M., Mallye J.-B., Lacrampe-Cuyaubère F., Boudadi-Maligne M., Barshay-Szmidt C., Masset C., Pubert E., Rendu W. & Lenoir M. 2015. Premiers temps du Magdalénien en Gironde. Réévaluation des fouilles Trécolle à Saint-Germain-la-Rivière (France). *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 112: 5-58.
- Levänen R., Thulin C.-G., Spong G. & Pohjoismäki J. L. O. 2018. Widespread introgression of mountain hare genes into Fennoscandian brown hare populations. *PLOS ONE*, 13: e0191790.
- Lloveras L., Moreno Garcia M. & Nadal J. 2008. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios*, 41: 91-100.
- Lloveras L., Moreno-García M. & Nadal J. 2009. The eagle owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator: taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19: 573-592.
- Lloveras L., Maroto J., Soler J., Thomas R., Moreno-García M., Nadal J. & Soler N. 2016. The role of small prey in human subsistence strategies from Early Upper Palaeolithic sites in Iberia: the rabbits from the Evolved Aurignacian level of Arbreda Cave. *Journal of Quaternary Science*, 31: 458-471.
- López-Martínez N. 1989. *Revisión sistemática y bioestratigráfica de los lagomorfos (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España*. Colección Paleontología y Arqueología, 9: ed343.
- Mahalanobis P. C. 1936. On the generalized distance in statistics. *Proceedings National Institute of Science India*, 2: 49-55.
- Mallye J.-B. 2007. *Les restes de Blaireau en contexte archéologique: Taphonomie, Archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques*. Talence, Université Bordeaux 1, 547 pp.
- Mallye J.-B. & Guérin C. 2002. Le gisement Pleistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: Les Mustelidae (Mammalia, Carnivora). *Cahiers scientifiques - Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 1: 15-53.
- 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., Soulier M.-C. & Laroulandie V. 2013. Grands carnivores et mésofaune de l'Aurignacien ancien à La Quina aval (Charente, France) (fouilles V. Dujardin). *PALEO*, 24: 235-248.
- Mallye J.-B., Kuntz D., Langlais M., Boudadi-Maligne M., Barshay-Szmidt C., Costamagno S., Pétillon J.-M., Gourichon L. & Laroulandie V. 2018a. Trente ans après, que reste-t-il du modèle d'azilianisation proposé au Morin par F. Bordes et D. de Sonneville-Bordes? In: Averbouh A., Bonnet-Jacquement P. & Cleyet-Merle J.-J. (eds), *L'Aquitaine à la fin des temps glaciaires - Les sociétés de la transition du Paléolithique final au début du Mésolithique dans l'espace Nord aquitain*. n° spéc. PALEO, Les Eyzies-de-Tayac-Sireuil, pp. 153-166.
- Mallye J.-B., Laroulandie V., Bonnet-Jacquement P., Boudadi-Maligne M., Langlais M., Man-Estier E., Vercoutère C. & Paillet P. 2018b. L'utilisation des petits gibiers au Tardiglaciaire: le cas de Rochereil (collection Jude, Dordogne). In: Costamagno S., Gourichon L., Dupont C., Dutour O. & Vialou D. (eds), *Animal symbolisé, animal exploité: du Paléolithique à la Protohistoire*. Edition électronique du CTHS, Paris.
- Martin R. 1967. Le glouton de Villereversure. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 21: 71-100.
- Martin R. 1968. Les Mammifères fossiles du gisement quaternaire de Villereversure (Ain). Etude des carnivores, des Cervidés et des Equidés. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 27: 153 pp.
- Monchot H. & Gendron D. 2010. Disentangling long bones of foxes (*Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*) from arctic archaeological sites. *Journal of Archaeological Science*, 37: 799-806.
- Morel P. & Müller W. 1997. *Un Campement magdalénien au bord du lac de Neuchâtel: étude archéozoologique (Hauterive-Champréveyres, II)*. Archéologie neuchâteloise 152.
- Müller W. 2004. One horse or a hundred hares? Small game exploitation in an Upper Palaeolithic context. In: Brugal J.-P. & Desse J. (eds), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. XXIV<sup>e</sup> rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. APDCA, Antibes, pp. 489-498.
- Müller W. 2013. Le site magdalénien de Monruz 3. Acquisition, traitement et consommation des ressources animales. *Archéologie neuchâteloise*, 49: 309 pp.
- Novacosky B. J. & Popkin P. R. W. 2005. Canidae volume bone mineral density values: an application to site in western Canada. *Journal of Archaeological Science*, 32: 1677-1690.
- Pailhaugue N. 1995. La faune de la salle Monique, Grotte de la Vache (Alliat, Ariège). *Bulletin de la Société Préhistorique de l'Ariège*, L: 225-289.
- Palacios F. & López-Martínez N. 1980. Morfología dentaria de las liebres europeas (Lagomorpha, Leporidae). *Doñana, Acta Vertebrata*, 7: 61-81.
- Pavao B. & Stahl P. W. 1999. Structural density Assays of Leporid Skeletal Elements with Implication for taphonomic, Actualistic and archaeological Research. *Journal of Archaeological Science*, 26: 53-66.
- Payne S. 1975. Partial recovery and sample bias. In: Clason A. T. (Ed.), *Archeozoological studies*. American Elsevier, New-York: 7-17.
- Pelletier M. 2018. *Evolution morphométrique et Biogéographie des Léporidés dans les environnements méditerranéens au Pléistocène: Implications socio-économiques pour les sociétés humaines*. Aix-en-Provence, Aix-Marseille Université, 321 pp.
- Pelletier M. 2019. Morphological diversity of wild rabbit populations: implications for archaeology and palaeontology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128: 211-224.
- Pelletier M., Brugal J.-P., Cochard D., Lenoble A., Mallye J.-B. & Royer A. 2016. Identifying fossil rabbit warrens: Insights from a taphonomical analysis of a modern warren. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 10: 331-344.



- Pelletier M., Desclaux E., Brugal J.-P. & Texier P.-J. 2019. The exploitation of rabbits for food and pelts by Last Interglacial Neandertals. *Quaternary Science Reviews*, 224: 105972.
- Pelletier M., Desclaux E., Mallye J.-B. & Crégut-Bonnoure E. 2020. Identifying the accidental-natural mortality of leopards in the archaeological record: insights from a taphonomical analysis of a pitfall without evidence of human presence. *Journal of Quaternary Science*, 35: 677-694.
- Pelletier M., Royer A., Holliday T. & Maureille B. 2015. Lièvre et lapin à Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France): études paléontologique et taphonomique de deux accumulations osseuses d'origine naturelle. *PALÉO*: 161-183.
- Perez S. I., Bernal V. & Gonzalez P. N. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy*, 208: 769-784.
- Philippe M., Mourer-Chauviré C. & Evin J. 1980. Les gisements paléontologiques quaternaires des Causses de Martel et de Gramat (Corrèze et Lot): Faunes et chronologie. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 18: 57-67.
- Poplin F. 1976. *Les grands vertébrés de Gönnersdorf, fouille 1968*. Frantz Steiner Verlag GMBH, Wiesbaden, 212 pp., 210 pl.
- Rauscher R. & Pearson A. M. 1972. Notes on the Wolverine in Alaska and the Yukon Territory. *The Journal of Wildlife Management*, 36: 249-268.
- Reichstein H. 1993a. *Mustela erminea* - Hermelin. In: Niethammer J. & Krapp F. (eds), *Handbuch der Säugetiere Europas, Band 5: Raubsäuger – Carnivora*. Aula Verlag, Wiesbaden, pp. 533-570.
- Reichstein H. 1993b. *Mustela nivalis* - Mauswiesel. In: Niethammer J. & Krapp F. (eds), *Handbuch der Säugetiere Europas, Band 5: Raubsäuger – Carnivora*. Aula Verlag, Wiesbaden, pp. 571-627.
- Reimer P. J., Austin W. E. N., Bard E., Bayliss A., Blackwell P. G., Bronk Ramsey C., Butzin M., Cheng H., Edwards R. L., Friedrich M., Grootes P. M., Guilderson T. P., Hajdas I., Heaton T. J., Hogg A. G., Hughen K. A., Kromer B., Manning S. W., Muscheler R., Palmer J. G., Pearson C., van der Plicht J., Reimer R. W., Richards D. A., Scott E. M., Southon J. R., Turney C. S. M., Wacker L., Adolphi F., Büntgen U., Capano M., Fahrni S. M., Fogtmann-Schulz A., Friedrich R., Köhler P., Kudsk S., Miyake F., Olsen J., Reinig F., Sakamoto M., Sookdeo A. & Talamo S. 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*, 62: 725-757.
- Rillardon M. & Brugal J.-P. 2014. What about the Broad Spectrum Revolution? Subsistence strategy of hunter-gatherers in Southeast France. *Quaternary International*, 337: 129-153.
- Rohlf F. J. 2010a. *RelativeWarps*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Rohlf F. J. 2010b. *tpsDig*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- Royer A. 2013. *Etude paléoenvironnementale et paléoclimatique du Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France, à partir d'analyses comparées d'associations fauniques et de biogéochimies effectuées sur les micromammifères*, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 419 pp.
- Sánchez Goñi M. F., Landais A., Fletcher W. J., Naughton F., Desprat S. & Duprat J. 2008. Contrasting impacts of Dansgaard-Oeschger events over a western European latitudinal transect modulated by orbital parameters. *Quaternary Science Reviews*, 27: 1136-1151.
- Sanchis A. 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum: Papeles del Laboratorio de Arqueología de Valencia*, pp. 31-50.
- Sanchis A. & Pascual Benito J. L. 2011. Análisis de las acumulaciones óseas de una guarida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): implicaciones arqueológicas. *Archaeofauna*, 20: 47-71.
- Sanchis A., Real Margalef C., Morales Pérez J. V., Pérez Ripoll M., Tormo Cuñat C., Carrión Marco Y., Pérez Jordá G., Ribera Gómez A., Bolufer Marqués J. & Villaverde Bonilla V. 2014. Towards the identification of a new taphonomic agent: An analysis of bone accumulations obtained from modern Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) nests. *Quaternary International*, 330: 136-149.
- Séronie-Vivien M.-R. 1994. Données sur le Lapin azilien. Le matériel du gisement de Pégourié, Caniac-du-Causse (Lot). *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 91: 378-384.
- Shaffer B. S. 1992. Quarter-Inch Screening: Understanding Biases in Recovery of Vertebrate Faunal Remains. *American Antiquity*, 57: 129-136.
- Shaffer B. S. & Sanchez J. L. T. 1994. Comparison of 1/8" and 1/4" Mesh Recovery of controlled Samples of Small-to-Medium-Sized Mammals. *American Antiquity*, 59: 525-530.
- Sickenberg O. 1968. Der Steppeniltis (*Mustela (Putorius) evermanni* soergeli Éhik) in der Niederterrasse der Leine und seine klimageschichtliche Bedeutung. *Eiszeitalter und Gegenwart*, 19: 147-163.
- Smith S., Sandoval-Castellanos E., Lagerholm V. K., Napierala H., Sablin M., Von Seth J., Fladerer F. A., Germonpré M., Wojtal P., Miller R., Stewart J. R. & Dalén L. 2017. Nonreceding hare lines: genetic continuity since the Late Pleistocene in European mountain hares (*Lepus timidus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 120: 891-908.
- Soulier M.-C. 2013. *Entre alimentaire et technique: l'exploitation animale aux débuts du paléolithique supérieur: stratégies de subsistance et chaînes opératoires de traitement du gibier à Isturitz, La Quina aval, Roc-de-Combe et Les Abeilles*, Université Toulouse 2 - Le Mirail.
- 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.
- Stamatis C., Suchentrunk F., Moutou K. A., Giacometti M., Haerer G., Djan M., Vapa L., Vukovic M., Tvrtković N., Sert H., Alves P. C. & Mamuris Z. 2009. Phylogeography of the brown hare (*Lepus europaeus*) in Europe: a legacy of south-eastern Mediterranean refugia? *Journal of Biogeography*, 36: 515-528.
- Stiner M. C. 2001. Thirty years on the "Broad Spectrum Revolution" and paleolithic demography. *PNAS*, 98: 6993-6996.
- Stiner M. C. & Munro N. D. 2002. Approaches to prehistoric diet breath, demography, and prey ranking systems in time and space. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 9: 181-214.

- Stiner M. C., Munro N. D., Surovell T. A., Tchernov E. & Bar-Yosev O. 1999. Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science*, 283: 190-194.
- Stiner M. C., Munro N. D. & Surovell T. A. 2000. The Tortoise and the Hare. Small-game use, the broad spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Current Anthropology*, 41: 39-73.
- Suchentrunk F., Alkon P. U., Willing R. & Yom-Tov Y. 2000. Epigenetic dental variability of Israeli hares (*Lepus* sp.): ecogenetic or phylogenetic causation? *Journal of Zoology*, 252: 503-515.
- Suchentrunk F., Mamuris Z., Sfougaris A. I. & Stamatis C. 2003. Biochemical Genetic Variability in Brown Hares (*Lepus europaeus*) from Greece. *Biochemical Genetics*, 41: 127-140.
- Szuma E. 2008. Geographic variation of tooth and skull sizes in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus*. *Annales Zoologici Fennici*, 45: 185-189.
- Team R. D. C. 2011. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienne, 2673.
- Thulin C.-G. 2003. The distribution of mountain hares *Lepus timidus* in Europe: a challenge from brown hares *L. europaeus*? *Mammal Review*, 33: 29-42.
- Tong H., Shang H., Zhang S., Liu J., Chen F., Wu X. & Li Q. 2006. Mammalian biostratigraphy of Tianyuan Cave, compared with that of Upper Cave at Zhoukoudian (Choukoutien). *Acta Anthropologica Sinica*, 25: 68-81.
- Val A. & Mallye J.-B. 2011. Taphonomie du fouilleur: influence de la maille de tamis sur la représentation anatomique des petits animaux à fourrure. In: Laroulandie V., Mallye J.-B. & Denys C. (eds), *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, Oxford, pp. 93-100.
- Valensi P. 2009. Evolution des peuplements mammaliens en Europe méditerranéenne occidentale durant le Pléistocène moyen et supérieur. Un exemple régional: les Alpes du Sud françaises et italiennes. *Quaternaire*, 20: 551-567.
- Veitschegger K., Fladerer F. A. & Nagel D. 2015. A Late Pleistocene to Holocene succession of leporid species in the southern Vienna Basin (Austria). *Comptes Rendus Palevol*, 14: 403-410.
- Villa P. & Mahieu E. 1991. Breakage patterns of human long bones. *Journal of human evolution*, 21: 27-48.
- von den Driesch A. 1976. *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites*. Peabody Museum Bulletin. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard, 138 pp.
- Walhovd H. 1965. Age criteria of the mountain hare (*Lepus timidus* L.) with analyses of age and sex ratios, body weights and growth in some Norwegian populations. *Meddelelser fra Statens Viltundersøkelse*, 22: 1-57.
- Wolsan M. 1993a. *Mustela eversmanni* Lesson, 1827—Steppeniltis. In: Stubbe M. & Krapp F. (eds), *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 5/II, Carnivora (Fissipedia)*. Aula Verlag, Wiesbaden, pp. 770-816.
- Wolsan M. 1993b. *Mustela putorius* Linnaeus, 1758—Waldiltis, Europäischer Iltis, Iltis. In: Stubbe M. & Krapp F. (eds), *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 5/II, Carnivora (Fissipedia)*. Aula Verlag, Wiesbaden, pp. 699-769.
- Wright P. L. & Rausch R. 1955. Reproduction in the Wolverine, *Gulo gulo*. *Journal of Mammalogy*, 36: 346-355.
- Youngman P. M. 1982. Distribution and systematics of the European mink *Mustela lutreola* Linnaeus 1761. *Acta Zoologica Fennica*, 166: 1-48.

#### Annexe 1 : Biométrie du squelette appendiculaire du renard

Tableau 1 : Igüe du Gral: Mensurations (en mm) de la quatrième prémolaire supérieur (UP4) et des premières (UM1) et secondes (UM2) molaires supérieures de vulpiné. DMD: Diamètre mésio-distal; DVL: Diamètre vestibulo-lingual.

Identification	Anatomie	DMD <sub>ling</sub>	DMD <sub>vesti</sub>	DVL	DVL <sub>meta</sub>	Diagnose
P46-dec043-1259	UP4			6,78	4,88	<i>Vulpes/Alopex</i>
P46-dec021-805	UM1	9,07	12,51	10,97		<i>Vulpes vulpes</i>
Q47-dec010-541	UM1	10,01	13,77	12,01		<i>Vulpes vulpes</i>
P47-dec054-1689	UM2	5,8	9,3			<i>Vulpes/Alopex</i>

Tableau 2 : Igue du Gral : Mensurations (en mm) des premières (LM1) et deuxième (LM2) molaires inférieures de *Vulpinae*. DMD : Diamètre mésio-distal ; DVL : Diamètre vestibulo-lingual ; TRIGO : Trigonide ; TALO : Talonide.

Identification	Anatomie	DMD	DMD <sub>TRIGO</sub>	DVL	DVL <sub>TALO</sub>	Diagnose
M49-dec021-526	LM1	14,61	10,1	5,94	5,72	<i>Vulpes vulpes</i>
M49-dec042-1406	LM1	NM	NM	NM	NM	<i>Vulpes/Alopex</i>
M50-dec001-287	LM1	15,68	11,47	5,7	5,1	<i>Vulpes vulpes</i>
O49-dec008-144	LM1	15,63	11,06	6	5,97	<i>Vulpes vulpes</i>
O49-dec033-1398	LM1	NM	NM	NM	NM	<i>Vulpes/Alopex</i>
O49-dec037-1409	LM1	NM	NM	NM	NM	<i>Vulpes/Alopex</i>
P46-dec021-806	LM1		11,98	6,39		<i>Vulpes vulpes</i>
P46-dec048-1310	LM1	17,19	11,69	6,43	6,23	<i>Vulpes vulpes</i>
P48-dec010-160	LM1	14,68	10,52	5,97	5,75	<i>Vulpes vulpes</i>
R47-dec042-1416	LM1	14,2	9,8	5,5		<i>Vulpes/Alopex</i>
O49-dec059-2091	LM2	7,75	5,55			<i>Vulpes vulpes</i>

Tableau 3 : Igue du Gral : Mensurations (en mm) des premières (LM1) et deuxième (LM2) molaires inférieures présentes sur les mandibules de *Vulpinae*. DMD : Diamètre mésio-distal ; DVL : Diamètre vestibulo-lingual ; TRIGO : Trigonide ; TALO : Talonide.

Identification	Anatomie	DMD M1	DMD <sub>TRIGO</sub> M1	DVL M1	DVL <sub>TALO</sub> M1	DMD M2	DVL M2	L M2+M3	Diagnose
L49-dec013-402	MANT	14,84	10,84	6,51	6,38	7,38	5,63	11,28	<i>Vulpes vulpes</i>
P45-dec023-238	MANT	15,57	11,03	5,59	5,31				<i>Vulpes vulpes</i>

Tableau 4 : Igue du Gral : Mesure (en mm) des os longs de *Vulpinae*. HUM : humérus ; RAD : Radius ; ULN : Ulna ; FEM : Fémur ; TIB : Tibia ; CO : complet ; PSH : Extrémité proximale ; DSH : extrémité distale ; LT : Longueur totale ; DT : diamètre transversal ; p : proximal ; d : distal.

Identification	Anatomie		Mesures	Diagnose
P45-dec016-121	HUM	DSH	DTd=21,2	<i>Vulpes vulpes</i>
P46-dec035-939	HUM	SH	jeune adulte non épiphysé	<i>Vulpes/Alopex</i>
Q47-dec009-131	HUM	DSH	DTd=19,4	<i>Vulpes/Alopex</i>
R50-decSURFACE-6B	HUM	PSH	DAPp=21 DTp=18	<i>Vulpes vulpes</i>
L49-dec008-458	RAD	DSH	DAPd=7,9 DTd=14,8	<i>Vulpes vulpes</i>
L50-dec008-252	RAD	PSH	DTp=12	<i>Vulpes vulpes</i>
M49-dec030-4023	RAD	PSH	Os semi-digéré	<i>Vulpes/Alopex</i>
P47-dec054-1691	RAD	DSH	DAPd=7,4 DTd=14,6	<i>Vulpes vulpes</i>
Q47-dec013-237	RAD	DSH	DAPd=8 DTd=16,7	<i>Vulpes vulpes</i>
R46-dec018-1481	RAD	DSH	Os semi-digéré	<i>Vulpes/Alopex</i>
R50-decSURFACE-6A	RAD	PSH	DTp=12	<i>Vulpes vulpes</i>
L50-dec012-341	ULN	PSH	DTp=16,2	<i>Vulpes vulpes</i>
Q46-dec057(2010)-1846	ULN	PSH	DTp=17,9	<i>Vulpes vulpes</i>
Q47-dec013-251	ULN	PSH	DTp=17	<i>Vulpes vulpes</i>
L50-113+138	FEM	CO	LT=141 DTp=27,6 DAPd=22,5 DTd=21,9	<i>Vulpes vulpes</i>
L50-dec014-411	FEM	PSH	DTp=27,5	<i>Vulpes vulpes</i>

BAS RAMPE-decND-23	TIB	DSH	DAPd=10,6 DTd=15	<i>Vulpes/Alopex</i>
L50-dec009-268	TIB	CO	LT=149,6 DAPp=21,3 DTp=23,7 DAPd=10,9 DTd=15,4	<i>Vulpes vulpes</i>
L50-dec019-4009	TIB	DSH	DAPd=11,4 DTd=15,1	<i>Vulpes/Alopex</i>
O49-dec027-610	TIB	PSH	DAPp=22,6 DTp=21,2	<i>Vulpes/Alopex</i>
Q46-dec015-313	TIB	DSH	DAPd=9,2 DTd=14,5	<i>Vulpes/Alopex</i>

Tableau 5 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des métapodes de Vulpinae de l'Igue du Gral. MT fait référence au métatarsien, MC au métacarpien et le numéro suivant ces abréviations correspond à celui du rayon de la patte ; CO : complet ; PSH : Extrémité proximale ; DSH : extrémité distale ; LT : Longueur totale ; DT : diamètre transversal ; p : proximal ; d : distal.

Identification	Anatomie		Mesures	Diagnose
L50-dec011-337	MC4	PSH	DAPp=7,1 DTp=5,7	<i>Vulpes vulpes</i>
L50-dec012-355	MC2	PSH	DAPp=7,3 DTp=6,2	<i>Vulpes/Alopex</i>
L50-dec010-488	MC3	PSH	DAPp=6,9 DTp=5,7	<i>Vulpes/Alopex</i>
L50-dec016-626	MC2	PSH	DAPp=8,9 DTp=5,4	<i>Vulpes/Alopex</i>
M50-dec012-459	MC4	PSH	DAPp=6,8	<i>Vulpes vulpes</i>
M52-dec005-68	MC3	CO	LT=40 DAPp=5,7 DTp=4,1	<i>Alopex lagopus</i>
N50-dec012-363	MC5	PSH	DAPp=6,5 DTp=7,3	<i>Vulpes vulpes</i>
O49-dec049-1419	MC2	PSH	DAPp=6,7 DTp=4,6	<i>Vulpes/Alopex</i>
P47-dec013-310	MC2	PSH	encroûté	<i>Vulpes/Alopex</i>
P47-dec027-977	MC4	PSH	DAPp=7,1 DTp=5,6	<i>Vulpes vulpes</i>
Q46-dec052-1532	MC5	CO	LT=38,2 DAPp=6,8 DTp=7,2	<i>Vulpes vulpes</i>
Q47-dec047-1467	MC3	CO	LT=39,7 DAPp=5,8 DTp=4,5	<i>Alopex lagopus</i>
Q47-dec061-1890	MC4	CO	LT=46,9 DAPp=6,4 DTp=5	<i>Vulpes vulpes</i>
R47-dec008-193	MC3	PSH	DAPp=7,4 DTp=5,2	<i>Vulpes/Alopex</i>
R47-dec033-798	MC3	PSH	DAPp=5,1 DTp=4	<i>Alopex lagopus</i>
R47-dec045-1242	MC4	CO	LT=51,1 DAPp=6,9 DTp=5,3	<i>Vulpes vulpes</i>
R47-dec041-1383	MC2	CO	LT=45,5 DAPp=7,8 DTp=6,3	<i>Vulpes vulpes</i>
L49-dec005-193	MT3	PSH	DTp=6,3	<i>Vulpes/Alopex</i>
L49-dec012-561	MT2	PSH	encroûté	<i>Vulpes/Alopex</i>
L49-dec013-575	MT3	CO	juvénile	<i>Vulpes/Alopex</i>
L50-dec004-140	MT3	CO	LT=69,3 DAPp=10,6 DTp=6,9	<i>Vulpes vulpes</i>
L50-dec005-181	MT4	PSH	LT>59 DAPp=8,9 DTp=6,6	<i>Vulpes vulpes</i>
L50-dec014-413	MT5	CO	LT=63,6 DAPp=7,6 DTp=7,9	<i>Vulpes vulpes</i>
M49-dec033-1192	MT3	CO	LT=59,3 DAPp=8,6 DTp=6,5	<i>Vulpes vulpes</i>
N49-dec046-1232	MT5	CO	LT>56	<i>Vulpes vulpes</i>
O49-dec032-706	MT5	CO	LT=55 DAPp=7,1 DTp=7,8	<i>Vulpes vulpes</i>
O49-dec040-934	MT4	CO	LT=60,6 DAPp=8,7 DTp=5,8	<i>Vulpes vulpes</i>
P47-dec022-627	MT4	PSH	DAPp=7,8 DTp=5,2	<i>Vulpes/Alopex</i>
P47-dec043-1155	MT3	PSH	DTp=5,6	<i>Vulpes/Alopex</i>
P47-dec089-2146	MT4	PSH	DAPp=8,7 DTp=6,4	<i>Vulpes vulpes</i>
R46-dec029-1184	MT5	PSH	DAPp=7,6 DTp=9,1	<i>Vulpes vulpes</i>
R47-dec003-272	MT2	PSH	juvénile	<i>Vulpes/Alopex</i>