

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2014

N° attribué par la bibliothèque

|||||

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Archéozoologie

Présentée et soutenue publiquement par

Emilie GUILLAUD

Le 28 novembre 2014

**Etude archéo-ichtyofaunique des sites magdaléniens du
Taillis des Coteaux et de La Piscine
(Vallée de la Gartempe, Vienne).
Taphonomie, biodiversité et techniques de pêche.**

Sous la codirection de : Monsieur BÉAREZ Philippe, directeur de recherche
Monsieur DUHAMEL Guy, professeur

JURY :

Mme LEFÈVRE, Christine	Professeure, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)	Présidente
M. MORALES, Arturo	Professeur, Universidad Autonoma de Madrid, Madrid	Rapporteur
M. VALENTIN, Boris	Professeur, Université Paris 1, Paris (075)	Rapporteur
M. BAGLINIÈRE, Jean-Luc	Directeur de recherche, INRA, Rennes (035)	Examineur
M. PRIMAULT, Jérôme	Ingénieur, DRAC/SRA Poitou-Charentes, Poitiers (086)	Examineur
M. BÉAREZ, Philippe	Directeur de recherche, CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)	Directeur de Thèse
M. DUHAMEL, Guy	Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (075)	Co-directeur de Thèse

REMERCIEMENTS

Je concrétise enfin, sous la forme de ce manuscrit, près de trois ans de travail. Cela n'aurait pas pu se réaliser sans la collaboration d'un certain nombre de personnes. Ces quelques mots sont pour eux.

En premier lieu, je souhaite témoigner ma reconnaissance à Guy Duhamel pour avoir accepté la codirection et la correction de ce travail.

J'exprime aussi toute ma reconnaissance à Philippe Béarez pour m'avoir encadrée. Un grand merci pour ses réponses à mes innombrables questions, pour ses relectures, ses remarques et ses conseils avisés. Tous les doctorants ont besoin de soutien, et il m'a accordé le sien sans réserve. Nos nombreuses discussions m'ont beaucoup apporté et ont permis de mener à bien ce travail.

J'adresse également mes plus sincères remerciements aux membres de mon comité de thèse : Jérôme Primault, Henri Persat et Jean-Jacques Cleyet-Merle, qui ont joué un grand rôle dans la réalisation de ce manuscrit par leurs conseils et remarques constructives.

Je voudrais témoigner ma gratitude aux membres du jury qui me font l'honneur de juger ce travail : Jean-Luc Baglinière, Christine Lefèvre, Jérôme Primault, et plus particulièrement Arturo Morales et Boris Valentin, qui ont accepté d'en être les rapporteurs.

Ce travail n'aurait pas pu voir le jour sans mon intégration à l'équipe Milieux littoraux & ressources aquatiques (MLRA) au sein de l'UMR 7209 – Archéozoologie et archéobotanique.

Je remercie Jean-Denis Vigne, Margareta Tengberg ainsi que Christine Lefèvre pour avoir soutenu ce projet.

Un grand merci aussi à Karyne Debue et Michel Lemoine pour m'avoir fourni toute l'assistance technique dont j'ai eu besoin. Sans oublier Samia Chentout et Anne-Cécile Haussonne, pour leur aide dans les démarches administratives.

Ces années furent pour moi l'occasion d'un apprentissage scientifique et d'un enrichissement permanent au contact des chercheurs de cette unité. Je leur exprime ici toute ma gratitude.

Je remercie aussi Dominique Grimaud-Hervé ainsi que Christine Carrau et Anne Chapus qui se sont toujours montrées disponibles lorsque j'en avais besoin.

L'étude du matériel archéologique n'aurait pas été possible sans l'aide de certaines personnes. Je remercie Jérôme Primault pour la confiance qu'il m'a accordée dans l'étude du matériel du Taillis des Coteaux. Une pensée aussi pour l'ensemble des spécialistes qui m'ont accordé de leur temps, notamment Marcel Jeannet, Christophe Griggo, Véronique Laroulandie et Virginie Le Fillâtre. Une pensée aussi pour l'ensemble des bénévoles qui ont perdu la vue sur le tri des refus de tamis.

Le site de La Piscine n'aurait pas pu être étudié sans l'aide de Jérôme Primault et de Charlotte Croissant. J'exprime aussi toute ma reconnaissance à la mairie de Montmorillon pour son accueil dans ses locaux et la confiance qu'elle m'a témoignée lors de cette étude.

Une part importante de ce travail résulte de la création de référentiels actuels. Ces expérimentations n'auraient pas été possibles sans certains partenariats.

S'agissant des études taphonomiques, je tiens à remercier Stéphane Raimond pour avoir collecté les épreintes de loutre et pour le temps passé à répondre à mes nombreuses interrogations concernant cet animal. Je remercie aussi Christiane Denys pour m'avoir fait bénéficier de ses connaissances des traces de digestion et de leur impact sur les ossements. Merci également à François Poplin et Matthieu Lebon pour leur aide dans l'identification des gastérolithes d'écrevisse, Marie-Pierre Ruas pour son aide sur les graines et Salvador Bailon pour ses déterminations herpétologiques.

À propos du travail en morphométrie géométrique, cette étude n'aurait pas été possible sans l'aide de Raphaël Cornette. Son soutien et ses explications tout au long de ces années m'ont permis d'intégrer de nombreuses notions initialement obscures pour moi.

Concernant les études scalimétriques, mes pensées vont vers Kélig Mahé, Romain Elleboode ainsi que l'ensemble des membres du pôle de Sclérochronologie de l'IFREMER de Boulogne-sur-Mer. L'échantillonnage des populations de référence a été possible grâce à l'aide de Frédéric Hofmann, Nina Peuhkuri, Ari Savikko et Henri Persat. Sans eux, ce projet n'aurait pu aboutir.

Les analyses en ADN ancien ont bénéficié du soutien financier de l'ATM Génomique et Collections du MNHN. J'adresse mes sincères remerciements à Régis Debruyne et Delphine Gey sans qui ces analyses n'auraient pas vu le jour. Ma reconnaissance va aussi vers José Utgé qui a accepté un petit rôle de dernière minute dans ce projet. J'exprime aussi ma gratitude à l'ensemble des techniciens de la plateforme de systématique moléculaire qui ont eu la gentillesse de m'accueillir parmi eux.

Bien que ces analyses n'en soient qu'à leurs prémices, les résultats indiquent que le sacrifice de ces échantillons n'était pas vain. Cela est encourageant pour la suite !

Pour ce qui est de l'imagerie, mes remerciements vont à Miguel Garcia Sanz et Patricia Wils pour s'être chargés de l'acquisition et du traitement des données CT-scan. Les radiographies n'ont été possibles qu'avec la patience de Patrice Pruvost et Nalani Schnell.

L'ensemble de ces projets n'aurait pu voir le jour sans l'aide de nombreux collègues.

Que tous les spécialistes qui m'ont aidée à compléter la collection de référence trouvent ici l'expression de ma gratitude : Patrick Martin (Conservatoire national du saumon sauvage), Jean-Louis Fagard et Frédéric Vilette (Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques), Gilles Decatoire (Naturoscope de Puteaux), Jost Borcharding (Institut de zoologie, Université de Cologne, Allemagne), Chris Harrod (Chargé de cours en écologie aquatique, Belfast, Royaume-Uni), David Griffiths (ministère de l'Ecologie, Institut de Limnologie, Allemagne), Erwin Winter (Institut des sciences marines et études de l'écosystème, Pays-Bas), Henri Persat (Ecologie des Hydrosystèmes fluviaux à l'Université Claude Bernard Lyon I) et Jean-Luc Baglinière et Frédéric Marchand (Institut National de la Recherche Agronomique) ainsi que l'ensemble des pêcheurs : Pascal Batté, Johannes Charvolin, Jean-Marcel Leboucher et Zéphyre Thinus. Je remercie aussi Emmanuelle Vila, Laurent Palka et Georg Becker d'avoir pu jouer les intermédiaires dans la récupération de spécimens.

Ma reconnaissance va aussi à Eric Pellé et Lucile Mennessier pour avoir accepté de prendre en charge mes préparations squelettiques.

De nombreux collègues, français ou étrangers, ont, de manières diverses, largement contribué à améliorer ce travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma plus grande gratitude.

Merci à Jon Fjeldsø, Aleksi Lehikoinen, Eugène Potapov et Dario Zuccon pour nos discussions sur la vie des oiseaux. Finalement, l'énigme du prédateur persiste, mais ne perdons pas espoir !

Gaël Denys et Frédéric Marchand m'ont apporté des compléments d'information sur la biologie des poissons d'eau douce. Sans oublier François Meunier qui a toujours été très présent pour me conseiller en ostéologie et sclérochronologie. Pour l'ensemble de ces conseils, un grand merci !

En espérant n'oublier personne, un grand merci à Julien Oppliger, Bill Riley, Torben Schatte, Hannah Russ, Bruce Hardy, Jean-Baptiste Fourvel, Pierre Citerne, Delphine Rambaud, Gilbert Paquet, Philip Hindley, Jérôme Clair, Romain Pigeaud, Pekka Keränen mais aussi Sonia Ostaptchouk et Rémi Berthon. Leur contribution dans mes recherches bibliographiques et leurs remarques pertinentes m'ont été d'une grande aide.

Une pensée pour Isabelle Baly, Kévin Baslé et Karim M'Rah pour leur aide en informatique. Les humeurs « bleues » de mon ordinateur auront finalement eu raison de nous.

J'ai une pensée toute particulière pour les (ex-)doctorants et post-doctorants de passage au laboratoire : Alexia, Aurélie, Andréa, Juliette, Noémie, Caroline, Shiva, Colin, Jérôme, Ardern, Anneke, Françoise, Charlène, Angelos, Erendira, Lingling, Monica, Juan... pour leur bonne humeur au quotidien. Merci pour toutes les conversations et idées partagées grâce auxquelles cette thèse est certainement devenue bien meilleure qu'elle ne l'aurait été autrement.

Comme je l'ai dit plus haut, tous les doctorants ont besoin de soutien. Je remercie donc plus particulièrement Delphine, Stéphanie, Floriane, Pauline et Corentin qui m'ont permis de garder la tête sur les épaules. Sans oublier Alice Redou, Pascal Bonic, Hervé Paitier, Romain Pigeaud, Florian Berrouet qui, depuis notre rencontre à Margot, ont toujours été présents...

Merci pour vos remarques pertinentes, vos nombreuses discussions toujours très enrichissantes devant un écran d'ordinateur, autour d'une tasse de thé, et tout simplement pour votre éternelle bonne humeur. Désormais, vous ne verrez plus la truite et le saumon du même œil !

Un grand merci pour deux amis qui ont généreusement consenti à lire l'intégralité de ce manuscrit et à me soumettre leurs critiques avisées : Florian Berrouet et Sabine Gyurka. Je leur exprime ici mon éternelle reconnaissance.

Enfin, au groupe Ÿordan, véritable cure de bonne humeur « slave » et de dynamisme pour affronter ces trois années de thèse.

Pour finir, ces remerciements ne seraient pas complets sans un mot pour ma famille. Je n'aurais jamais pu écrire ce mémoire sans leur aide. Leur confiance et leurs conseils m'ont montré ce qui est vraiment important dans la vie et m'ont permis de ne pas baisser les bras. Ma lapine Xéna, elle, m'a montré que rien n'est important à part manger. Suivant son exemple, je la remercie donc pour les kilos pris durant cette rédaction.

Merci pour votre soutien sans faille et vos constants encouragements. Je vous aime !!!

Merci à tous.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	1
SOMMAIRE.....	2
INTRODUCTION.....	6
1. CONTEXTE CHRONOCULTUREL.....	10
1.1. Le Magdalénien	10
1.1.1. Nomenclature	10
1.1.2. Cadre chronoclimatique et paléoenvironnemental	14
1.2. Le Taillis des Coteaux	19
1.2.1. Localisation géographique	19
1.2.2. Historique des fouilles.....	19
1.2.3. Organisation spatiale	19
1.2.4. Stratigraphie et datation	20
1.2.5. L'ensemble II	23
1.2.6. L'ensemble III.....	24
1.2.7. Les occupations humaines magdaléniennes	25
1.2.8. Les productions humaines.....	26
1.2.9. La faune	28
1.3. La Piscine	30
1.3.1. Localisation géographique	30
1.3.2. Historique des fouilles.....	30
1.3.3. Organisation spatiale	32
1.3.4. Stratigraphie et datation	33
2. LES MILIEUX AQUATIQUES	36
2.1. Écologie des poissons d'eau douce	36
2.1.1. Répartition des espèces le long du réseau hydrographique	36
2.1.2. Le milieu de vie	38
2.1.3. Caractéristiques écologiques des espèces piscicoles	39
2.2. La Gartempe	39
2.3. Biologie des espèces.....	41
2.3.1. Les Salmonidae.....	42
2.3.2. Les Cyprinidae	47
2.3.3. Les Anguillidae	48
2.3.4. Les Pleuronectidae.....	50
3. OUTILS POUR UNE ÉTUDE ARCHÉO-ICHTYOLOGIQUE. DÉVELOPPEMENT MÉTHODOLOGIQUE ET APPLICATION SUR DU MATÉRIEL ACTUEL.....	52
3.1. Détermination du matériel archéologique	52

3.1.1.	L'étude du matériel.....	52
3.1.2.	L'enregistrement des données.....	52
3.1.3.	Les unités de quantification.....	53
3.1.4.	La fragmentation.....	54
3.1.5.	Le pourcentage de survie osseuse.....	54
3.1.6.	Le poids de restes.....	55
3.2.	Outils statistiques.....	56
3.2.1.	Tests paramétriques.....	56
3.2.2.	Test non paramétrique.....	56
3.2.3.	Statistiques multivariées.....	56
3.3.	Méthodes développées dans le cadre de cette thèse.....	57
3.3.1.	Outils pour discriminer les Salmonidae (Salmo salar et Salmo trutta trutta).....	57
3.3.2.	Reconstitution de la taille et du poids.....	65
3.3.2.1.	La scalimétrie.....	67
3.3.2.2.	Les écailles.....	69
3.3.2.3.	Mise en place du référentiel actuel.....	71
3.3.3.	Taphonomie.....	77
3.3.2.4.	Collecte et préparation du matériel.....	77
3.3.2.5.	Outils de quantification.....	78
3.3.2.6.	Les altérations observées.....	78
4.	DE POTENTIELS ACCUMULATEURS.....	80
4.1.	La taphonomie.....	80
4.2.	Les accumulations multiples.....	81
4.3.	La faune aviaire.....	82
4.3.1.	Les rapaces diurnes.....	82
4.3.2.	Les rapaces nocturnes.....	84
4.3.3.	Prédateurs de poissons.....	86
4.3.4.	Signatures taphonomiques.....	86
4.4.	La faune carnivore.....	87
4.4.1.	Les ursidés : l'ours brun.....	88
4.4.2.	Les canidés.....	88
4.4.3.	Les mustélidés : la loutre européenne.....	89
4.4.4.	Les espèces fossiles.....	90
4.4.5.	Prédateurs de poisson.....	90
4.4.6.	Signatures taphonomiques.....	91
4.5.	L'Homme.....	92
4.5.1.	Signature taphonomique.....	92
4.5.2.	Les outils de pêche.....	93

4.5.3.	L'art pariétal et mobilier	96
4.5.4.	Les isotopes	97
4.5.5.	Expérimentation et analyses de résidus	98
5.	RÉSULTATS ARCHÉOLOGIQUES	100
5.1.	Séparation des espèces	100
5.1.1.	La radiographie	100
5.1.2.	Morphométrie géométrique : discrimination du référentiel actuel et choix de la méthode	101
5.1.3.	Réattribution archéologique.....	103
5.2.	La Piscine	104
5.2.1.	Le spectre faunique	104
5.2.2.	Reconstitution du poids.....	105
5.2.3.	Répartition spatiale.....	106
5.3.	Le Taillis des Coteaux	109
5.3.1.	Le spectre faunique	109
5.3.2.	Estimation de l'âge.....	111
5.3.3.	Estimation de la taille et du poids	111
5.3.4.	La conservation osseuse.....	114
5.3.5.	Pourcentage de poisson sur l'ensemble du matériel faunique.....	116
5.3.6.	Répartition spatiale.....	117
5.3.7.	Analyses scalimétriques	129
5.4.	L'agent accumulateur : l'exemple de la loutre.....	131
5.4.1.	Le spectre de faune.....	131
5.4.2.	Les modifications osseuses	132
5.4.3.	Digestion : l'arrondissement et le polissage des ossements.....	133
5.4.4.	Fragmentation et perte osseuse.....	134
5.4.5.	Pourcentage de survie.....	134
6.	DISCUSSION	138
6.1.	Economie de subsistance au Paléolithique supérieur : l'ichtyofaune.....	138
6.2.	Origine des accumulations	148
6.3.	Les données de saisonnalités	155
6.4.	Différenciation des Salmonidae.....	164
	CONCLUSION	168
	BIBLIOGRAPHIE	170
	TABLE DES ILLUSTRATIONS : FIGURES.....	210
	TABLE DES ILLUSTRATIONS : TABLEAUX.....	214
	ANNEXES	216

INTRODUCTION

La connaissance des sociétés préhistoriques s'est d'abord focalisée sur l'industrie lithique pour définir la chronologie et permettre l'interprétation de l'ensemble des découvertes. Concernant les comportements de subsistance, cette archéologie a considéré les restes de grande faune comme une composante essentielle de l'alimentation, au détriment des autres types de faune. Cette étude offre donc un état des lieux de nos connaissances de ces pratiques du point de vue de l'ichtyofaune.

Les populations de chasseurs-collecteurs du Paléolithique sont essentiellement nomades. Parmi les subsistances recherchées par ces dernières, les ressources piscicoles ont tenu une place importante. Ces restes osseux sont, bien souvent, les seuls témoins conservés indiquant les relations entre l'Homme et le milieu aquatique. C'est ainsi que le regain des recherches ayant trait aux comportements de subsistance a amené, depuis les années 1970, à un renouvellement des méthodes, notamment avec la mise en pratique du tamisage, ce qui a conduit à retrouver des restes de microfaunes, d'oiseaux et de poissons, soit une forte augmentation quantitative du matériel archéologique. Cette innovation a permis l'émergence de nouvelles disciplines, notamment l'archéo-ichtyologie. Grâce à une évolution dans les techniques de fouilles, la perception des activités de pêche, auparavant fondées sur la découverte d'objets retrouvés en fouille et identifiés par le biais des travaux ethnographiques, va se baser sur l'étude fine des restes osseux. Au cours des dernières décennies, les études ichtyofauniques se sont multipliées. Les précurseurs en sont Jean Granier, Georges et Jean Desse ainsi que, plus récemment, Olivier Le Gall. Les restes de poissons sont alors retrouvés en nombre dans les grottes européennes, notamment celles datées du Paléolithique supérieur. La proximité des sites archéologiques avec les cours d'eau laisse penser que ce milieu n'a pas été ignoré par les populations magdaléniennes. Désormais, la question de l'exploitation de l'ichtyofaune devient fondamentale pour la compréhension des sociétés de chasseurs-collecteurs. Ce type de faune devient donc important dans la conception des relations des hommes du Paléolithique avec leur milieu.

Bien que la disponibilité de ces ressources dépende principalement de facteurs extérieurs, les assemblages ont été modifiés par les activités halieutiques passées. Afin d'avoir un aperçu des techniques de pêche, il est alors nécessaire de connaître les poissons et leur environnement. Leur exploitation dépend aussi de très nombreux paramètres notamment liés au site et, plus particulièrement, sa saison d'occupation ou encore l'environnement exploité. Lorsque l'accumulation humaine est attestée, les études consistent principalement à caractériser les activités de pêche et à en évaluer la part au sein des activités de subsistance sur le site étudié.

C'est tout naturellement que je me suis tournée vers la région Poitou-Charentes et plus particulièrement le département de la Vienne. Le nombre relativement important de sites paléolithiques découverts en Poitou pourrait laisser penser à une certaine profusion des données archéologiques et plus particulièrement piscicoles. Mais, comme pour de nombreuses régions, ces sites ont été fouillés anciennement et le matériel faunique de petite taille n'a pas été forcément prélevé. Seuls quelques sites ont fourni des restes d'ichtyofaune, mais en quantité importante. Néanmoins, l'étude de ces sites permet d'avoir un aperçu des ressources aquatiques présentes dans la région au Paléolithique supérieur.

La problématique s'est donc tout d'abord centrée sur l'identification des différentes faunes piscicoles présentes dans l'assemblage étudié. Il a été nécessaire de développer certaines méthodes, notamment la morphométrie géométrique, afin d'affiner ces identifications.

En parallèle, ces populations étant nomades, ce mode de vie les a donc amenés à se déplacer et à abandonner leurs habitats sur une période plus ou moins longue. Durant l'abandon des grottes, d'autres prédateurs peuvent y avoir vécu et avoir joué un rôle dans les accumulations osseuses. Il est donc nécessaire d'identifier le type de prédateur non-anthropique et de caractériser son impact dans

l'accumulation par le biais d'une étude taphonomique. La mise en perspective des différents accumulateurs potentiels permet d'appréhender chaque site étudié dans son ensemble, et le croisement de ces informations avec d'autres ressources documentaires (notamment la localisation des autres catégories de restes fauniques) nous permet d'identifier si un ou plusieurs prédateurs ont eu un impact sur l'assemblage.

D'une manière générale, l'application des méthodes communément employées pour l'étude des restes de poissons nous a montré que celles-ci comportaient des limites. Nous avons donc choisi d'orienter ce travail sur le développement de nouvelles méthodologies. Dans le cadre d'une réflexion générale, l'analyse de ces restes osseux ichtyofauniques va aussi nous permettre d'obtenir des informations complémentaires telles que la saisonnalité d'occupation, les paléo-environnements ou encore la structure des cours d'eau. Nous nous sommes plus particulièrement focalisée sur l'étude des saisonnalités de capture (scalimétrie) et des informations apportées en termes de paléoenvironnement.

Pour ce faire, nous avons choisi d'articuler ce mémoire en six chapitres.

Le premier chapitre présentera le cadre de l'étude. Deux gisements ont alimenté notre corpus : La Piscine (Montmorillon) et Le Taillis des Coteaux (Antigny), tout deux situés dans le département de la Vienne (86). Pour le matériel de La Piscine, deux missions au dépôt archéologique de la ville ont été nécessaires pour trier et récupérer l'ichtyofaune à étudier. Pour Le Taillis des Coteaux, il a fallu quatre missions sur le terrain et l'aide des fouilleurs pour la récupération du matériel et la bonne réalisation de cette étude. Ces deux sites datent du Paléolithique supérieur et plus précisément du Magdalénien. Le Magdalénien est une culture apparue durant le dernier Pléniglaciaire (vers 17-18 000 ans BP). Il s'agit d'une période de la Préhistoire très étudiée. L'abondance et la diversité des vestiges découverts pour cette période contribuent à la connaissance du milieu des hommes de cette époque. Du point de vue archéologique, nous avons choisi de porter notre intérêt sur des sites de Poitou-Charentes car il s'agit d'une région riche en traces d'occupations magdaléniennes. Les sites aux vestiges de poissons abondants sont peu nombreux pour la région qui nous intéresse. L'analyse de ces vestiges nous offre donc, pour cette région, un aperçu des assemblages piscicoles présents dans la Gartempe durant la période magdalénienne. Il faut toutefois garder à l'esprit que la multiplication des prédateurs peut être un frein à la reconstitution des modes de consommation passés.

En se basant sur les travaux d'ichtyologues, nous tenterons, dans le second chapitre, de faire un état des connaissances concernant les milieux de vie des poissons. Après avoir défini sur quel bassin versant se focalise notre étude, nous décrirons les caractéristiques biologiques de nos spécimens.

Le troisième chapitre sera consacré aux développements méthodologiques qu'il a été nécessaire de créer. Des missions en Normandie et en Corrèze ont permis de réunir le matériel nécessaire à la bonne réalisation de ces expérimentations. Grâce à la faune piscicole identifiée lors de l'étude du matériel archéologique, nous avons mis en avant une diversification dans le choix des espèces mais dominées par la présence des salmonidés. La distinction truite (*Salmo trutta*) / saumon (*Salmo salar*) étant délicate visuellement, nous avons appliqué les méthodes de morphométrie géométrique aux contours vertébraux. Sur l'ensemble du matériel étudié, de nombreuses écailles d'ombre commun (*Thymallus thymallus*) ont été comptabilisées. Lors d'un stage à Boulogne-sur-Mer, il a été réalisé une étude préliminaire axée sur la scalimétrie. Cela nous permettra de reconstituer la croissance de cette espèce dans le contexte climatique du Magdalénien, mais aussi d'approcher les saisons de capture des spécimens d'ombre.

Comme il a été indiqué précédemment, la présence de restes de petits vertébrés peut être associée à d'autres prédateurs (rapaces et carnivores) que l'Homme. L'analyse taphonomique nécessite l'établissement d'un référentiel actuel axé sur les poissons. De nombreux prédateurs non-anthropiques peuvent modifier les accumulations osseuses. Dans notre quatrième chapitre, un examen

de l'écologie alimentaire des divers agents accumulateurs ainsi que des traces de digestion observables sur les restes osseux et de la fréquence des éléments squelettiques conduira à une hiérarchisation de ces prédateurs dans le cadre de nos sites d'études. Parmi ces perturbateurs, nous nous sommes penchée plus précisément sur les modifications produites par les carnivores, et en particulier celles laissées par un Mustelidae : la loutre (*Lutra lutra*).

Le cinquième chapitre sera consacré à l'exploitation de l'ichtyofaune archéologique, par le biais des résultats obtenus lors de l'étude de notre corpus faunique. Plusieurs points seront abordés, notamment le spectre faunique ou encore l'analyse spatiale des restes sur les secteurs fouillés. Les développements méthodologiques évoqués plus haut seront appliqués au matériel archéologique et nous permettront d'identifier les individus présents sur le site (morphométrie géométrique) ainsi que la saison de capture de certains spécimens (scalimétrie), mais aussi, dans la mesure du possible, d'identifier l'agent accumulateur (taphonomie).

Un dernier chapitre présentera la discussion et les conclusions. L'ensemble des analyses seront remises en perspective dans ce chapitre 6. Une synthèse mettra en parallèle nos résultats par rapport aux données fournies par la littérature d'autres pays européens. Des conclusions sur le rôle de la pêche dans les stratégies de subsistance des chasseurs-collecteurs du Paléolithique seront aussi présentées. Enfin, nous acheverons ce travail en proposant de nouvelles perspectives de recherches.

1. CONTEXTE CHRONOCULTUREL

La découverte, dans les années 1860, de nombreux gisements archéologiques a permis la mise en place d'un cadre chrono-culturel définissant le Paléolithique supérieur. Les grottes du Moustier, de Laugerie et de La Madeleine en Dordogne, découvertes par Edouard Lartet et Henry Christy, vont devenir des sites majeurs et permettre aux premiers préhistoriens d'élaborer la chronologie du Paléolithique supérieur (Figure 1).

1.1. LE MAGDALÉNIEN

Le début du Paléolithique supérieur est fixé à l'Aurignacien (annexe 1). Ce dernier se développe à partir de 35 000 ans BP, il est suivi par la culture gravettienne entre 28 000 et 21 000 ans BP, le Solutréen entre 21 000 et 18/17 000 ans BP et le Magdalénien à partir de 17 500 ans BP (Airvaux 2001).

Le terme *Magdalénien* provient du site éponyme de La Madeleine (Tursac, Dordogne). Découvert en 1863, l'abri sera fouillé par Edouard Lartet et Henry Christy jusqu'en 1865. De nombreuses campagnes de fouilles seront par la suite menées par Elie Massénat, Louis Girod, Emile Rivière, Denis Peyrony et Louis Capitan. En 1928, ces derniers publient une stratigraphie composée de trois couches archéologiques : inférieure, moyenne et supérieure (Capitan & Peyrony 1928). De 1968 à 1983, Jean-Marc Bouvier reprend des fouilles et découvre de nouveaux niveaux archéologiques.

Des gisements pyrénéens recensés par Edouard Piette livrent un matériel similaire à celui de La Madeleine et permettent de définir et nommer cette nouvelle période (Taborin 1993).

1.1.1. Nomenclature

En 1869, Edouard Lartet qualifie de « magdaléniennes » les industries découvertes sur le site de La Madeleine. Le terme *Magdalénien* apparaît et remplace celui d'*Age du Renne* préexistant (De Mortillet 1872).

En 1912, à l'occasion du Congrès International d'Anthropologie et d'Archéologie Préhistorique de Genève, Henri Breuil propose une chronologie évolutive du Paléolithique supérieur avec ses subdivisions. Pour le Magdalénien, il distingue deux ensembles : le Magdalénien inférieur et le Magdalénien supérieur. Chacun de ces ensembles est ensuite subdivisé en trois stades : le Magdalénien inférieur comprend les phases I à III et le Magdalénien supérieur correspond aux phases IV à VI. Cette nouvelle classification se base sur l'industrie osseuse provenant des sites du Placard (Vilhonneur, Charente), de La Madeleine et de Villepin (Tursac, Dordogne) (Breuil 1912 ; Bosselin & Djindjian 1988). Le Magdalénien inférieur (~17 000-15 000 ans BP¹) se définit à partir des sagaies et le Magdalénien supérieur (~13 500-11 000 ans BP), par les harpons.

Par la suite, Denis Peyrony approfondit cette stratigraphie en prenant en compte l'industrie lithique. Les pièces lithiques découvertes sur le site de Laugerie-Haute (Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne) permettent de définir le « Proto-magdalénien », période qui précède le Solutréen (Capitan & Peyrony 1928).

¹ Ces dates sont données à titre indicatif en raison des problèmes de datation pour ces périodes.

1-Le cadre historique

En 1920, André Cheynier étudie l'industrie lithique provenant du site de Badegoule (Beauregard-de-Terrasson, Dordogne). Ses observations permettent de réévaluer le stade I du Magdalénien inférieur et le site devient éponyme du Badegoulien (Daniel 1952 ; Langlais *et al.* 2010). La première phase du Magdalénien était originellement définie comme une phase de transition entre le Solutréen et le Magdalénien. Ces débuts sont donc assez vagues. Plusieurs auteurs vont distinguer un Magdalénien inférieur du Badegoulien, mais il reste en grande partie à définir. La reconnaissance du Badegoulien comme une entité autonome du Magdalénien mène à la création d'un hiatus entre ces deux périodes.

Le Magdalénien moyen semble mieux cerné en raison d'une plus grande abondance de données disponibles (Bosselin & Djindjian 1988 ; Ducasse & Langlais 2005 ; Primault, *et al.* 2007a) (Figure 1). En Cantabrie, Maria Soledad Corchón-Rodríguez préfère le terme d'« Episolutréen local » à celui de Badegoulien. En Espagne méditerranéenne, J. Emili Aura-Tortosa considère comme « Magdalénien antique de faciès Badegoulien type Parpallo » l'industrie semblable au Badegoulien du site de Parpallo (in Bosselin 2000). Le modèle chronologique proposé pour les Pyrénées et la Cantabrie montre des évolutions étroites mais aussi des structurations régionales. Pilar Utrilla (1996) souligne l'importance d'une révision et d'une homogénéisation de cette chronologie. Le Magdalénien cantabrique sera divisé en cinq phases : archaïque, inférieur, moyen, supérieur et final, pouvant être comparées avec les stades de Breuil.

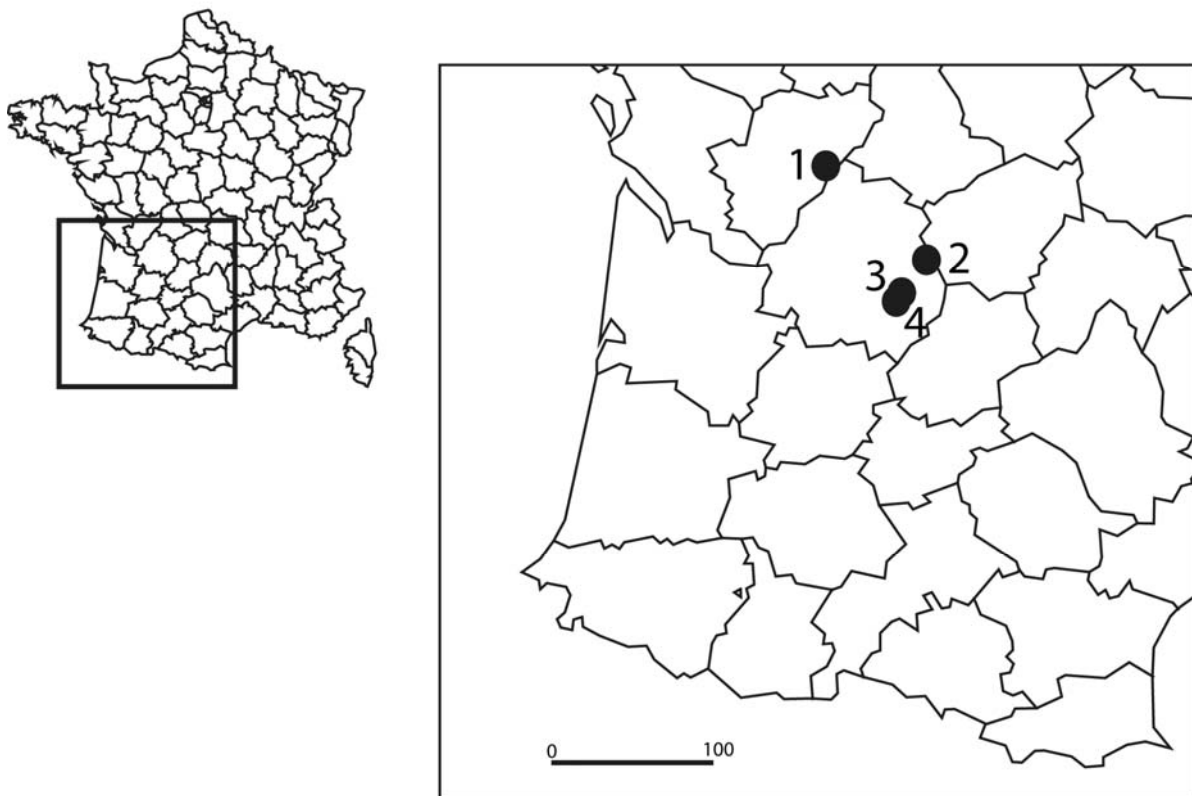


Figure 1 : Localisation des sites archéologiques ayant permis la définition du Magdalénien.

1-Le Placard (Vilhonheur, Charente) ; 2-Badegoule (Beauregard-de-Terrasson, Dordogne) ; 3-Villepin, La Madeleine (Tursac, Dordogne) ; 4- Laugier-Haute (Les Eyzies-de-Tayac , Dordogne)(modifié de Lucas 2011) [carte modifiée de cmap.com].

Pour la France, les travaux complétés de l'abbé Breuil vont servir de base et de référence aux chercheurs. Cet ensemble magdalénien repose donc sur une documentation franco-cantabrique (Figure 2). L'apparition de modèles régionaux complexifie les schémas de structuration du Magdalénien et

1-Le cadre historique

remet en cause le modèle de Breuil. La diversité des synthèses régionales mène à l'apparition du terme *faciès* pour caractériser des ensembles contemporains (Kozlowski 1984).

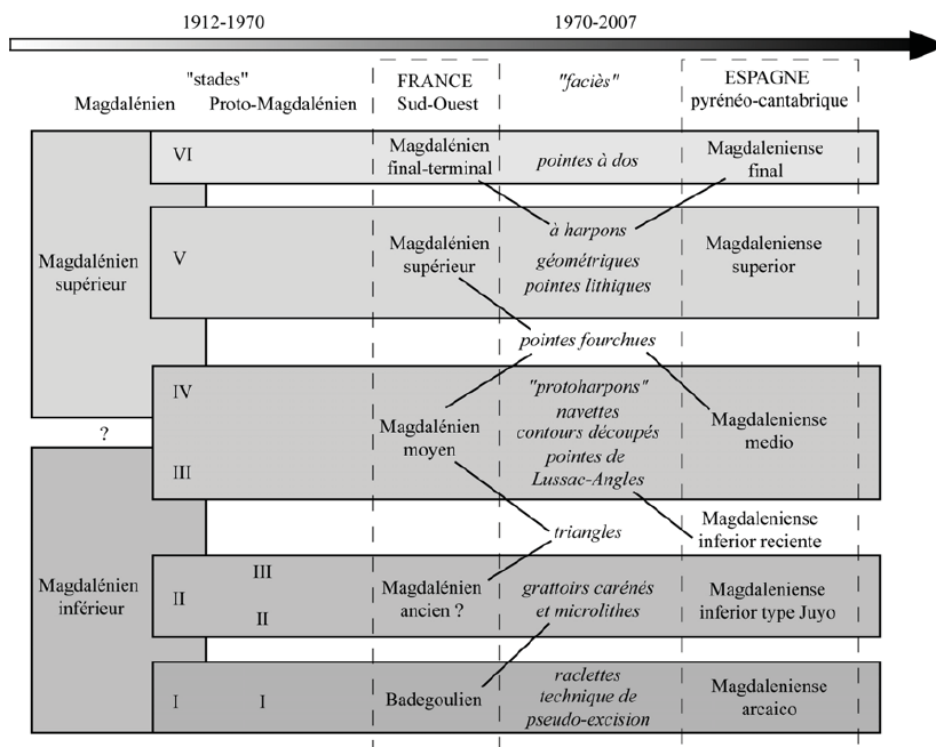


Figure 2 : Schéma explicatif des structururations et "faciès" du Magdalénien franco-cantabrique (Langlais 2007).

Le Poitou et les Charentes, avec la grotte du Placard, ont été prépondérants dans la création de la chronologie du Paléolithique supérieur de l'abbé Breuil. La découverte de nombreux gisements permet d'avoir un aperçu des occupations dans la région (Buisson-Catil & Primault 2010) (Figure 3). Toutefois, ces sites sont peu ou pas datés, ce qui peut mener à des incohérences chronologiques et des problèmes d'interprétation. Le Taillis des Coteaux est considéré comme un site de référence dans le quart sud-ouest de la France (Primault *et al.* 2007a et b), notamment grâce à la conservation d'une séquence chrono-culturelle allant de l'Aurignacien au Magdalénien moyen.

1-Le cadre historique



Figure 3 : Localisation des sites préhistoriques de la région Poitou-Charentes (modifié de Buisson-Catil & Primault 2010).

- | | |
|---|--|
| 1-Les Perrats (Agris) | 15-Chez les Rois (Mouthiers-sur-Boëme) |
| 2-Le Roc-aux-Sorciers (Angles-sur-Anglin) | La Chaire-à-Calvin (Mouthiers-sur-Boëme) |
| <u>3-Le Taillis des Coteaux (Antigny)</u> | 16-La Folie (Poitiers) |
| 4-Abri de Bellfonds (Bellefonds) | L'Essart (Poitiers) |
| 5-Les Prises (Brizambourg) | 17-Petit Puymoyen : abri Commont (Puymoyen) |
| 6-Hauteroche (Châteauneuf-sur-Charente) | 18-La Grande Roche de la Plématrie (Quinçay) |
| 7-Bois-Roche (Cherves-Richemont) | 19-Le Chaffaud (Savigné) |
| 8-La Quina (Gardes-le-Pontaroux) | 20-Le Roc-de-Sers (Sers) |
| 9-Le Bois-Ragot (Gouex) | 21-La Roche-à-Pierrot (Saint-Césaire) |
| 10-Chez Pinaud (Jonzac) | 22-Le Rail (Saint-Germain-du-Seudre) |
| 11-Les Roches-de-Villeneuve (Lussac-les-Châteaux) | 23-La Vergne (Saint-Jean-d'Angély) |
| Les Fadets (Lussac-les-Châteaux) | 24-Artenac (Saint-Mary) |
| La Marche (Lussac-les-Châteaux) | 25-Les Cottés (Saint-Pierre-de-Maillé) |
| Les Plumettes (Lussac-les-Châteaux) | 26-La Grange (Surgères) |
| Le réseau Guy Martin (Lussac-les-Châteaux) | 27-Le Placard (Vilhonneur) |
| 12-Les Pradelles (Marillac-le-Franc) | Grotte de Vilhonneur (Vilhonneur) |
| <u>13-La Piscine (Montmorillon)</u> | 28-Les Vachons (Voulgézac) |
| 14-Fontéchevade (Montbron) | 29-La Chaise : abri Bourgeois-Delaunay et abri Suard |
| Montgaudier (Montbron) | (Vouthon) |

1.1.2. Cadre chronoclimatique et paléoenvironnemental

Le cadre climatique du Pléistocène est connu notamment par les enregistrements des variations des taux de l'oxygène 18 ($^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$) au sein des carottes glaciaires ou encore dans les carottes marines (Dansgaard *et al.* 1993 ; Rasmussen *et al.* 2006). Ces données confirment le fait que le Pléistocène est une période dynamique et complexe et ont démontré l'existence d'oscillations climatiques rapides (Figure 4) (Bond *et al.* 1993). Actuellement, une nouvelle chronologie, le *Greenland Ice Chronology*, corrige les décalages chronologiques existant entre les différentes carottes glaciaires. Les événements isotopiques sont séparés en stades glaciaires (GS) et stades interglaciaires (GIS).

Le Tardiglaciaire se définit comme une période d'instabilité climatique. Il précède le Post-glaciaire et suit le Dernier Maximum Glaciaire (DMG). Il est subdivisé en phases correspondant à des biozones (Iversen 1954). Ces biozones coïncident avec des zones polliniques définies au Danemark et appelées Dryas ancien, Bølling, Dryas moyen, Allerød et Dryas récent. Les Dryas sont considérées comme des stades glaciaires tandis que les phases Bølling et Allerød sont des stades interglaciaires.

Selon que l'on considère la version longue ou courte, les limites du Tardiglaciaire diffèrent. Dans la version longue (Magny 1995), le Tardiglaciaire intègre le Dryas ancien, tandis que dans la version courte, le Dryas ancien est exclu. Ce Tardiglaciaire, dit Weichsélien, est alors considéré comme un interstade formé par le Bølling, l'Allerød et le Dryas récent (Sanchez Goñi 2006).

Dans ce mémoire, nous allons considérer le Tardiglaciaire dans sa version longue. Elle comprend : le Dryas ancien qui s'étend de 15 000 à 12 700 ans BP (18 000-15 000 ans cal. BP). Il est contemporain du premier événement d'Heinrich (18 000-15 200 ans cal. BP) (Elliot *et al.* 2002). Les interstades Bølling (12 700-12 000 ans BP ou 15 000-13 800 ans cal. BP) et Allerød (12 000-11 000 ans BP ou 13 800-12 900 ans cal. BP) semblent correspondre à l'interstade glaciaire GIS-1 (14 700-12 900 ans b2k²) (Magny 1995 ; Rasmussen *et al.* 2006). GIS-1 correspond à l'interstadaire du Groenland 1, soit la période la plus froide du Dryas récent, puis à l'interglaciaire holocène. Le Dryas récent, daté d'environ 11 700 ans cal. BP, correspond à la dernière phase du Tardiglaciaire.

Ce cadre climatique peut être appuyé par l'étude des carottes marines. Les dépôts palynologiques emprisonnés dans le sédiment des carottes marines permettent la reconstitution de la végétation. Cela donne un aperçu de la dynamique végétale pour chaque cycle glaciaire/interglaciaire (Sanchez Goñi 2003). De nombreuses études de carottes marines sont basées sur l'évolution de la végétation sur la façade atlantique de l'Europe tandis que les études des carottes continentales concernent principalement le bassin de la Garonne et les Pyrénées (Sanchez Goñi *et al.* 2000 ; Sanchez Goñi 2006 ; Naughton *et al.* 2007). Le Magdalénien correspond à plusieurs stades évolutifs de la végétation. La végétation du Dryas ancien est dominée par des plantes semi-désertiques traduisant un milieu ouvert caractéristique des environnements steppiques ou de toundra. L'interstade Bølling/Allerød correspond à une période plus humide avec la recolonisation de la forêt tempérée (pins, bouleaux, chênes). Le Dryas récent s'apparente à une nouvelle période froide et humide caractérisée par un recul de la forêt au profit des graminées et herbacés, signifiant un milieu ouvert (Jalut *et al.* 1992).

² Before 2000.

1-Le cadre historique

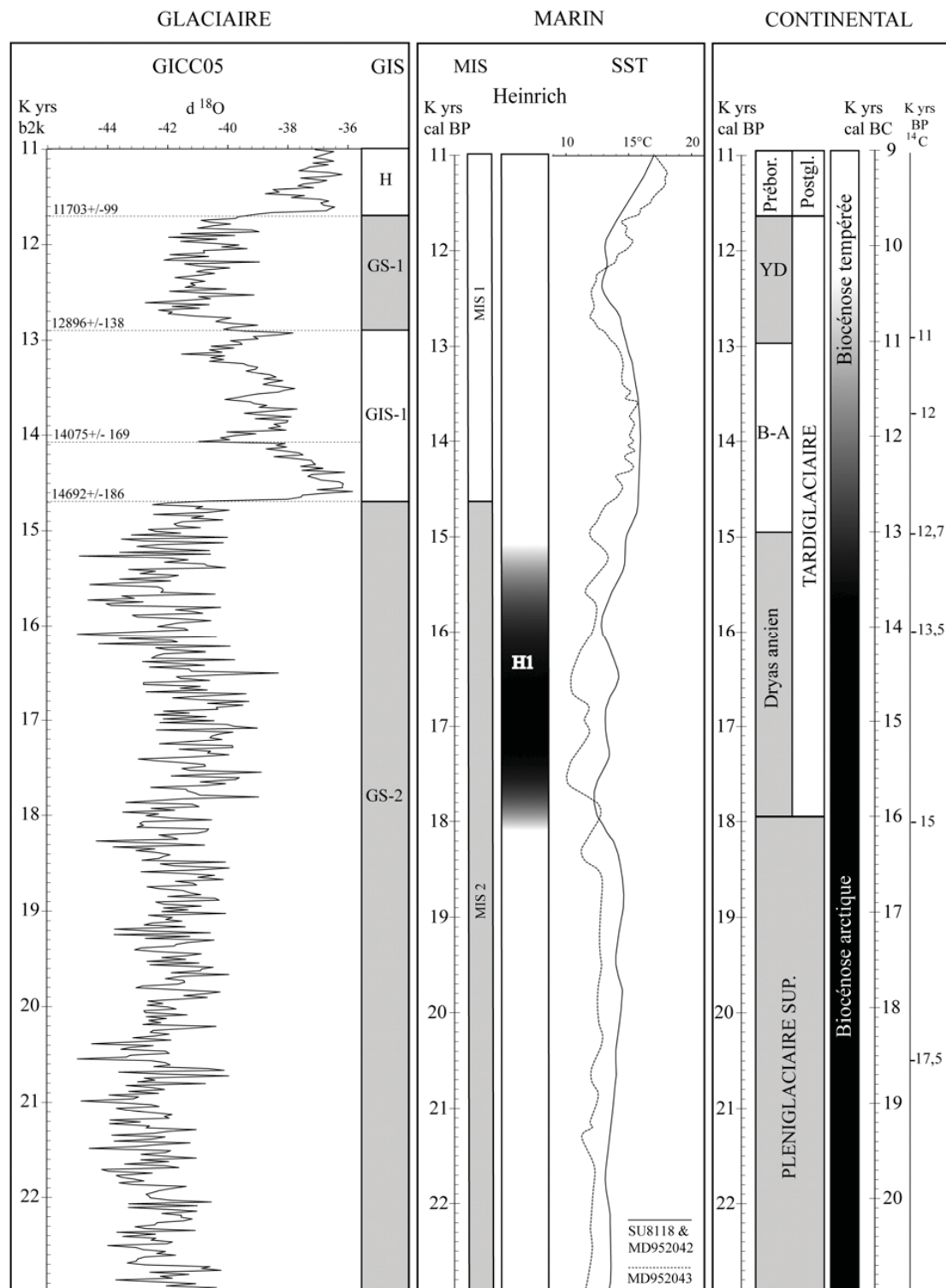


Figure 4 : Schéma synthétique des cadres climatiques selon les carottes glaciaires (Langlais 2007).

Les cortèges fauniques donnent aussi des indications sur les changements climatiques et environnementaux de cette période.

Les espèces retrouvées au sein d'un même ensemble stratigraphique sont le reflet d'un environnement reconstitué à l'aide de leur préférence éco-climatique (Jeannet 2011). Griggo (1996) définit quatre groupes écologiques qui ont été caractérisés à l'aide des cortèges fauniques découverts

1-Le cadre historique

sur des sites pyrénéens (Figure 5). Le groupe arctique se compose du lièvre variable, du renard polaire, du glouton et du renne ; le groupe montagnard contient le bouquetin et l'isard ; le groupe forestier comprend le lièvre d'Europe, le lapin, le chat sauvage, le lynx, le blaireau, la martre, la fouine, l'hermine, le sanglier, le cerf et le chevreuil. Le dernier groupe correspond à la steppe continentale avec le cheval, le bison et l'antilope saïga. Ces informations peuvent être couplées avec les données fournies par la microfaune. L'influence du climat et de l'environnement sur les cortèges microfauniques met en évidence un écosystème avec ses données climatiques (température, précipitation) et son écologie (végétation, hygrométrie du sol) (Jeannet & Vital 2009 ; Jeannet 2010).

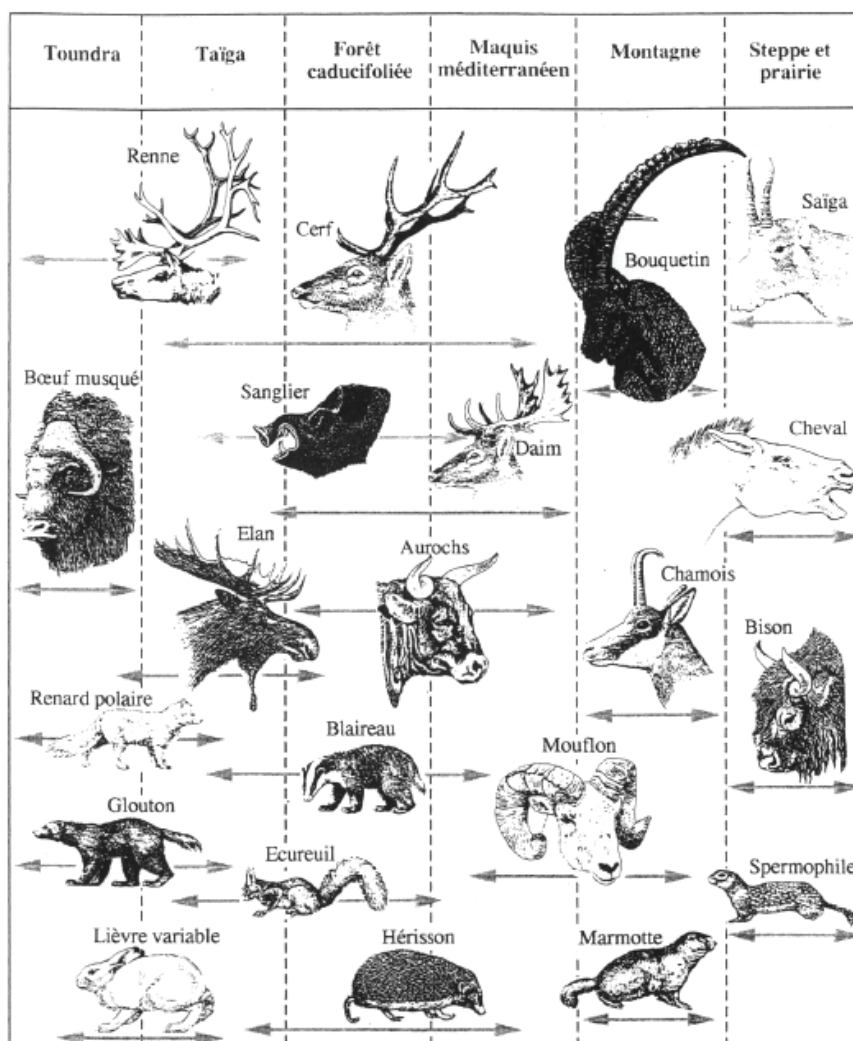


Figure 5 : Distribution de quelques mammifères européens en fonction des différents biotopes (Griggo 1996).

Concernant notre cadre d'étude, les analyses environnementales réalisées sur les sites de la région Poitou-Charentes apportent des informations sur la paléoclimatologie des occupations magdaléniennes.

Pour la grotte de Bois-Ragot (Gouex) (Figure 3 : site 9), dans les couches 6 et 5 (niveau magdalénien), les espèces arctiques dominent (renne, lièvre variable, harfang des neiges) et sont caractéristiques d'un climat froid et sec qui va devenir plus humide. Dans les couches 4 et 3 (niveau azilien), les espèces forestières (cerf, sanglier, chevreuil) sont dominantes et le climat devient plus tempéré. Cela pourrait signifier un réchauffement de ce climat, cohérent avec celui du Tardiglaciaire identifié par Pujol & Turon (1986) ou Guiot *et al.* (1989) (in Griggo 1996).

L'étude lithostratigraphique du remplissage de l'abri Bourdois du Roc-aux-Sorciers (Angles-sur-l'Anglin) (Figure 3 : site 2) met en évidence un climat froid et fortement humide pour les couches datées du Magdalénien moyen. D'après les couches attribuables au Magdalénien supérieur, le climat semble plus clément avec des températures plus chaudes et un climat sec devenu plus humide à la fin de cette période (Bozet & Miskovsky 2010).

Plusieurs études concernent le Taillis des Coteaux (Antigny). La méthode de l'écologie quantifiée (Jeannet 2010) a été utilisée pour la couche IIe (Magdalénien moyen). En recontextualisant les espèces présentes sur le site avec leur biotope de prédilection, les paramètres de température peuvent être approchés. Les températures moyennes annuelles s'étalent entre 1,4 °C et 7,2 °C sur l'ensemble de la séquence. La rigueur climatique est attestée par les écarts été/hiver qui peuvent dépasser les 30 °C (Jeannet 2011). D'un point de vue géologique, le climat périglaciaire est attesté, dès le Magdalénien inférieur, par la présence de lentilles de glace de ségrégation typiques du gel/dégel associé à la présence d'un sol polygonal. L'absence de ces polygones dans les niveaux datés du Magdalénien moyen correspond à un climat plus clément et humide bien que les indices de cryoreptation indiquent que ce climat reste froid. Ce radoucissement climatique pourrait correspondre à l'interstade du Dryas récent (Le Fillâtre 2012).

Un inventaire des sites archéologiques français ayant fourni de l'ichtyofaune (Cravinho 2009) met en évidence la présence d'une centaine de sites archéologiques allant du Paléolithique supérieur (NR = 76 sites) au Paléolithique inférieur (NR = 5 sites) en passant par des sites datés du Paléolithique moyen (NR = 11 sites) et de l'Épipaléolithique/Mésolithique (NR = 16 sites) (Figure 6).

Le bassin de la Loire est riche en gisements paléolithiques. Delage (2011) a recensé quelque trente-deux sites attribuables au Paléolithique supérieur uniquement pour le département de la Vienne. Outre les deux sites que nous allons étudier, trois autres fouilles, dans cette région, ont fourni du matériel ichtyofaunique.

- La grotte de Bois-Ragot à Gouex (Vienne) (Figure 3 : site 9) : découverte en 1968, elle fut fouillée sous la direction d'André Chollet jusqu'en 1998. Quatre niveaux d'occupations humaines ont été mis au jour, allant du Magdalénien final à l'Azilien. Les restes ichtyofauniques découverts sont attribuables aux salmonidés (*Salmo salar*, *Salmo trutta* et *Thymallus thymallus*). De l'anguille (*Anguilla anguilla*) et de la vandoise (*Leuciscus leuciscus*) ont aussi été signalées (Cravinho & Desse-Berset 2005).
- Les grottes du coteau de la Garenne (grotte Blanchard et Grand abri) à Saint-Marcel (Indre) ont été fouillées de 1946 à 1976 sous la direction de Jacques Allain. Une dizaine de niveaux archéologiques ont été identifiés et sont attribuables au Magdalénien dit « à navettes ». Les restes d'ichtyofaune appartiennent uniquement aux salmonidés avec la présence de saumons, de truites et d'ombres (Meunier 2004).
- L'abri Fritsch à Pouligny-Saint-Pierre (Indre) fut fouillé dès 1963 par Jacques Allain, à la suite de sondages effectués par René Fritsch en 1960. Le site offre une séquence chronologique allant du Solutréen au Badegoulien. Les espèces identifiées sont, là aussi, exclusivement des salmonidés avec la présence du saumon, de la truite et de l'ombre (Allain & Fritsch 1967 ; Cleyet-Merle 1990).

Les renseignements fournis par ces trois sites indiquent que les espèces préférentiellement exploitées proviennent d'eaux courantes comme le saumon, la truite et l'ombre. Notons également la présence de l'anguille et de cyprinidés d'eau vive.

Il est par ailleurs probable que, faute de tamisage, l'ichtyofaune présente n'ait pas été détectée sur les autres sites paléolithiques recensés dans la région, anciennement fouillés.

1-Le cadre historique

La région Poitou-Charentes se situe à la jonction du Bassin parisien et du Bassin aquitain, entre les bordures métamorphiques du Massif armoricain et les plateaux limousins du Massif central.

Composée de quatre départements (Charente, Charente-Maritime, Deux-Sèvres, Vienne), cette région est limitée au sud par l'estuaire de la Gironde et le Périgord ; au nord, par la vallée de la Loire, et à l'est par le Massif central. Les grottes étudiées sont localisées dans des terrains du Jurassique moyen (Bajocien et Bathonien). De nombreux cours d'eau sillonnent Poitou-Charentes, comme l'Anglin, la Charente, le Clain, la Vienne ou encore la Gartempe (Airvaux 2001 ; Le Fillâtre 2012).

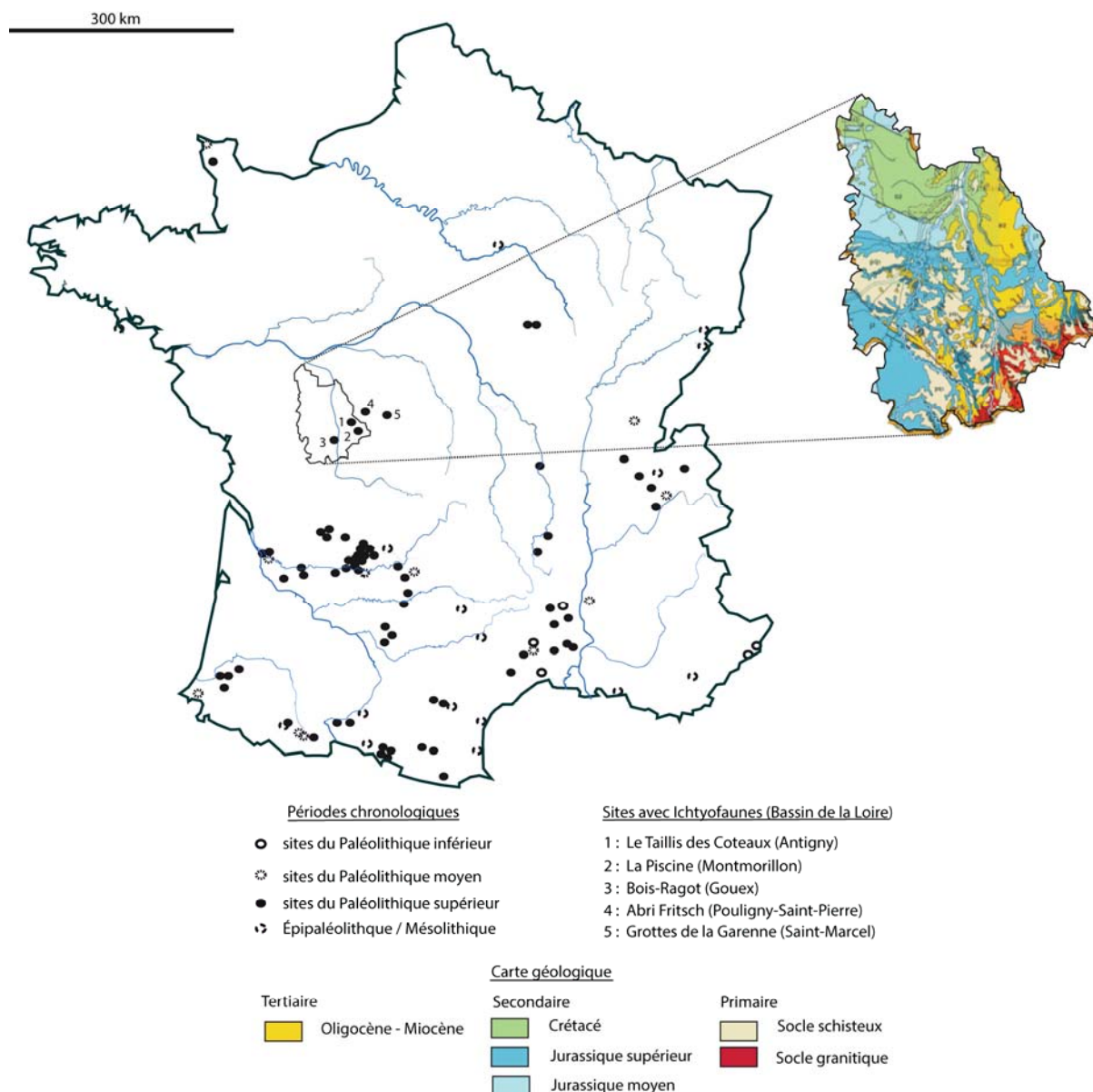


Figure 6 : Localisation des sites archéologiques ayant fourni des restes ichtyofauniques (modifié de Cravinho 2009) et géologie de la région (extrait et modifié de la carte géologique de la France BRGM et IGN).

L'étude qui suit concerne, d'une part, la grotte du Taillis des Coteaux située à Antigny et fouillée par Jérôme Primault depuis 2000, et d'autre part, la grotte de La Piscine située à Montmorillon et fouillée par Pierre Marcel de 1966 à 1982.

1.2. LE TAILLIS DES COTEAUX

1.2.1. Localisation géographique

La grotte du Taillis des Coteaux est située sur la rive droite de la Gartempe, en amont de la commune d'Antigny (Figure 7).

L'extension totale de la cavité est encore inconnue. La salle d'entrée actuelle mesure environ 150 m² et s'enfonce perpendiculairement à la vallée. La grotte continue plus profondément, mais son comblement ne permet pas la poursuite des explorations (Primault *et al.* 2002).

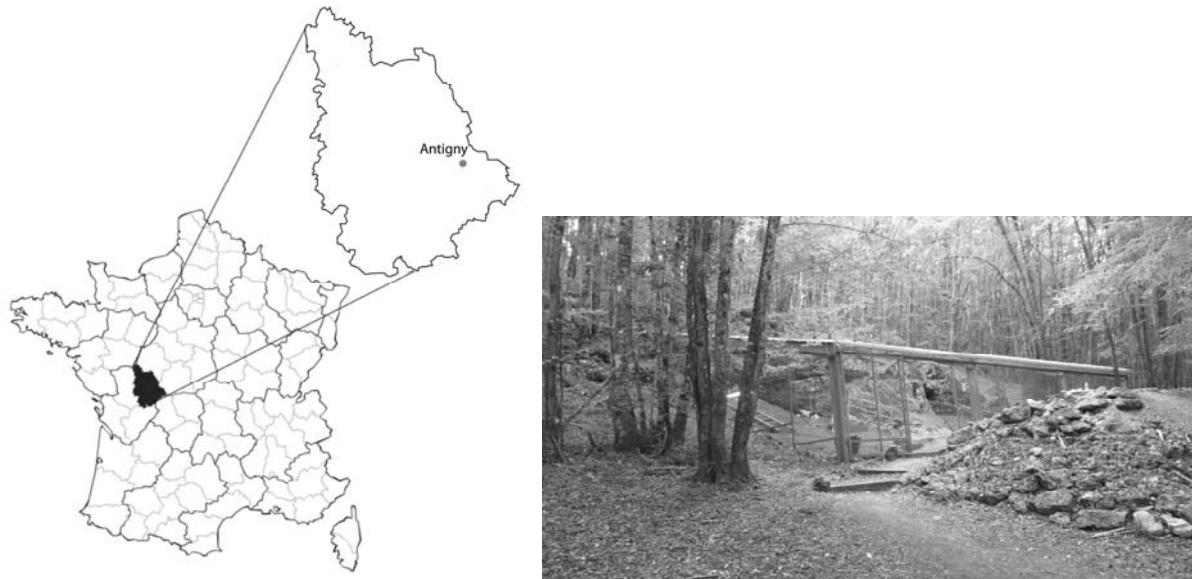


Figure 7 : Localisation géographique d'Antigny et vue extérieure de la grotte du Taillis des Coteaux (© E. Guillaud [carte modifiée de cmap.com]).

1.2.2. Historique des fouilles

Le gisement a été découvert en décembre 1998 par Jean Airvaux (Service Régional de l'Archéologie du Poitou-Charentes) et Bruno Paul (Spéléoclub Poitevin) au cours d'une prospection. Le site se présente alors sous la forme d'un banc de calcaire affleurant au milieu de la forêt. Lors de sa découverte, la grotte est entièrement comblée de sédiments. Grâce à ce comblement, l'intégrité archéologique de la grotte a été préservée ; aucun débris moderne n'a été décelé. Le potentiel archéologique a été révélé par des vestiges lithiques et osseux observables dans les déblais des terriers d'animaux fouisseurs.

1.2.3. Organisation spatiale

Des explorations ont été effectuées durant les deux années qui ont suivi la découverte. Elles furent volontairement sporadiques pour des raisons de préservation du plafond et des parois de la grotte.

Dès septembre 2000, un sondage a été réalisé quelques mètres en avant de ce banc de calcaire. Il a permis de mettre en évidence près de 5,50 mètres de stratigraphie sans atteindre le substrat. En août 2001, la première campagne de fouilles est entreprise par Jérôme Primault. Aujourd'hui, la fouille s'étend sur près de 70 m² et porte sur les niveaux magdaléniens. La problématique générale de la

1-Le cadre historique

fouille concerne le Magdalénien et ses relations culturelles avec le Badegoulien (Primault *et al.* 2002 ; Primault *et al.* 2011).

Le site a été divisé en deux secteurs (Figure 8) :

- le secteur **EG** ou « entrée-grotte » situé sous le porche actuel de la grotte ;
- le secteur **AG** ou « avant-grotte » correspondant au talus.

Les travaux de désobstruction du fond de la grotte ont permis la mise au jour de trois nouvelles salles :

- une salle de forme absidiale, marquée par des spéléothèmes ;
- une salle dite « des Bois de Renne ». Cette salle a le sol couvert de restes de faunes et d'objets en silex ;
- une troisième salle de forme circulaire.

La découverte de ces nouvelles salles permet d'observer des occupations archéologiques dans des espaces plus profonds de la cavité (Primault *et al.* 2013).

1.2.4. Stratigraphie et datation

Le sondage réalisé en 2000 a révélé huit grands ensembles stratigraphiques dont cinq appartenant au Paléolithique supérieur. Les niveaux archéologiques ont été retrouvés en place dans le talus (secteur AG) et préservés dans la grotte (secteur EG) (Figure 9).

Des datations absolues ont permis de préciser et de confirmer l'attribution chrono-culturelle de la stratigraphie, qui reposait alors uniquement sur du matériel archéologique (Primault *et al.* 2005 ; Primault *et al.* 2010a). Actuellement, dix-sept niveaux archéologiques ont été identifiés parmi ces ensembles.

Dans l'état actuel des recherches, les ensembles attribués au Paléolithique supérieur vont de l'Aurignacien (vers 30 000 ans BP) au Magdalénien moyen (14 500 ans BP).

Le niveau EG-I fait partie d'un ensemble remanié. La découverte d'une armature de type néolithique semble indiquer que la grotte a été occupée à cette période bien qu'aucun autre artefact n'ait été découvert (Primault *et al.* 2005).

Magdalénien moyen

L'ensemble EG-II est daté d'environ 14 500ans BP : il comprend sept niveaux archéologiques, uniquement conservés à l'intérieur de la grotte.

Magdalénien inférieur

L'ensemble EG-III est daté d'environ 17 000 ans BP : il comprend cinq niveaux archéologiques séparés par des niveaux dits stériles. L'industrie lithique est constituée d'une production lamellaire. La présence de foyers y est attestée.

L'interface entre les niveaux II/III est cryoturbée dans la grotte, mais demeure lisible par la différence de couleur du sédiment. Le Magdalénien moyen n'est présent que dans la grotte et sous son porche. Les niveaux du talus (secteur AG) ont dû être lessivés par solifluxion (phénomènes périglaciaires) et cryoturbation (Le Fillâtre 2013).

Cette période correspond à la seconde moitié du Dernier Maximum Glaciaire. Le climat y est froid et sec.

Badegoulien

L'ensemble AG-V est daté d'environ 18 000 ans BP : il comporte deux niveaux archéologiques assez pauvres. La présence de burins transversaux et de raclettes permet d'attribuer cet ensemble au Badegoulien récent.

Solutréen

Le sommet de l'ensemble AG-VI est daté d'environ 20 000 ans BP. Le niveau ne s'individualise pas dans le niveau gravettien sous-jacent.

Gravettien moyen

L'ensemble AG-VI est daté de 21 000/25 000 ans BP : l'ensemble VI est daté par la présence de pointes de la Gravette, de burins de Noailles ou encore de burins de Raysse. Une plaquette gravée figurative a aussi été découverte dans ces niveaux.

Aurignacien

L'ensemble AG-VII est daté d'environ 30 000 ans BP. Il ne comprend qu'un épais niveau qui pourrait appartenir à la phase ancienne de l'Aurignacien.

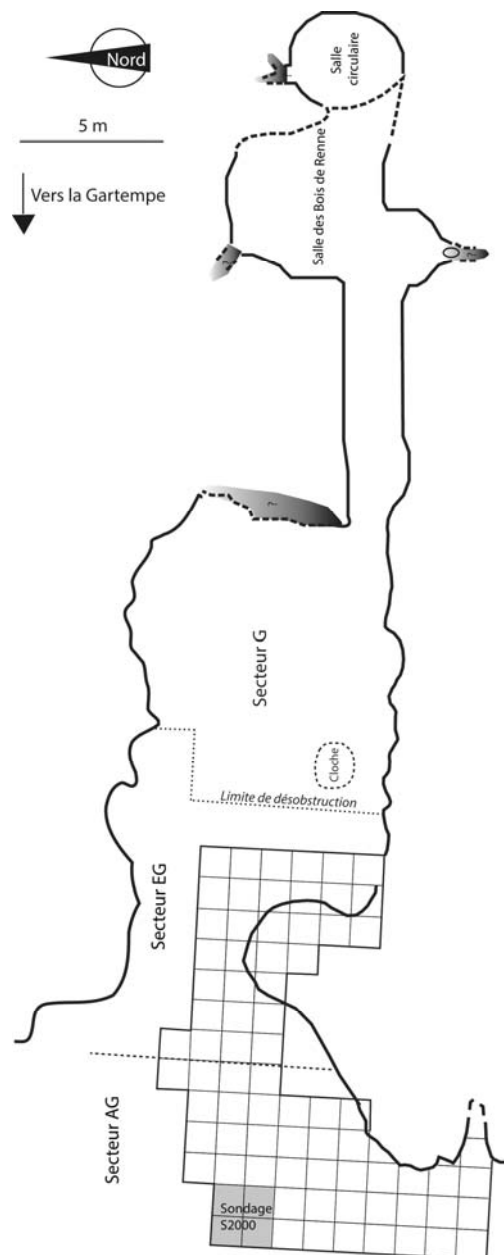


Figure 8 : Plan général du site du Taillis des Coteaux (modifié de Primault *et al.* 2013).

1-Le cadre historique

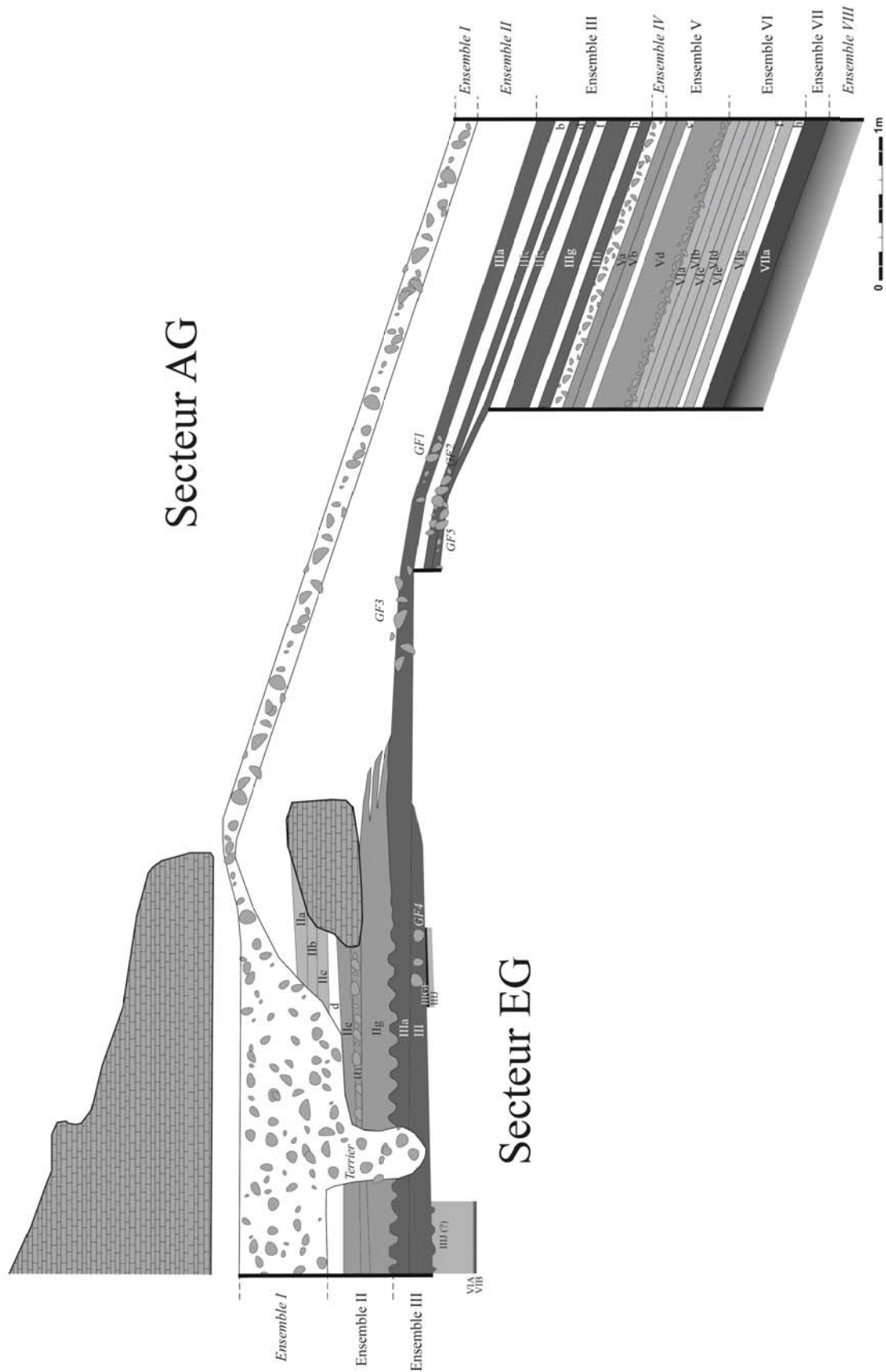


Figure 9 : Stratigraphie synthétique du site du Taillis des Coteaux (Primault *et al.* 2013).

1.2.5. L'ensemble II

L'ensemble II n'est conservé que dans la cavité (EG). Dans le talus de la grotte, cet ensemble a presque totalement disparu, à cause de phénomènes d'érosion comme la solifluxion ; seuls quelques objets erratiques au sommet de l'ensemble III marquent sa présence.

Cet ensemble se divise en sept niveaux, dont le plus ancien est daté entre $14\,630 \pm 70$ ans BP (Ly-3876) et 15 440 ans BP (Beta-360437).

- Le niveau EG-IIa surplombe l'ensemble II. La couche est très pauvre en matériel archéologique ; une quinzaine de silex taillés et quelques fragments d'os ont été dénombrés.
- Le niveau EG-IIb est, lui aussi, très altéré. La rareté des restes rend difficile l'appréhension de l'extension de ce niveau. Le matériel archéologique est composé, pour l'essentiel, d'un petit amas de restes de débitage à proximité des vestiges d'une cuvette cendreuse.
- Le niveau EG-IIc, comme pour les niveaux EG-IIa et EG-IIb, n'est marqué que par quelques dizaines de vestiges.
- Le niveau EG-IId est stérile.
- Le niveau EG-IIe s'individualise bien par rapport aux niveaux sus-jacents en raison du niveau stérile (EG-IId) qui crée une séparation. Ce niveau est en partie détruit par les terriers de fousseurs. Cette couche est archéologiquement plus riche que les précédentes. Les vestiges sont principalement concentrés dans les carrés F/G15 et G16 et l'outillage se compose essentiellement de lamelles à dos. Un petit foyer a été retrouvé sous l'aplomb de la grotte, dans le carré E12. D'un point de vue spatial, l'espace se structure autour d'une aire de production lamellaire.
- Le niveau EG-IIf se distingue du niveau EG-IIe par sa richesse en blocs de calcaire effondrés. On retrouve de nombreuses esquilles lithiques dans les carrés G14 et H16. Les lamelles à dos sont quant à elles présentes surtout en H16 et F15. Associée à quelques outils sur lame, une surface cendreuse est visible en H13. L'espace s'organise en différentes zones de travail.
- Le niveau EG-IIg marque la transition entre les ensembles EG-II et EG-III. Cette couche est assez perturbée en raison des remaniements post-dépositionnels comme les terriers de fousseurs. D'un point de vue spatial, le matériel ne montre pas de concentration particulière : les restes osseux et lithiques sont dispersés de façon homogène sur l'ensemble du niveau. Le carré I16 fait exception avec la concentration de l'essentiel des lamelles à dos et la découverte des fragments de la plaquette gravée en calcaire. Une zone charbonneuse avec une faible rubéfaction du sol est aussi visible en E16 et E17.

L'industrie lithique provenant de cet ensemble se compose majoritairement de matériaux d'origine exogène (silex turonien de la région du Grand-Pressigny et des vallées de l'Indre et du Cher) (Primault 2003). Ces matériaux ont été débités dans la grotte, l'ensemble des phases de production de la chaîne opératoire lamino-lamellaire étant représentées. L'industrie en matière dure animale est assez diversifiée. Elle se compose de sagaies, de spatules ou encore de lissoirs en os. De l'ocre, des éléments de parure et plusieurs fragments de plaquettes calcaires gravées ont aussi été retrouvés.

Cet ensemble pourrait témoigner d'une série d'occupations saisonnières (Primault 2006 ; Primault *et al.* 2007a ; Buisson-Catil & Primault 2010).

1.2.6. L'ensemble III

L'ensemble III se retrouve aussi bien dans la grotte (EG) qu'au niveau du talus (AG). À l'heure actuelle, cinq niveaux ont été identifiés dans le talus et sont séparés par des niveaux stériles. Le sommet de cette séquence est daté d'environ 17 000 ans BP ($16\,920 \pm 170$ ans BP (Ly-2264) ; $17\,130 \pm 65$ ans BP (OxA-12180)).

Le niveau IIIa se retrouve à la fois dans la grotte et au niveau du talus. Dans la grotte, la délimitation entre le niveau IIg et IIIa est problématique car elle est perturbée par des ondulations du sol (gel/dégel). Ce niveau est marqué par la présence de plusieurs grands foyers (GF1 et GF4). Dans le talus, les vestiges se répartissent par taches denses et sont séparés par des zones plus pauvres. Dans la grotte, le mobilier est réparti de façon homogène. L'organisation spatiale de ce niveau semble avoir été quelque peu modifiée par une migration des pièces dans le sens de la pente du talus, mais cela ne semble pas avoir complètement masqué l'organisation originelle de l'espace.

Au niveau du talus :

- Le niveau AG-IIIb a été identifié comme stérile dans le sondage S.2000. En s'éloignant du sondage, il a révélé de nombreux restes osseux (carrés E et F9) mais l'industrie lithique reste rare. Une étude taphonomique réalisée sur les ossements laisse penser qu'un ruissellement du mobilier a eu lieu de l'entrée de la grotte vers le talus, provoquant le mélange du mobilier en provenance d'autres couches.
- Le niveau AG-IIIc se structure autour d'un grand foyer. À proximité, une nappe d'ossements mêlée à des amas lithiques est visible. L'organisation spatiale a été préservée. On retrouve des foyers, une zone de boucherie et une zone de traitement du bois de renne et de débitage du silex.
- Le niveau IIId est stérile.
- Le niveau IIIe est marqué par un grand foyer (GF5). Un épandage de petites nappes charbonneuses est visible. Le matériel archéologique, mêlé à ces nappes, présente quelques altérations dues à la chauffe.
- Les niveaux AG-IIIf, AG- IIIg, AG-IIIf et AG-IIIf ne sont, pour l'heure, visibles que dans le sondage S.2000. Les niveaux AG-IIIf et AG-IIIf semblent stériles.

Dans la grotte :

- Le niveau EG-III correspond au compactage des différents niveaux visibles dans le talus. Ces niveaux ont été remobilisés par des phénomènes post-dépositionnels et ont causé la redistribution du matériel archéologique aussi bien horizontalement que verticalement. Dans la grotte, le niveau EG-III a une richesse en mobilier qui correspond donc au palimpseste des occupations du Magdalénien inférieur.
- Le niveau EG-IIIGF a été repéré en 2010. Il se compose de plusieurs couches cendreuse ainsi que d'un grand foyer.
- Le niveau EG-IIIf a été individualisé en 2012 uniquement dans les carrés E14 et E15.

Pour l'ensemble III, l'industrie lithique est dominée par une production de micro-lamelles à dos. L'industrie osseuse se compose essentiellement de fragments de sagaies en bois de renne et de petites aiguilles à chas en os. Quelques éléments de parures ont aussi été livrés. Dans cet assemblage archéologique, la présence d'objets relatifs à la chasse (lamelles à dos et sagaies) laisse penser qu'il s'agit d'une occupation de courte durée (de type halte de chasse). Cependant, la diversité relative des

activités identifiables sur le site et la présence de foyers structurés suggèrent des occupations de plus longue durée (Buisson-Catil & Primault 2010 ; Primault *et al.* 2012, 2013).

1.2.7. Les occupations humaines magdaléniennes

1.2.7.1. Les foyers

L'occupation humaine est attestée par la présence de nombreux foyers. Au nombre de six, quatre d'entre eux – les foyers GF1, GF3 et GF4 – ont été étudiés par Alexandre Lucquin (2008, 2009, 2011, 2012).

Le grand foyer GF1 se situe sur le talus à l'entrée de la grotte. Il appartient au niveau magdalénien inférieur AG-IIIa. Il s'agit d'un foyer en cuvette partiellement aménagé avec un parement de blocs en calcaire provenant de la grotte. Durant son utilisation, il semble ne pas avoir dépassé les 600 °C : la non-fragmentation des galets pourrait indiquer une chauffe douce et de courte durée. La matière organique contenue dans la structure correspond à un mélange de matière animale et végétale. L'étude des acides gras insaturés ($C_{16:1}$, $C_{18:1}$, $C_{18:2}$) indique la présence de grands mammifères comme le renne. La présence de $C_{22:1}$ indiquerait celle de poisson, mais l'absence d'autres molécules spécifiques des graisses de poisson cuites ne permet pas de certifier cette attribution. Quoiqu'il en soit, cette structure a servi à la pratique d'activités culinaires comme la préparation de grillades de renne, peut-être accompagnées par la préparation de végétaux (Lucquin & Delfour 2008).

Le grand foyer GF3 se situe lui aussi sur le talus. Il appartient au niveau magdalénien inférieur AG-IIIc. La déclivité du talus a créé une coulée de sédiments et un déplacement de roches brûlées suivant le sens de la pente. La structure originale semble avoir été un foyer à plat où des roches (blocs de la grotte et galets allochtones) ont été chauffées en les plaçant directement dans le feu. L'étude de la matière organique indique là aussi la présence de matière végétale et animale avec un apport végétal dominant. Des analyses complémentaires doivent être faites afin de déterminer la fonction de ce foyer (Lucquin 2009).

Le grand foyer GF4 se situe à l'entrée de la grotte, dans la couche EG-III. Cette structure correspond à l'accumulation de plusieurs aménagements. Plusieurs zones ont été identifiées dont deux semblent avoir des fonctions précises. La première zone (zone A) correspond à un petit foyer plat qui aurait pu servir pour l'éclairage, le chauffage ou encore l'assainissement de la grotte en l'enfumant. La zone E correspond à un foyer, qui peut être divisé en deux secteurs. La partie est aurait été une aire technique tandis que la zone ouest aurait servi de petit foyer-cuvette (Lucquin 2011 ; Lucquin 2012).

L'ensemble de ces structures montre des fonctions diversifiées et sectorisées. Au niveau du talus, les analyses sur les foyers indiquent une vocation culinaire tandis que ceux situés dans la grotte semblent liés aux activités techniques bénéficiant de l'apport de lumière et chaleur.

Lors de ces études, il a été indiqué que les foyers GF1 et GF3 étaient proches de leur état d'abandon. Leur altération est principalement due à l'effet de pente du talus et à l'alternance de gel/dégel. Quant à la structure GF4, son altération provient des processus de cryoturbation dans la grotte. Les phénomènes de gel/dégel ont créé des déformations dans les couches sédimentaires, et la position des blocs constituant ce foyer en témoigne. Cette structure est actuellement assez différente de son état d'abandon originel.

1-Le cadre historique

1.2.7.2. Les restes humains

Dès leur début, les fouilles ont livré une centaine de vestiges osseux découverts lors de la désobstruction de l'entrée de la grotte en 2003. Ces vestiges appartiennent à l'ensemble I (Néolithique) dont le remplissage a été remanié par des animaux fouisseurs. Les études faites sur ces ossements révèlent la présence de 6 adultes et 6 immatures dont 1 adolescent et 5 enfants. Les ossements découverts pourraient indiquer que la cavité avait un but funéraire au Néolithique récent mais l'absence de stratigraphie ne permet aucune interprétation plus précise (Henry-Gambier & Schmitt 2003).

Des ossements appartenant au Paléolithique supérieur ont aussi été découverts. Le sondage S.2000 a livré une portion de diaphyse de fémur adulte appartenant au niveau Vd (Badegoulien à raclettes). Une diaphyse de tibia droit a quant à elle été récoltée dans le niveau AG-IIIa (Magdalénien inférieur) et appartient à un jeune individu. Une incisive supérieure droite appartenant à un enfant d'environ 4 ans a été découverte dans le niveau EG-IIg (Magdalénien moyen) et deux autres dents (une canine déciduale droite et une canine déciduale inférieure gauche) ont été récoltées au tamisage dans l'ensemble EG-III (Magdalénien inférieur) (Henry-Gambier & Schmitt 2005 ; Henry-Gambier 2007 ; Henry-Gambier 2009 ; Henry-Gambier 2010). Les futures découvertes dans les niveaux des ensembles III et V permettront peut-être de mieux documenter les relations éventuelles entre les populations badegouliennes et magdaléniennes.

1.2.8. Les productions humaines

1.2.8.1. Les restes lithiques

L'étude de l'industrie lithique est réalisée par Jérôme Primault et Laurent Brou. Le Magdalénien moyen (ensemble II) se caractérise par des grandes lames, des burins dièdres, des grattoirs ou encore des grandes lamelles à dos. Le Magdalénien inférieur (ensemble III) est, lui, principalement caractérisé par un débitage micro-lamellaire et la production de lamelles à dos. Les silex utilisés pour la production de cet outillage proviennent de gisements plus ou moins éloignés du site. Les silex du Turonien supérieur proviennent de la région du Grand-Pressigny, et le silex du Turonien inférieur, de la vallée du Cher. Un fragment distal de lame retouchée en silex du Bergeracois, à plus de 250 km vers le sud, donne des informations concernant les relations des groupes humains avec leur territoire, leurs mobilités et leurs interactions au cours du Magdalénien moyen (Primault 2008 ; Primault 2011 ; Primault *et al.* 2010a).

1.2.8.2. La parure, l'industrie osseuse et l'art mobilier

➤ La parure

De nombreux éléments de parure ont été mis au jour depuis 2002 et sont étudiés par Caroline Peschaux dans le cadre d'une thèse à l'Université Paris Ouest Nanterre La Défense.

L'ensemble I (Néolithique et Paléolithique supérieur sont mélangés) a livré 5 restes de parure. Ils se composent d'un coquillage percé (*Amalda canalifera*), de deux fragments de lamellibranche (*Pecten* sp., *Cardium* sp.) et de deux dents percées (crache de cerf et incisive de bouquetin).

Pour le Magdalénien (ensembles II et III), 84 pièces ont été découvertes. Les éléments se composent de coquillages percés (*Venus* sp., *Mitrella turonica*, *Erato laevis*), de coquillages non percés ou fragmentés (*Natica* sp., *Trivia europea*), de deux fragments de lamellibranche, de portions de *Dentalium* sp., de tronçons de dentales, de fragments de gastéropodes (*Cyclope neritea*, *Trivia*

europa, *Littorina obtusata* dont la présence de *Vitta picta* perforés), de fragments de coquillages non identifiés, de dents percées (crache de cerf, prémolaire et canine de renard), de dents sciées et perforées (incisive de renne et de bouquetin), de perles en os et d'un galet perforé.

L'étude des éléments malacologiques permet de limiter les territoires d'influence. Bien que le *Dentalium* sp. se retrouve aussi bien dans les gîtes fossilifères que sur les côtes atlantique et méditerranéenne, la présence d'autres vestiges permet d'avoir un meilleur témoignage des aires d'approvisionnement. L'espèce *Vitta picta* se développe durant le Miocène inférieur et moyen. Sa présence dans l'assemblage indique un approvisionnement orienté vers les faluns miocènes que l'on retrouve localement (faluns de Touraine) et tout le long de la façade atlantique. Cela témoigne de l'exploitation régionale des ressources fossilifères pour la parure (Peschaux 2009 ; Peschaux 2011).

➤ L'industrie osseuse

L'étude de l'industrie osseuse a été faite par Jean Airvault et Claire Houmard. En raison du faible nombre de pièces (NR = 194) réparties au sein de chaque niveau, l'exploitation des matières osseuses sur le site est complexe à appréhender. Les ensembles II et III nous permettent toutefois d'obtenir quelques informations à ce sujet. Presque toutes les pièces peuvent être classées parmi les ébauches ou les objets finis. Le matériel se compose d'aiguilles, de têtes de projectile, d'objets appointés, de lissoirs et de déchets. La présence de déchets de débitage et de façonnage semble indiquer qu'une partie de la production des objets a été faite sur place. Les modalités d'acquisition de la matière première sont encore floues. Les objets en bois animal semblent provenir de gros modules appartenant à des rennes mâles adultes. Pour ce qui est de l'industrie en os, les pièces petites et travaillées n'ont pas permis de détermination spécifique. D'un point de vue technologique, le rainurage est utilisé au moment du débitage et le raclage sert au façonnage. Ces techniques se retrouvent dans les niveaux appartenant au Magdalénien moyen et inférieur. Pour les niveaux inférieurs, le Badegoulien se caractérise par l'utilisation de la fracturation au moment du débitage. Une différence d'exploitation entre le Magdalénien inférieur et le Badegoulien est visible (Houmard 2011).

➤ L'art mobilier

Une inspection des parois à l'intérieur de la grotte a révélé des incisions sur le revêtement stalagmitique ainsi que sur un pan de voûte résiduel, mais l'origine anthropique de ces tracés n'est pas certifiée. Dans les niveaux magdaléniens, une plaquette gravée, d'autres non gravées et des os ornés d'incisions ont été découverts. L'étude de la plaquette gravée en calcaire révèle la figuration de ce qui semble être un cheval. Cette thématique est récurrente durant cette période (Gaussein 2012).

Une scapula de bison gravée d'incisions a aussi été retrouvée dans les niveaux remaniés de l'ensemble I (Airvaux 2003).

1.2.9. La faune

1.2.9.1. La macrofaune

La macrofaune est étudiée par Christophe Griggo. Depuis le début de la fouille, vingt-trois taxons ont été identifiés. Parmi les Ongulés, le renne (*Rangifer tarandus*) est l'espèce la mieux représentée. Viennent ensuite le cheval (*Equus caballus*) et des Bovinés tels que le bison (*Bison priscus*). La présence d'antilope saïga (*Saiga tatarica*), d'ours brun (*Ursus arctos*) et de loup (*Canis lupus*) est aussi attestée. Parmi les autres carnivores, le renard (*Vulpes vulpes*) et le blaireau (*Meles meles*) ont livré quelques restes (Griggo 2006 ; Griggo 2011). Ces espèces, de par leur patine « fraîche », semblent provenir d'une contamination récente. Cette hypothèse peut être confirmée par un grand nombre de ces restes présents dans les terriers de blaireaux sur la fouille. La présence des lagomorphes (lièvre, lapin domestique, lapin de garenne) semblerait être aussi le fait d'une contamination récente correspondant aux restes de repas de renards.

L'Homme est le principal agent à l'origine de l'accumulation osseuse. Des traces de boucherie (dépouillement, désarticulation, décharnement) ainsi que des impacts de percussion (pour extraire la moelle) ont été observés. De nombreux vestiges d'industries lithiques associés à ces ossements permettent de confirmer l'identification de l'agent accumulateur. La présence de traces de dents peu profondes ainsi que des ossements fortement corrodés indiquent toutefois que quelques ossements ont été transportés par les carnivores.

D'un point de vue climatique, l'association renne-cheval-antilope saïga est caractéristique d'un milieu froid et sec (Griggo 2011).

1.2.9.2. La microfaune

La microfaune est étudiée par Marcel Jeannet. Les espèces les mieux représentées tout au long de la stratigraphie sont le campagnol des champs (*Microtus arvalis*), le campagnol agreste (*Microtus agrestis*), le campagnol des hauteurs (*Microtus gregalis*), le lemming à collier (*Dicrostonyx torquatus*), le rat taupier (*Arvicola terrestris*), le souslik (*Spermophilus suslicus*), la belette (*Mustela nivalis*) et la grenouille rousse (*Rana temporaria*) (Jeannet 2011). Ces espèces, endémiques de la région, vont permettre de reconstituer le paléoenvironnement et le paléoclimat en appliquant aux espèces fossiles les données éco-éthologiques s'y rapportant.

La rigueur climatique est confirmée par la prédominance des campagnols dans l'assemblage.

Du point de vue du paysage, le milieu ouvert occupe de 40 à 80% de la surface et il est parsemé de broussailles. Les taillis et les espaces forestiers sont inconstants au cours du temps en raison des basses températures. L'enneigement est au minimum de quatre mois par an, ponctué de réchauffements rapides attribuables à la proximité de l'océan qui tempère en permanence les excès thermiques. Les moyennes annuelles des températures s'étalent de 1,4 à 7,2 °C avec des écarts été/hiver pouvant dépasser les 30 °C. Les températures estivales peuvent atteindre 16 à 19 °C (± 3 °C) (Royer *et al.* 2014). L'équivalent actuel de ce type d'environnement se situe dans la région d'Arkangelsk, au bord de la mer Blanche (~ 65° N).

Le cortège faunique peut être révélateur d'une prédation spécialisée et peu diversifiée. Certains carnivores peuvent aussi fréquenter les lieux après la chasse sans pour autant que leurs ossements soient retrouvés. L'accumulation des rongeurs sur le site pourrait donc traduire, par le stockage de proies à proximité de l'habitat, le comportement de petits mustélidés (Jeannet 2009 ; Jeannet 2011). La concentration de microfaune au niveau de l'aplomb de la voûte de la grotte peut aussi faire penser aux concentrations d'ossements qui se forment sous le nid des rapaces nocturnes (Mistrot 2005 ; Laroulandie 2008 ; Laroulandie & Rambaud 2009).

1-Le cadre historique

1.2.9.3. L'avifaune

L'étude de l'avifaune a été confiée à Véronique Laroulandie. Le spectre faunique se compose de Passériformes, de Charadriiformes (Charadriidés et Scolopacidés), de Galliformes (Lagopèdes) et d'Ansériformes (Anatidés). Quelques restes de rapaces diurnes et nocturnes ont été identifiés comme l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*), le gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) ou encore la chouette harfang (*Bubo scandiacus*) (Laroulandie 2008).

La présence de lagopèdes est révélatrice d'un environnement froid et découvert. Cette information est corrélée par la présence de la chouette harfang qui vit préférentiellement dans les espaces nus et froids de toundra. Les Charadriiformes indiquent la présence de zones humides. Enfin, l'étude de ces ossements permet d'obtenir des indices de saisonnalité. Les ossements à texture poreuse caractérisent des jeunes individus. L'observation de l'os médullaire, servant de réserve de minéraux lors de la production de la coquille d'œuf, révèle la présence de femelles adultes reproductrices. Ces indicateurs informent d'une mortalité durant la bonne saison (saison printanière ou estivale). Toutefois, cela ne permet pas d'exclure la présence de mortalité durant la mauvaise saison (saison automnale ou hivernale).

Concernant l'agent accumulateur, des marques résultant de l'activité humaine ont été observées. Des traces de perforations, de manducation, de digestion sur les ossements laissent penser que les carnivores ont aussi joué un rôle dans cette accumulation.

Tout comme pour la microfaune, la majorité des ossements d'oiseaux se trouve sous l'aplomb de la grotte (Laroulandie 2004 ; Laroulandie 2008 ; Laroulandie & Rambaud 2009).

En conclusion, l'ensemble des études fauniques confirme la présence d'un climat froid et découvert caractéristique du Paléolithique supérieur. La présence de traces de digestion carnivore et de traces de découpe, de débitage et de façonnage anthropiques caractérise les activités des prédateurs sur le site.

1.3. LA PISCINE

1.3.1. Localisation géographique

Le site archéologique de La Piscine est situé dans l'agglomération de Montmorillon, sur la rive droite de la Gartempe (Figure 10). La cavité s'ouvre au pied d'une falaise de calcaire bajocien, dont la base est composée d'importants éboulis sableux venus du plateau.

Actuellement, cette cavité semble faire partie d'un réseau karstique complexe exploré partiellement par des spéléologues en 1966. Ils ont pu observer un boyau qui se sépare en deux. L'un ressort à l'air libre au bout de 27 m et l'autre aboutit à une petite salle qui n'a jamais été explorée (*Spelunca* 1967). En 2011, une nouvelle exploration de cette falaise a été menée mais le réseau karstique identifié en 1966 n'a pas été retrouvé. Selon François Alamichel, ce type de calcaire semble peu propice à la présence de cavités. Il s'agirait plus probablement d'un porche que d'une grotte (in Delage 2011).

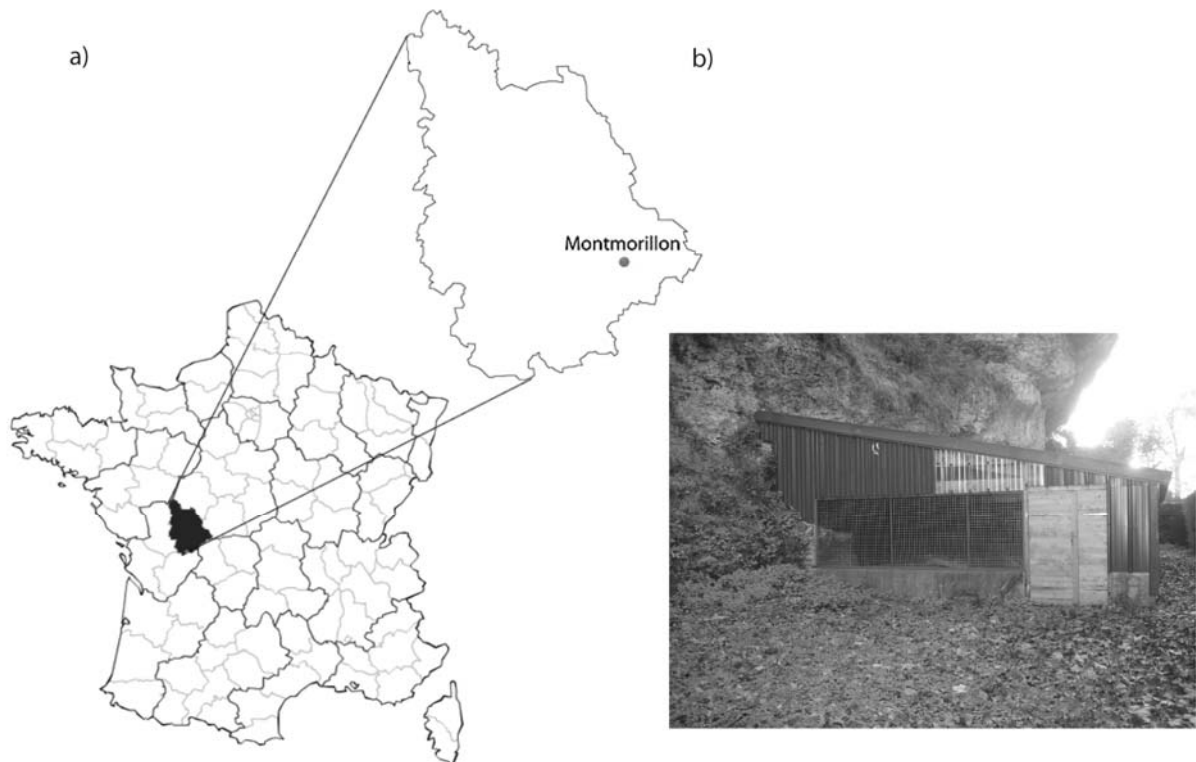


Figure 10 : Localisation et vue du site de La Piscine :

a) Localisation géographique de Montmorillon [carte modifiée de cmap.com]

b) Vue extérieure de l'abri du site de La Piscine (© E. Guillaud).

1.3.2. Historique des fouilles

En 1964, la construction de la piscine municipale met au jour des silex taillés. Cette découverte attire l'attention de Pierre Marcel, qui était alors professeur d'histoire et rattaché scientifiquement au Laboratoire de Géologie du Quaternaire et de Préhistoire de l'Université de Bordeaux I.

1-Le cadre historique

Il entreprendra des fouilles à partir de 1968. Une dizaine de campagnes auront lieu. Dès le début de la fouille, Pierre Marcel met en œuvre des techniques de fouille méticuleuses avec tamisage du sédiment, prise de notes de terrain, photographies, carroyage au mètre carré, dessins, lavage, marquage ou encore moulage des structures (Figure 11).

Ces fouilles se sont concentrées sur l'abri-sous-roche et le talus à l'ouest de la grotte (Marcel 1967 ; Delage 2011) :

- 1968 : fin du tamisage des déblais et début des fouilles. Le « sondage 1968 » permet d'observer le potentiel archéologique qu'il reste à fouiller. Une grande partie du matériel est restée en place, échappant à la destruction par les bulldozers.
- 1969 : pas de fouilles mais construction du premier abri et nettoyage du site en vue d'une excursion de l'Association Internationale du Quaternaire. Cette association est composée de géologues et de préhistoriens. Leur venue sur le site, avant même l'avancement des fouilles, indique un réel intérêt pour celui-ci.
- 1970-1972 : extension du sondage et fouille des couches en place dans la zone du Talus Ouest. La fouille de cette zone aura lieu jusqu'en 1977. Peu de vestiges y sont découverts et la compréhension des couches est difficile.
- 1974-1982 : découverte et fouille exploratoire de ce qui semble être une grotte.

Le lien entre les couches du talus et de l'abri n'est pas établi, ce qui montre la grande complexité du site.

- 1982 : arrêt des fouilles. Pierre Marcel souhaite publier les dix ans d'étude du site et reprendre des fouilles par la suite, mais en vain.



Figure 11 : Post-fouille du site de La Piscine (© Archives P. Marcel) :

a) Station de tamisage à l'eau de la Gartempe (maille 1 ½)

b) Tri des refus de tamisage afin de récolter le matériel non visible durant la fouille.

De nombreux vestiges archéologiques ont été mis au jour (Figure 12) : plusieurs milliers de silex taillés (outils et déchets), des outils en matière dure animale (sagaies, aiguilles à chas, aiguilles rondes, poinçons, baguettes, lissoirs, ciseaux), des vestiges de mammifères (renne, cheval, antilope saïga, cerf), des vestiges de microfaune, d'avifaune (harfang, lagopède, outarde) et d'ichtyofaune, des restes humains (dents et fragments osseux), des éléments de parure (coquillages, dents et os d'animaux percés), des morceaux de pigments (manganèse et ocre) ainsi que de l'art mobilier, constitué notamment d'un nucléus au cortex gravé, de divers os animaux, de fragments de calcaire incisés et d'un bois de renne gravé (Delage 2011 ; Delage 2012).

Différentes structures d'habitat ont aussi été identifiées comme des foyers dont une petite fosse contenant des os de chevaux.

À l'issue des fouilles, le matériel fut en partie dispersé. Ce n'est qu'à partir des années 2006-2008 qu'il a été regroupé au sein d'un même lieu : le musée municipal de Montmorillon.

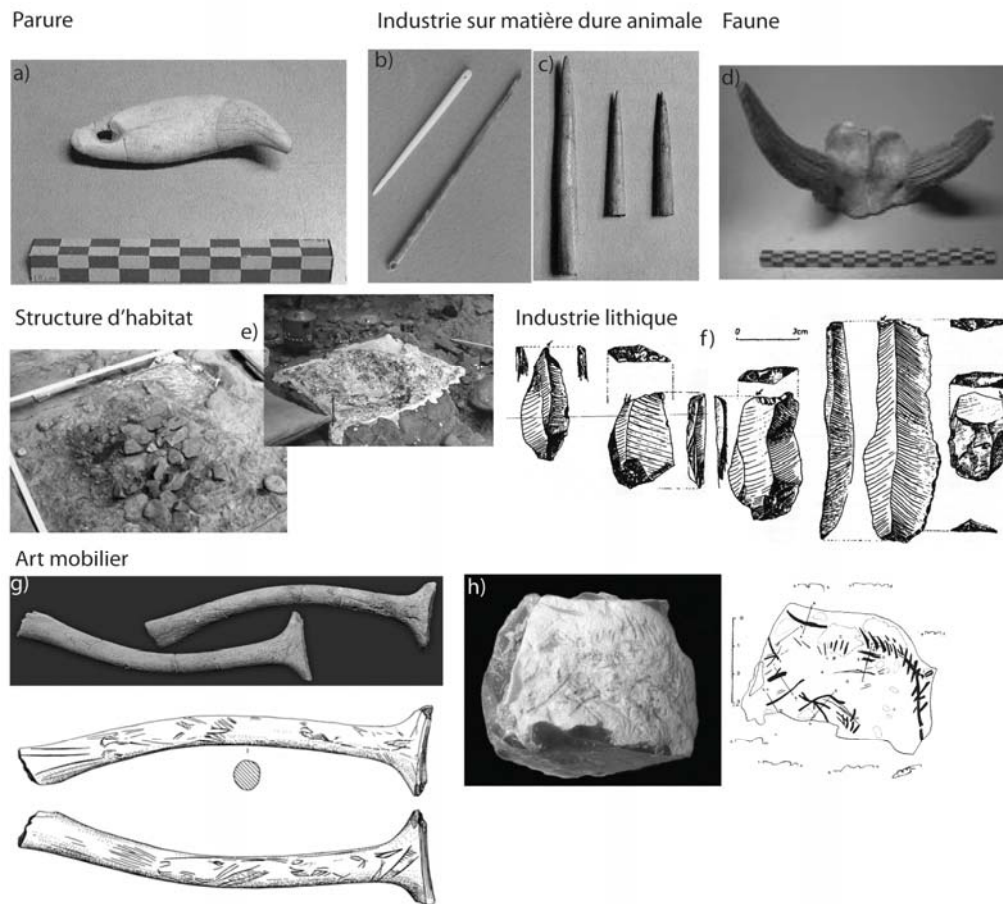


Figure 12 : Exemples de vestiges archéologiques découverts sur le site de La Piscine :

a) Dent perforée d'ours (© F. Bougnoteau, n° inv. 2011.0.1, Musée de Préhistoire de Lussac-les-Châteaux) ; b) Aiguilles à chas (© P. Marcel, Musée de Montmorillon) ; c) Fragments de pointes de sagaie (© C. Delage, n° inv. 2011.0.4, Musée de Montmorillon) ; d) Portion crânienne d'antilope saïga (© F. Bougnoteau, n° inv. 2011.0.2, Musée de Préhistoire de Lussac-les-Châteaux) ; e) Foyer E 15 en cours de moulage (Archives P. Marcel, Musée de Montmorillon) ; f) Planche d'industrie lithique (d'après Guillien 1968 : fig. 32) ; g) Bois de renne gravé (© CMPC, V. Lagardère, n° inv. 1967.1.1, Musée de Préhistoire de Lussac-les-Châteaux) et relevé par P. Laurent ; h) Nucléus au cortex gravé et relevé par P. Marcel (Marcel 1977).

1.3.3. Organisation spatiale

Selon les observations de Pierre Marcel (1968), le gisement de La Piscine pourrait comprendre trois ensembles (Figure 13) :

- une zone en « plein air » nommée « **Talus Ouest** ». Cette zone fut en grande partie détruite par les engins de terrassement en mai 1966 ;
- une **cavité** que Pierre Marcel appelait « grotte ». Il l'estimait à 5 m de profondeur et 8 m de large (Marcel 1975). Selon F. Alamichel, en se référant au calcaire encaissant, il s'agirait plus d'un porche que d'une grotte (Delage 2011) ;
- un **abri-sous-roche**. C'est dans cette zone que Pierre Marcel a préféré pratiquer une fouille par décapage horizontal.

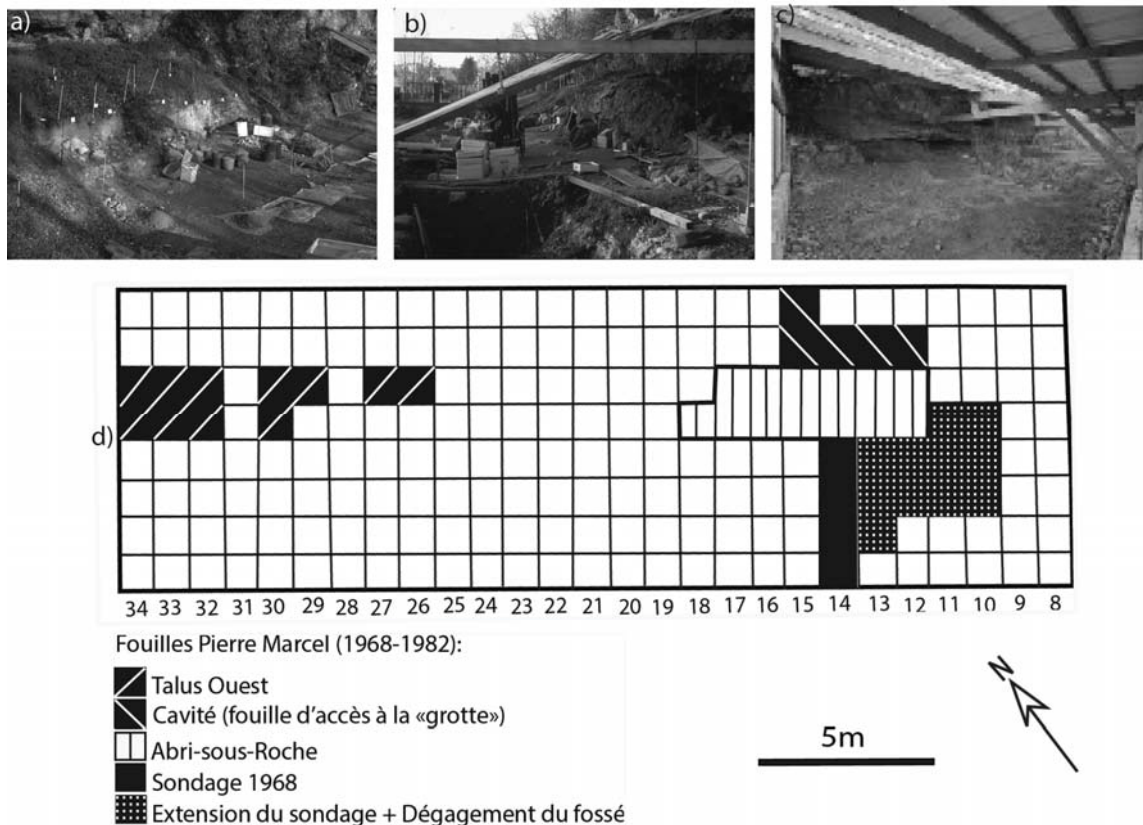


Figure 13 : Schéma de localisation des zones fouillées sur le site de La Piscine (modifié de Delage 2011) :

- a) Vue de la fouille du Talus Ouest (© P. Marcel)
- b) Vue de la fouille de l'Abri-sous-roche (© P. Marcel)
- c) Vue de l'intérieur du site en 2011 (© V. Lagardère)
- d) Schéma de localisation des zones fouillées (modifié de Delage 2011).

1.3.4. Stratigraphie et datation

Outre les collections archéologiques, le sédiment archéologique en place laisse entrevoir la possibilité de reprendre des fouilles. Un sondage, réalisé en 1968 par Pierre Marcel au pied de l'abri, a révélé une séquence stratigraphique de près de 4 m d'épaisseur. Plusieurs couches, avec des vestiges superposés, semblent indiquer des occupations saisonnières. La séquence reste toutefois mal connue (Figure 14) (Marcel 1967 ; Delage 2011).

La base du sondage (A) est composée d'une roche compacte mais il n'est pas indiqué s'il s'agit de la roche-mère ou bien d'un bloc effondré. Les niveaux B et C sont composés de sable limoneux provenant d'inondations fluviales. Deux niveaux archéologiques sont présents. Ils se distinguent par leur coloration cendreuse, noire et ocre-rouge et ils sont composés de nombreux vestiges ainsi que de possibles structures d'habitat. Les niveaux D et E sont sablonneux et présentent une couche archéologique renfermant les restes d'un foyer, des silex taillés ainsi que des ossements remaniés. La séquence supérieure est inutilisable car elle a été bouleversée par les engins de terrassement.

1-Le cadre historique

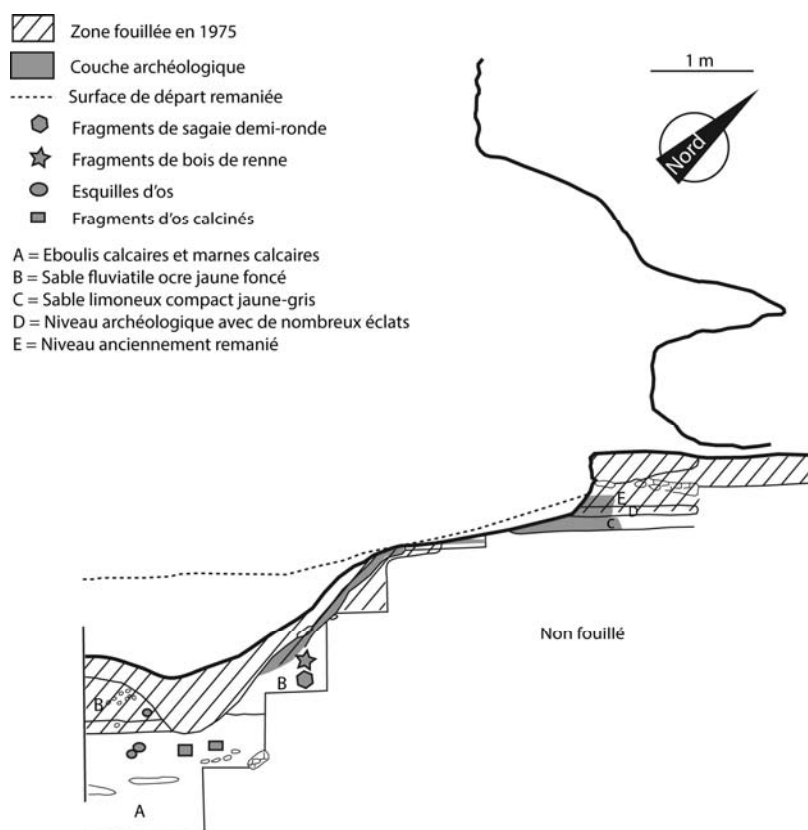


Figure 14 : Coupe stratigraphique du site de La Piscine datant de 1975 (modifié de Marcel 1975).

Aucune datation absolue n'a encore été effectuée à ce jour en vue d'une attribution chronologique des différents faciès archéologiques. Les datations actuelles reposent sur une chronologie relative basée sur l'étude de « fossiles directeurs » (Figure 15) (Marcel 1968 ; Marcel 1971 ; Delage 2011).

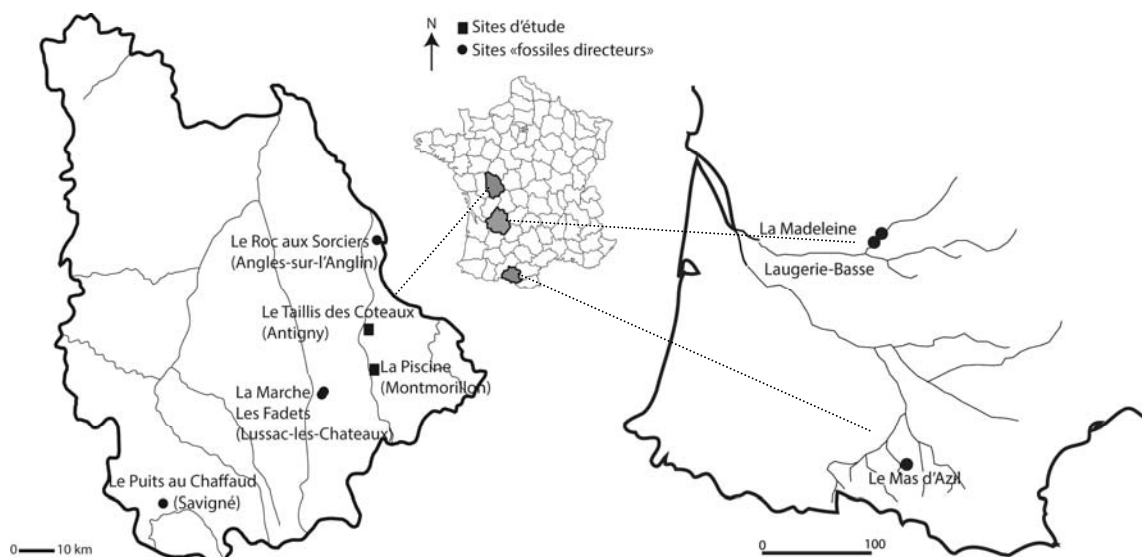


Figure 15 : Répartition des sites ayant fourni des fossiles directeurs (modifié de Cravinho 2009 ; Delage 2011) [carte modifiée de cmap.com].

1-Le cadre historique

La présence d'un fragment de porte-grattoir double en bois de renne permet d'obtenir une datation comprise entre -15 000 et -15 500 BP. Cette période correspond au Magdalénien moyen avec faciès à navettes. Dans la région, ce faciès est retrouvé au Puits au Chaffaud à Savigné. La présence de sagaies de type « Lussac-Angles » a été associée à la couche archéologique appartenant au niveau B/C. Ce faciès permet de faire le lien avec les sites du Roc-aux-Sorciers (Angle-sur-l'Anglin) et des grottes de la Marche et des Fadets (Lussac-les-Châteaux) du Magdalénien moyen, daté entre -14 700 et -14 000 BP. Concernant le bois de renne gravé associé aux niveaux D/E/H, Pierre Marcel a fait des comparaisons stylistiques avec les sites de La Madeleine et de Laugerie-Basse (Dordogne) ainsi qu'avec le Mas d'Azil (Ariège). Cela correspondrait au Magdalénien supérieur daté d'environ -13 500 à -12 500 BP.

2. LES MILIEUX AQUATIQUES

2.1. ÉCOLOGIE DES POISSONS D'EAU DOUCE

Un peuplement n'est pas une entité figée, il s'agit plutôt d'une dynamique évolutive (Keith 1998). L'étude des facteurs environnementaux permet de comprendre la répartition des individus d'une espèce au sein d'un cours d'eau. Les poissons subissent l'influence de l'hydromorphologie du cours d'eau (pente, vitesse du courant), du climat (température de l'eau, régime hydrologique) ou encore de la composition chimique de l'eau. Leur répartition est également dépendante de la composition de la biocénose (Keith *et al.* 2011).

2.1.1. Répartition des espèces le long du réseau hydrographique

Le peuplement des cours d'eau par les poissons est soumis à trois critères majeurs (Changeux 1995) :

- le gradient amont-aval ;
- la variation de pente ;
- les conditions écologiques du bassin versant.

Les eaux courantes avec un fort gradient de pente amènent les poissons à lutter en permanence contre le courant. Les paramètres physiques et chimiques varient selon la proximité des berges et ont ainsi une influence sur la répartition des espèces. Les poissons effectuent de nombreux déplacements entre les zones calmes, les zones à courants rapides, les abris ou encore les berges. Des micro-habitats structurent le milieu, offrant ainsi une diversité des conditions de vie (Keith *et al.* 2011).

La répartition des peuplements de poissons s'organise selon trois gradients : longitudinal, latéral et vertical. Elle s'effectue de l'amont vers l'aval selon les paramètres de pente, d'oxygène dissous, de température, de vitesse de courant ou encore de profondeur.

Huet (1949) est le premier à travailler sur l'organisation longitudinale en prenant exemple sur les assemblages ichthyofauniques de Belgique. Il distinguera quatre zones piscicoles qui se succèdent de l'amont vers l'aval (Secondat 1952 ; Huet 1954 ; Angelier 2001) (Figure 16) :

- La zone à truite est presque exclusivement habitée par des salmonidés. Le cours d'eau se définit par une pente supérieure à 4,5 ‰ et une largeur de lit pouvant aller jusqu'à 100 m. Elle est caractérisée par des eaux vives et froides à haute teneur en oxygène dissous. La truite est l'espèce caractéristique de cette zone. Elle est accompagnée du chabot, du vairon et de la loche franche.
- La zone à ombre est dominée par les salmonidés. Son ichthyofaune étant mixte, des cyprinidés rhéophiles sont aussi présents. Le cours d'eau se définit par une pente comprise entre 1 et 4,5 ‰. Le courant est moins fort que pour la zone à truite. Dans cette zone, l'ombre commun est accompagné par le chevaine.

Ces deux zones sont considérées comme ayant des eaux fraîches dont les températures estivales ne dépassent pas les 22 °C.

- La zone à barbeau est caractérisée par une faune mixte à cyprinidés rhéophiles dominants. La pente du cours d'eau est comprise entre 0,2 et 3,5 ‰ en fonction de la largeur du lit. Sa concentration en oxygène dissous reste élevée bien que caractérisée par des variations thermiques annuelles. Le barbeau est accompagné par le chevaine, le brochet, le goujon, la perche et la vandoise.

- La zone à brème est dominée par des cyprinidés limnophiles et par des carnassiers. Les salmonidés ont disparu. Les eaux y sont lentes et la température élevée mène à la diminution du taux d'oxygène dissous. Dans cette zone, la brème est accompagnée par la carpe, la tanche, le gardon, le rotengle et l'ablette.

Les températures estivales de ces deux zones sont supérieures à 22 °C.

Une cinquième zone peut être identifiée comme la « zone à flet », caractéristique des eaux saumâtres estuariennes.

Chacune de ces zones est ainsi caractérisée par une espèce pionnière qui lui donnera son nom, bien que les espèces ne se cantonnent pas forcément à leur zone piscicole et puissent se retrouver dans des milieux différents en fonction de leur phase de vie.

En 1963, Illies et Botosaneanu complèteront cette zonation. Pour cela, ils se basent sur une analyse détaillée des peuplements invertébrés benthiques et des poissons provenant des cours d'eau allemands. Ils s'appuient sur les caractéristiques du milieu comme la température, la vitesse du courant, le débit et la qualité du substrat. Ils y distinguent une zone « source » appelée le crénon, à laquelle succède le rithron qui se définit comme une zone où la température moyenne mensuelle estivale est relativement fraîche. En aval, le potamon est caractérisé par une température moyenne mensuelle estivale dépassant les 20 °C. Ces températures sont fonction de l'altitude et divisent donc les espèces entre celles qui supportent les eaux froides et celles qui ne peuvent y vivre (Oberdorff 1994). Plus récemment, Vernaux (1973) proposera une structuration biologique d'un cours d'eau théorique. Il s'appuie pour cela sur l'analyse des faunes piscicoles et d'invertébrés benthiques du bassin du Doubs. Il complètera ensuite sa typologie en y incluant des facteurs écologiques comme la température maximale du mois le plus chaud, la dureté de l'eau, la pente ou encore la largeur du cours d'eau (Keith & Allardi 2001).

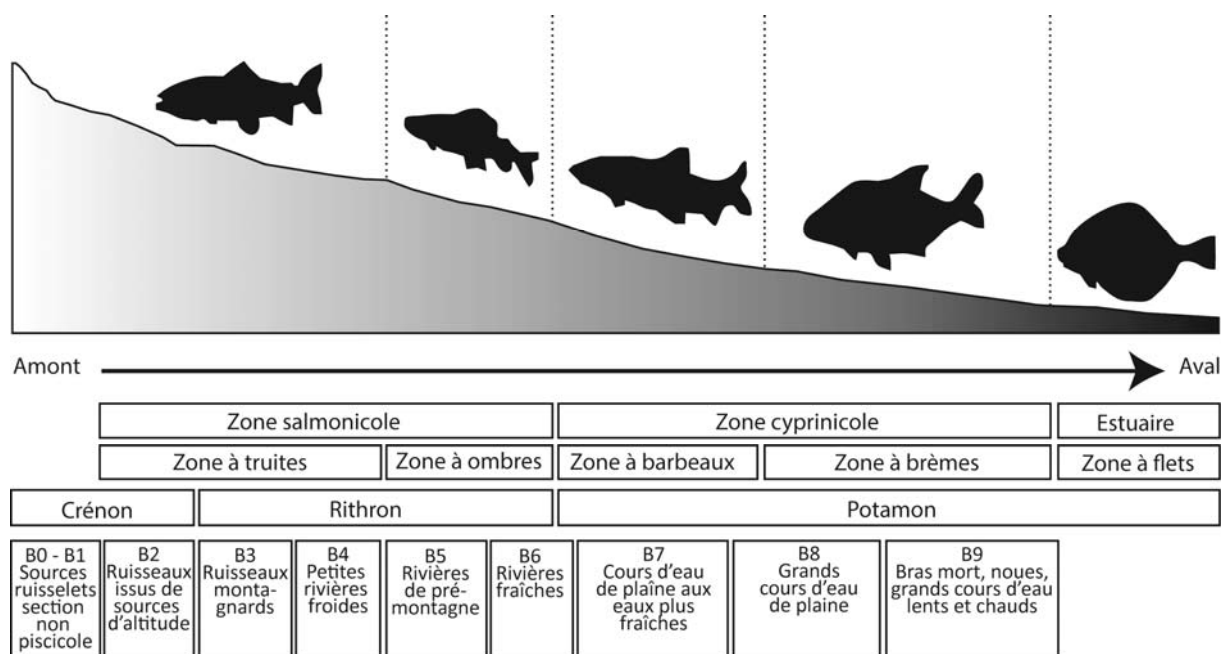


Figure 16 : Zonations écologiques des poissons d'eau douce (modifié de Onema 2010).

L'organisation latérale s'effectue selon les exigences des différentes espèces, notamment en fonction du facteur « vitesse du courant-température ». Les habitats ont des fonctions complémentaires : zones de ponte, de croissance ou encore de refuge (Keith & Allardi 2001).

Actuellement, Oberdorff (1994) reprend l'ensemble de ces études afin de mettre en évidence des facteurs environnementaux permettant d'informer sur la structuration des communautés aquatiques continentales. Il se base sur le peuplement piscicole et prend en considération l'état sanitaire des

individus, la structure démographique de ces espèces ainsi que la richesse en espèces dans un milieu donné.

L'organisation verticale se fera en fonction de la profondeur du milieu de vie des espèces, elle-même dépendante de la température, de l'oxygène dissous, de la lumière et du substrat.

2.1.2. Le milieu de vie

Gaudin (2001) définit l'habitat comme « *l'ensemble des éléments inertes et vivants d'un paysage dont les caractéristiques et les variations permettent à un organisme de s'installer, d'assurer sa survie et d'optimiser son succès reproducteur* ». Il souligne le caractère variable de l'habitat ainsi que son évolution dans le temps et dans l'espace. Cela est principalement dû aux modifications des besoins des espèces au cours du temps.

Philippart (1989) a montré que la distribution des poissons est largement influencée par la qualité physique et chimique de l'eau (oxygène dissous, température, pH, matières en suspension, dureté, ammoniacale, etc.). La répartition des espèces se fait en fonction de l'importance du cours d'eau (largeur, débit, profondeur moyenne), de la pente, de la vitesse du courant, de la granulométrie des fonds et de la présence de végétation aquatique.

Les données physico-chimiques apportent des informations sur la qualité de l'eau et son évolution ; cela va aussi avoir une influence sur la répartition des espèces. Les principales caractéristiques physico-chimiques des eaux continentales sont (Nisbet & Verneaux 1970 ; Philippart 1989) :

- La température

La température de l'eau affecte sa densité et sa viscosité, la solubilité de l'oxygène, la vitesse des réactions chimiques et biochimiques et les rythmes d'activité des organismes.

Au cours du Pléistocène, les températures variaient en fonction des saisons mais aussi des oscillations climatiques.

- Le pH

Le pH des eaux naturelles est généralement compris entre 6,6 et 7,8. Pour les régions à substrat acide ou de tourbière, il est inférieur à 5. Un tel pH est peu favorable à la vie piscicole. Dans les rivières lentes, il peut atteindre 9 ou 10.

Le pH de la Gartempe oscille aux environs de 6 (B.D.L.I.S.A 2013).

- L'oxygène dissous

L'oxygénation de l'eau est dépendante de sa température. La solubilité de l'oxygène dans l'eau diminue lorsque la température augmente. La dissolution de l'oxygène est aussi facilitée par le courant de l'eau. Généralement, les valeurs observées dans les eaux courantes sont supérieures à 70 % de saturation.

- Les matières en suspension

Ce facteur peut être considéré comme limitant, à la fois dans l'installation et le développement de la faune benthique et du peuplement piscicole. Généralement, la teneur en matières en suspension est inférieure à 25 mg/l.

D'autres facteurs peuvent avoir une influence sur la répartition des espèces, notamment la conductivité électrique de l'eau. Cette dernière informe sur son degré de minéralisation.

Les teneurs en calcium, magnésium, en chlorure et en sulfate permettent actuellement d'obtenir des indications concernant le degré d'eutrophisation du cours d'eau et de caractériser sa nature géologique.

Pour la Gartempe, on retrouve actuellement des teneurs en nitrates dépendant de l'occupation des sols mais aussi des traces, notamment, de radon (B.D.L.I.S.A 2013).

2.1.3. Caractéristiques écologiques des espèces piscicoles

Chaque espèce présente des caractéristiques qui lui sont propres. On rencontre deux grandes catégories (Spillmann 1961 ; Keith & Allardi 2001).

La première catégorie est constituée :

- des espèces dites primaires (ou sténohalines) qui sont inféodées à l'eau douce et ne supportent pas les variations de salinité ;
- des espèces dites secondaires (ou euryhalines) qui peuvent supporter d'importants changements de salinité, ce qui permet des séjours temporaires dans des eaux saumâtres.

On retrouve aussi le terme *amphihalin* pour qualifier les organismes capables de vivre dans des milieux de salinités différentes et de passer de l'eau douce à l'eau de mer.

La seconde catégorie regroupe les migrateurs et se divise en :

- migrateurs holobiotiques (qui demeurent dans un même milieu). On y trouve les migrateurs thalassobies (qui évoluent au sein du milieu marin) et les migrateurs potamobies (inféodés à un milieu dulçaquicole). Ces derniers migrent vers l'amont des cours d'eau pour s'y reproduire, comme par exemple la truite commune ;
- migrateurs amphibiotiques, parmi lesquels on distingue les gamodromes, dont les déplacements sont motivés par des besoins reproducteurs (à l'inverse des agamodromes). Parmi les gamodromes, on trouve les thalassotoques et les potamotoques. Les thalassotoques pondent en mer mais se développent en eau douce comme l'anguille : c'est la migration catadrome. Les espèces potamotoques, quant à elles, vont pondre en eau douce après un développement en mer comme le saumon atlantique ou la truite de mer : c'est la migration anadrome.

L'anadromie est considérée comme un mouvement migratoire de remontée d'un réseau hydrographique en direction de l'amont tandis que la catadromie désigne un mouvement migratoire de descente d'un réseau hydrographique vers l'aval.

On retrouve aussi le terme d'*avalaison* (ou de *dévalaison*) pour caractériser un mouvement migratoire vers l'aval.

2.2. LA GARTEMPE

Le bassin de la Gartempe est inclus dans le bassin versant de la Loire (Figure 17 & Figure 18). Ce dernier représente plus de 117 000 km² et comprend neuf régions administratives – dont Poitou-Charentes –, trente départements et 5 600 communes. Au sein de cette région, le département de la Vienne est divisé en plusieurs sous-bassins comprenant celui du Clain, de la Dive du Nord, de la Vienne aval, de la Creuse, de la Vienne et de la Gartempe mais aussi une partie du bassin Charente amont (Buisson 2010).

Le sous-bassin versant de la Gartempe à proprement parler s'étend sur trois régions administratives (Limousin, Poitou-Charentes, Centre) et couvre environ 3 923 km² (Ardillier-Carras 1997). La Gartempe est un affluent de la Creuse. Elle prend sa source dans le département de la Creuse à environ 600 m d'altitude. Elle traverse ensuite la Haute-Vienne, la Vienne, l'Indre et l'Indre-

et-Loire avant de se jeter dans un affluent de la Loire : la Vienne (M.A.E.T. 2012). Les principaux affluents de la Gartempe sont l'Anglin, la Brame, la Semme et le Vincou. Sa pente moyenne est de 1,2 ‰ (Onema 2010). Le bassin recouvre plusieurs zones géologiques dont les plateaux du Massif central dans sa partie limousine et les formations sédimentaires du seuil du Poitou dans sa partie aval (David 2003). Il est constitué de terrains de socle cristallophyllien à l'amont, puis essentiellement des plateaux calcaires karstiques datant du Jurassique inférieur (Lias) et moyen (Dogger), et à l'extrémité aval par du Jurassique supérieur et du Crétacé (Buisson 2010).

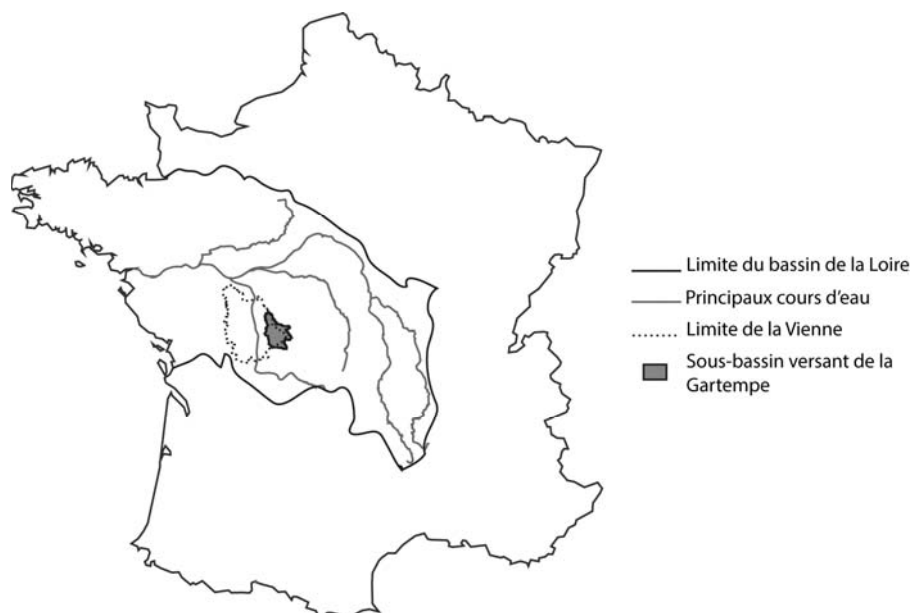


Figure 17 : Localisation du sous-bassin de la Gartempe au sein du bassin versant de la Loire (modifié de Buisson 2010).

Son peuplement piscicole, auparavant essentiellement salmonicole, a évolué au cours du temps car les nombreuses transformations opérées au niveau du cours d'eau ont modifié la qualité de l'eau et donc son peuplement. En 1920, le barrage de Maisons Rouges a été construit sur la Vienne, empêchant les poissons migrateurs de remonter jusqu'à la Gartempe. Sa destruction en 1998 a favorisé le retour de ces poissons. Suite à cela, par arrêtés préfectoraux (article L432-6 du Code de l'Environnement), la Gartempe a été classée comme site de protection des poissons migrateurs comme le saumon atlantique, la lamproie marine, l'aloise et l'anguille (Logrami 2009).

Actuellement, la population piscicole, constituée d'un grand nombre de cyprinidés lenticques³, indique que la qualité de la rivière est dégradée. Parmi les causes de dégradation de l'eau, on trouve les rejets domestiques et industriels, le développement des cultures céréalières ou encore des aménagements hydrauliques comme des barrages qui, même équipés de passes à poissons, ralentissent le courant et favorisent l'intrusion d'espèces lenticques au détriment des espèces rhéophiles⁴.

Les espèces actuellement identifiées dans la Gartempe sont les suivantes (Beguin & Joussemet 2003) : ablette (*Alburnus alburnus*), anguille (*Anguilla anguilla*), barbeau fluviatile (*Barbus barbus*), brème bordelière (*Blicca bjoerkna*), brème commune (*Abramis brama*), brochet (*Esox lucius*), carpe commune (*Cyprinus carpio*), chabot (*Cottus gobio*), chevaine (*Squalius cephalus*), gardon (*Rutilus rutilus*), goujon (*Gobio gobio*), grémille (*Gymnocephalus cernua*), hotu (*Chondrostoma nasus*), loche franche (*Barbatula barbatula*), lamproie marine (*Petromyzon marinus*), lamproie de planer (*Lampetra*

³ Un milieu lenticque qualifie l'ensemble des eaux douces à circulations lentes ou nulles.

⁴ Une espèce rhéophile est une espèce qui évolue dans les zones de courant.

planeri), perche (*Perca fluviatilis*), sandre (*Sander lucioperca*), saumon atlantique (*Salmo salar*), silure glane (*Silurus glanis*), spirilin (*Alburnoides bipunctatus*), truite fario (*Salmo trutta*), vairon (*Phoxinus phoxinus*), vandoise (*Leuciscus leuciscus*). Elles ont été déterminées essentiellement lors de pêches électriques. La présence du saumon parmi les espèces actuelles s'explique par des plans de réintroduction depuis les années 1980 ; ceci étant, sa présence reste exceptionnelle.

Notons que parmi cette liste d'espèces, un certain nombre ne sont pas indigènes du bassin de la Loire et résultent d'introductions récentes. Par exemple, la carpe commune a été introduite dans les cours d'eau français au XII^e siècle. Le sandre est signalé pour la première fois dans le Rhin en 1888 et le silure glane aurait été introduit en 1857 dans le Doubs. Il sera présent dans la Loire à partir des années 1968. Enfin, la carpe miroir, dont l'introduction a eu lieu dès 1957, était destinée à réguler le développement de la végétation aquatique en étang (Keith *et al.* 2011).



Figure 18 : La Gartempe à proximité du site archéologique du Taillis des Coteaux (Antigny) (© E. Guillaud).

2.3. BIOLOGIE DES ESPÈCES

Les oscillations climatiques propres au Pléistocène ont eu une incidence sur la distribution des espèces ichtyologiques. L'apparition de l'inlandsis scandinave a conduit à une réorganisation de la répartition des poissons dans les cours d'eau avec un repli vers des milieux plus favorables (zones refuges) (Le Gall 2010). Les espèces pouvant supporter ces conditions climatiques – salmonidés et cyprinidés rhéophiles – ont une dispersion plus vaste (Persat 1997) et se retrouvent tout au long du Pléistocène (Le Gall 2008). Au début du Würm final, l'ombre commun est localisé sur le haut Danube et le Rhin. L'anguille est présente dans les bassins de l'Adour et de la Garonne (Le Gall 1999a). Des populations de gardons et d'anguilles sont visibles dans le Bassin méditerranéen. La France se trouve scindée en deux avec, au nord, des espèces acclimatées aux conditions glaciaires et, au sud, des populations recherchant des conditions plus favorables. Durant le maximum glaciaire, l'anguille disparaît des bassins de l'Adour et de la Garonne. Les restes osseux découverts sur les sites méditerranéens indiquent en revanche qu'une population d'anguilles persiste dans cette zone. Il en est de même pour le gardon. Concernant le chevaine et la vandoise, les analyses génétiques permettent de mettre en avant différentes populations témoignant d'isolements géographiques entre chaque souche durant le Würm ancien (Keith & Allardi 1997). Au Würm final, caractérisé par un réchauffement

progressif du climat, la recolonisation du milieu permet à certaines espèces de retourner sur leur territoire originel (Liarso 2013). Parmi les salmonidés, l'ombre profite de cette reconquête pour agrandir son territoire. D'abord présent dans le haut Danube, il colonise aussi le bassin Loire-Allier, celui du Rhône ainsi que certains cours d'eau des Pyrénées orientales et de la Montagne Noire.

La truite et le saumon sont omniprésents tout au long du Würm ; leur possibilité de migration leur permet de passer d'un milieu à l'autre de manière à assurer leur survie.

L'ensemble de ces reconquêtes a été possible grâce à la mise en relation des cours d'eau lors du retrait du glacier (Le Gall 2010). Certains salmonidés euryhalins ont aussi pu se déplacer le long du littoral.

Les espèces retrouvées sur nos sites d'études sont donc dépendantes des conditions climatiques de l'époque. Celles concernées par notre étude se regroupent en quatre familles : Salmonidae, Cyprinidae, Anguillidae et Pleuronectidae.

2.3.1. Les Salmonidae

2.3.1.1. L'ombre commun (*Thymallus thymallus* Linnaeus, 1758)

L'ombre commun est actuellement une espèce menacée en Europe (Persat 1996 ; Paquet 2002). Depuis la fin des années 1970, son aire de répartition a fortement régressé. Les raisons de son déclin sont principalement liées à la dégradation de son habitat, à la prédation d'espèces piscivores, à une pression importante de la pêche de loisir, mais aussi aux repeuplements d'espèces allochtones (Bruslé & Quignard 2001 ; Ovidio *et al.* 2004 ; Freyhof 2011).

L'ombre commun appartient à la sous-famille des Thymallinae.

Selon les sources, jusqu'à une quinzaine d'espèces d'ombres sont présentes en Europe, Asie et Amérique du Nord (Eschmeyer 2014). En Europe, on trouve l'ombre commun de la France jusqu'à l'Oural. Il est présent aussi en Grande-Bretagne et dans la plupart des pays scandinaves (Weiss *et al.* 2002). La répartition originelle de l'ombre commun s'étend du bassin de la Loire à l'Oural, de la Laponie au Kosovo. L'ombre commun a fait l'objet de nombreuses introductions qui ont permis d'agrandir son aire de distribution en Europe. En France, l'espèce est autochtone mais était à l'origine absente des bassins de la Garonne et de la Seine (Northcote 1995 ; Persat 2011).

L'ombre a besoin d'une eau de très bonne qualité, riche en oxygène et dont la température ne dépasse pas 23 °C (Persat 1988). Des tests en laboratoire indiquent qu'une température de 26,2 °C pendant 24 h lui est létale. Le même résultat est obtenu si la teneur en oxygène est inférieure à 3,6 mg/l d'eau pour une température de 20 °C (Kraiem & Pattee 1980).

Son habitat se caractérise principalement par des rivières avec un courant rapide et une pente comprise entre 0,2 et 0,7 ‰ et un débit supérieur à 1 m³/s (Huet 1949 ; Persat 1988 ; 1996). Cet habitat correspond à la zone à ombre décrite par Huet (1949) ou l'hyporhithron identifié par Illies et Botosaneanu (1963).

Le frai de l'ombre se déroule au printemps, contrairement à la plupart des salmonidés pour lesquels la période de reproduction est hivernale. Il débute lorsque l'eau atteint 9 °C. Les frayères se situent le plus souvent dans des petits affluents, souvent en tête de radier, là où le courant s'accélère (40-60 cm/s) (Keith 1998).

Après une période de vie sous les graviers, les alevins d'ombre émergent de leur habitat et vont rejoindre la pleine eau pour y gagner les zones de berges en marge du courant. Après quelques semaines dans ces zones dites mortes, car les courants sont très faibles voire inexistants, les juvéniles (longueur totale proche de 30 mm) migrent vers le chenal où le courant est plus important. Ils y passeront toute leur phase adulte (Sempeski 1994).

Adulte, l'ombre aura une préférence pour les cours d'eau à 12-16 °C (Tissot & Souchon 2010).

Au cours de son développement, l'ombre investit différents habitats en fonction de ses capacités de nage ; il tend d'une part à se rapprocher du fond, et d'autre part à quitter les berges pour le chenal du cours d'eau (Sempeski 1994).

- stade embryonnaire : lors du frai, les géniteurs sélectionnent un lieu de ponte de type radier avec un courant d'environ 40-70 cm/s, une faible profondeur et une granulométrie moyenne ;
- stade alevin « post-émargent » (15-20 mm) : vulnérable par ses faibles capacités locomotrices, l'alevin reste près des berges. A cet endroit, la vitesse du courant n'excède pas 20 cm/s ;
- stade jeune parr (20-40 mm) : il exploite des zones de plus en plus proches du chenal et se rapproche du fond ;
- stade parr (> 40 mm) : il occupe le chenal, là où le courant est modéré (20-40 cm/s), avec une profondeur moyenne de 40-60 cm, et au-dessus d'un substrat protégé du courant par les irrégularités du fond ;
- stade adulte : il se trouve sur les radiers (pour les grandes rivières).

L'ombre a une croissance rapide dans ses premières années de vie. Après la maturité sexuelle, elle a tendance à se ralentir. D'une manière générale en climat tempéré, à 1 an, l'ombre mesure une dizaine de centimètres ; à 2 ans, il mesure entre 20 et 30 cm et à 3 ans, plus de 30 cm. La croissance des ombres varie en fonction des sites d'étude mais aussi de la température de l'eau, de la disponibilité en nourriture et de la taille des alevins lors de l'émargence (Persat & Pattee 1981 ; Mallet *et al.* 1999). Il peut atteindre un âge maximum de 27 ans dans les pays scandinaves (Haugen 2000).

2.3.1.2. La truite (*Salmo trutta* Linnaeus 1758)

La truite appartient à la sous-famille des Salmoninae.

Elle se présente sous trois formes – de rivière, de mer et de lac – qui peuvent cohabiter au sein d'un même réseau hydrographique (Baglinière & Maisse 2002). Ce polymorphisme lui permet de s'adapter au changement de milieu à la condition que ses exigences écologiques soient satisfaites.

La répartition de la truite correspond aux continents eurasiatique et africain jusqu'au Moyen-Atlas. En France, la truite de mer se retrouve principalement sur la façade atlantique et la Manche. La truite de lac est visible dans les lacs de montagne. Les formes truites de rivière et de mer sont les plus répandues (Ombredane *et al.* 2011).

Selon Tchernavin (1939), le comportement anadrome des salmonidés serait apparu au moment des glaciations afin de pallier les conditions climatiques. Cela a permis à *Salmo trutta* de pouvoir élargir son extension géographique. Cette théorie est reprise par Baglinière (1991) pour qui les formes non-migratrices seraient des formes plus archaïques que celles anadromes et la différenciation serait apparue durant la période glaciaire. À l'inverse, Thorpe (1990) considère qu'originellement, il s'agit d'espèces d'origine marine dont certains individus auraient perdu leur comportement anadrome.

Les caractéristiques permettant la colonisation d'un milieu par la truite sont (Baglinière 1999) :

- une faible amplitude thermique (T° inférieure à 20 °C en été) ;
- une vitesse de courant moyenne à forte ;
- une bonne qualité de l'eau avec un pH le plus neutre possible ;
- un accès facile aux zones de reproduction au sol composé de graviers ou galets.

La truite est donc généralement considérée comme un poisson d'eau fraîche, c'est-à-dire comprise entre 0 et 20 °C. L'habitat sera investi différemment en fonction de son développement. Les

truitelles vivent principalement dans des milieux peu profonds (jusqu'à 40 cm) dont le courant est modéré (0,2-0,5 cm/s). Au cours de leur croissance, elles se détachent du fond (Gaudin *et al.* 1995).

➤ La truite de rivière

Vibert (1960 in Maisse & Baglinière 1991) distingue deux types de cycle biologique : l'un sédentaire, c'est-à-dire que le même habitat est utilisé pour la croissance et la reproduction, et l'autre semi-migratoire, c'est-à-dire que la croissance et la reproduction se déroulent dans deux habitats différents. Dans les cours d'eau, la truite a un comportement territorial. Il semble se développer juste après la phase d'émergence des alevins (Hynes 1970).

La période de frai a lieu de novembre à janvier (Euzenat & Fournel 1976). Bien que cette activité ne semble pas dépendre de conditions thermiques particulières, il est préférable que la température des cours d'eau soit comprise entre 2 et 10,5 °C (Baglinière *et al.* 1979). Les frayères se situent dans les zones de radiers où le courant s'accélère (10-20 cm/s). Le substrat doit être constitué de graviers assez fins afin de pouvoir être remué et permettre l'oxygénation des œufs. Adulte, la truite préfère les milieux où se trouvent des abris et dont le substrat est plus grossier (pierres, blocs). La truite est généralement localisée près du fond, là où les courants sont plus lents (Haury *et al.* 1991).

Sa croissance va être dépendante de la région et du bassin de vie. Les études faites sur le Scorff (Morbihan, Bretagne) indiquent une longévité relativement faible, ne dépassant que rarement 6 ans (Baglinière *et al.* 1987 ; Baglinière & Maisse 2002).

➤ La truite de mer

La truite de mer est la forme anadrome de la truite de rivière. Son cycle de vie migratoire se divise en plusieurs phases (Euzenat *et al.* 1991) :

- Le smolt : vers l'âge de 1 ou 2 ans, les juvéniles débutent leur dévalaison. C'est à ce moment qu'intervient le phénomène de smoltification. Le juvénile subit plusieurs modifications morphologiques, comportementales et physiologiques afin de se préparer à la vie marine (Hoar 1988). Cette dévalaison se déroule au printemps, entre fin février et mi-mai. Les smolts mesurent entre 11 et 33 cm (en moyenne 20 cm) pour 90 g.
- Les adultes reviennent dans le cours d'eau où ils sont nés (*homing*) et vont avoir une taille comprise entre 25 et 90 cm pour un poids pouvant aller jusqu'à 9 kg. Parmi ces adultes, il faut distinguer les finnock, qui sont les individus passant le moins de temps en mer (quelques mois) avant de se reproduire et dont la smoltification ne s'est faite généralement qu'à partir de la deuxième année, et les bécards qui, eux, vont retourner en mer après le frai.

La bonne survie post-frai (jusqu'à 50 %) permet aux truites de pouvoir frayer plusieurs fois. Selon la taille des géniteurs, le substrat pour les frayères peut aller du gravier aux petits galets. Les juvéniles fréquentent les mêmes zones que la truite sédentaire et ne sont pas différenciables jusqu'à la smoltification (Figure 19).

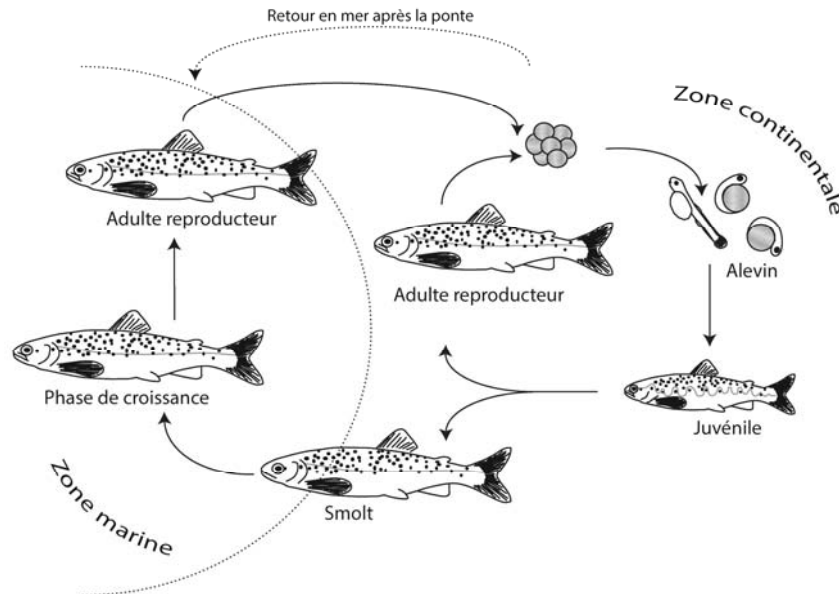


Figure 19 : Cycle biologique de la truite de rivière et de la truite de mer (modifié de Baglinière & Maisse 1991).

2.3.1.3. Le saumon (*Salmo salar* Linnaeus 1758)

Le saumon appartient à la sous-famille des Salmoninae.

Il colonise le nord de l'océan Atlantique, en Europe, la mer Blanche (nord-ouest de la Russie), le sud-ouest de l'Islande, le Groenland et la côte orientale de l'Amérique du Nord (Ojaveer *et al.* 2003). La principale cause de sa disparition sur certains cours d'eau et de sa raréfaction sur d'autres est la construction de barrages. Ces derniers condamnent l'accès aux zones de frayères. Aujourd'hui, des programmes de restauration sont en cours et ont permis la réintroduction du saumon dans les bassins de la Garonne et surtout de la Dordogne et du Rhin, ainsi que son maintien dans le bassin de la Loire (Muus & Dahlstrom 2003 ; Keith *et al.* 2011). Les études faites sur les stocks provenant du bassin Loire-Allier indiquent que les saumons ont des caractéristiques biologiques et génétiques propres à cet environnement (Prévost 1987 ; Perrier 2010). Malgré tout, les effectifs restent faibles.

Le cycle biologique du saumon peut donc se diviser en deux phases : une phase de vie en eau douce et une autre en mer (Figure 20).

Dans sa phase en eau douce, l'habitat du jeune saumon dépend des facteurs abiotiques (température, photopériode, qualité de l'eau) et biotiques (présence de congénères ou d'autres espèces) dont il a besoin. Les tacons occupent généralement les zones de courant rapide (50-70 cm/s), près de substrats de granulométrie grossière. Cela correspond aux zones de radiers ou de rapides (Gueguen & Prouzet 1994). En mer, les saumons évoluent généralement dans les eaux superficielles.

La phase en eau douce dure entre 1 et 2 ans sous nos latitudes mais peut atteindre 7 ans selon les latitudes et les températures (Vibert 1994 ; Keith & Allardi 2001). Il s'agit de la phase juvénile qui se compose de plusieurs stades :

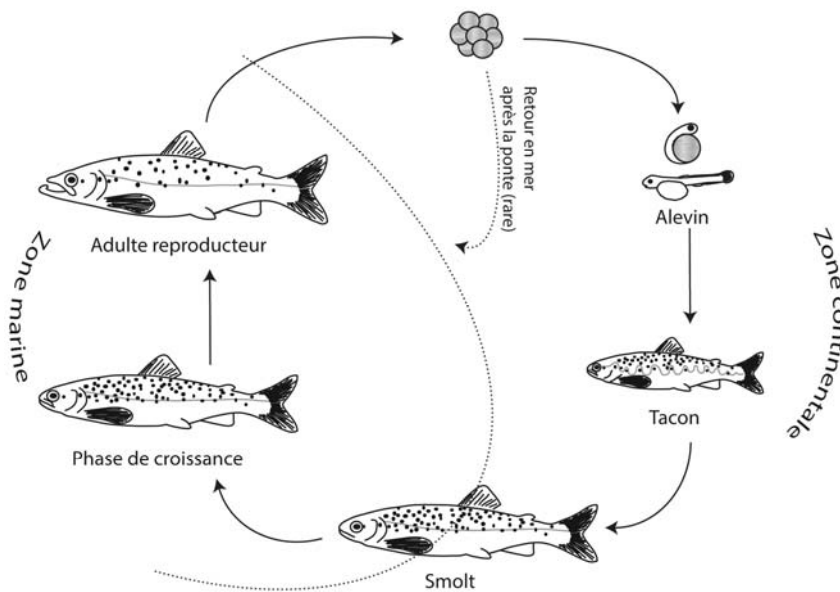


Figure 20 : Cycle biologique du saumon (modifié de <http://www.saumon-sauvage.org>).

- stade tacon : juvéniles avant la smoltification. Les tacons se positionnent dans les zones de courant rapide et près du fond ;
- stade smolt : ce stade dure jusqu'au départ en mer. Il s'agit du même phénomène que pour la truite. Le saumon subit les mêmes modifications morphologiques, comportementales et physiologiques et prend une coloration argentée. Son comportement devient plus grégaire (Vibert 1994). La smoltification aura lieu pendant la dévalaison (Klemetsen *et al.* 2003).

Après la smoltification, le saumon migre vers la mer où il rejoint les zones de grossissement. Actuellement, pour les stocks français, ces zones correspondent à l'ouest du Groenland et les îles Féroé (<http://www.asf.ca/>). Lorsque le saumon quitte sa zone d'engraissement pour revenir en rivière se reproduire, son activité diminue. Arrivé près des côtes, le poisson séjourne en estuaire le temps de se réadapter à l'eau douce. L'entrée en rivière semble être conditionnée par les variations du débit du courant et par les crues. Elle se fait principalement au printemps pour les poissons les plus âgés (saumons de printemps), qui ont passé au moins deux hivers en mer, puis en été et en automne pour les individus les plus jeunes (castillons) ayant passé 1,5 an en mer.

Plusieurs catégories de saumons effectuent cette migration de retour :

- le castillon ou le grisle : saumon qui a passé entre 12 et 18 mois à croître en mer. Il mesure environ 65 cm pour 2,4 kg ;
- le petit saumon de printemps : il passe deux hivers en mer (entre 20 et 26 mois). En moyenne, il mesure 77,5 cm pour 4,3 kg ;
- le petit saumon d'été : la croissance marine dure entre 24 et 30 mois pour une taille d'environ 81,4 cm et 5,2 kg ;
- le grand saumon de printemps : il passe trois hivers en mer, soit entre 32 et 38 mois de croissance en zone d'engraissement. Il mesure environ 93,7 cm pour 7,6 kg ;
- le très grand saumon de printemps : il passe quatre hivers en mer soit environ 44 à 48 mois.

Plus rarement en France, il est possible de trouver des saumons ayant fait plusieurs remontées et frayé au moins deux fois. Après le frai, le taux de survie des saumons est très faible (Baglinière 1991).

Le saumon remonte sa rivière natale (phénomène de *homing*), et se sédentarise alors, retrouvant un comportement territorial. Il peut passer plusieurs mois dans cette zone avant de monter

dans les zones de frayères. Cette migration de reproduction est conditionnée par les crues (Baglinière 1991).

2.3.1.4. Le corégone (*Coregonus* sp.)

Le genre *Coregonus* est un coregoninae et représente environ soixante espèces selon Kottelat & Freyhof (2007). Cela regroupe aussi bien des espèces marines qu'anadromes et d'eau douce. La plupart de ces espèces sont pélagiques.

On en retrouve dans le nord de l'Europe, en Asie et en Amérique du Nord. Pour le nord de l'Europe, Keith et Allardi (2001) ne distinguent que trois espèces de corégones autochtones : *Coregonus lavaretus*, *Coregonus albula* et *Coregonus autumnalis*. Seule la première est actuellement présente en France, dans quelques lacs alpins (lac du Bourget, lac Léman frontalier avec la Suisse). Le corégone lavaret (*Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758)) est une espèce lacustre introduite en France à partir de 1923. Il n'est présent que dans le lac Léman et le lac du Bourget (Keith & Allardi 2001).

Le frai des Coregonidae se fait selon deux modes. Certaines espèces migrent vers les affluents du fleuve, tandis que d'autres pondent dans des emplacements peu profonds des lacs.

Plusieurs populations sauvages ont disparu, en partie à cause de la modification de l'habitat (dégradation de la qualité de l'eau, modification de la topographie des sites de reproduction) (Keith & Allardi 2001 ; Kottelat & Freyhof 2007).

2.3.2. **Les Cyprinidae**

Cette famille comprend environ 220 genres et 2 420 espèces (Nelson 2006).

2.3.2.1. Le chevaine (*Squalius cephalus* (Linnaeus 1758))

Selon Eschmeyer (2014), il existe dix-sept espèces de *Squalius*. *Squalius cephalus* a longtemps été considéré comme le seul représentant en France. En 2007, Doadrio *et al.*, par le biais d'analyses génétiques portant sur l'ADN mitochondrial, proposent une nouvelle espèce dans le sud de la France : *Squalius laietanus* (Denys *et al.* 2013).

Squalius cephalus possède une aire de répartition très large. On le retrouve en Europe, en Angleterre ou encore en Écosse, en Suède et en Finlande (Ojaveer *et al.* 2003). Il couvre aussi une partie de la Russie et du Proche-Orient (Le Louarn & Baglinière 1997).

Le chevaine est considéré comme un cyprinidé d'eau vive. On le rencontre dans un large spectre d'habitat, depuis la zone à ombre et à barbeau, mais il peut aussi être présent dans la zone à truite (Le Louarn & Baglinière 1997). Il affectionne également les eaux stagnantes si l'oxygénation est suffisante (Spillmann 1961). Il a une préférence pour la zone à ombre où la teneur en oxygène peut être inférieure à 6 mg/l. Espèce peu exigeante, elle peut supporter des températures allant de 14 à 24 °C, avec des extrêmes à 8 °C et 30 °C, et un pH inférieur à 6. Seule une température supérieure à 12 °C est nécessaire durant la période de frai, qui a lieu d'avril à juin en France (Muus & Dahlstrom 2003 ; Tissot & Souchon 2010).

Les juvéniles se tiennent en petits groupes proches de la surface de l'eau, dans des zones peu profondes où la vitesse du courant est en moyenne de 10 cm/s. Adultes, ils préfèrent les zones plus profondes à courant rapide (20 cm/s).

Les femelles déposent les œufs sur des endroits moyennement profonds dont la surface est constituée de végétation ou de graviers (Richard 1973). C'est une espèce qui mesure environ 30 cm et peut atteindre jusqu'à 65 cm pour 4 kg (Changeux *et al.* 2011).

2.3.2.2. La vandoise rostrée (*Leuciscus burdigalensis* Valenciennes, 1944)

Plus de dix-neuf espèces de *Leuciscus* ont été recensées par Eschmeyer (2014) en Europe. Les espèces *Leuciscus burdigalensis* et *Leuciscus leuciscus* sont rhéophiles et endémiques de certains bassins français dont celui de la Loire (Poulet 2008).

Comme la vandoise commune, la vandoise rostrée vit préférentiellement dans des eaux courantes et fraîches dont le fond est composé de cailloux ou de graviers. Elle affectionne principalement les eaux peu profondes et il est possible d'en trouver dans des eaux plus calmes si l'oxygénation est suffisante (Bruslé & Quignard 2001 ; Costedoat & Chappaz 2011).

Certains adultes semblent effectuer une petite migration pour le frai dont la période débute en février-mars (Kottelat & Freyhof 2007).

2.3.2.3. Le gardon (*Rutilus rutilus* (Linnaeus 1758))

En Europe, plus de seize espèces de *Rutilus* sont présentes selon Eschmeyer (2014). Il s'agit aussi d'un poisson capable de s'hybrider avec d'autres espèces de sa famille, notamment la brème commune (*Abramis brama*), la brème bordelière (*Blicca bjoerkna*), le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) et le chevaine (*Squalius cephalus*) (Wheeler & Easton 1978).

Le gardon se distribue dans toute l'Europe du Nord. On le retrouve aussi en mer Noire, en mer Caspienne, en Asie centrale et en Sibérie (Ojaveer *et al.* 2003). En France, il est considéré comme ubiquiste.

Espèce eurytherme et euryhaline, ce cyprinidé d'eau vive fréquente les eaux faiblement courantes voire stagnantes. Il peut vivre dans les lacs et les cours d'eau à courant lent. On peut aussi le retrouver dans la zone à barbeau où il s'accommode d'eaux plus rapides (Keith *et al.* 2011).

Le frai débute quand l'eau atteint 10 °C. Les frayères se situent le plus souvent dans les affluents ou près des rives. La reproduction du gardon est printanière et se déroule d'avril à juin. Chez les mâles, la majorité sexuelle est atteinte à partir de 2-3 ans tandis que les femelles sont matures vers 3-4 ans (Mattheeuws *et al.* 1981). A l'approche de la reproduction, des tubercules coniques apparaissent sur le corps du mâle (Keith *et al.* 2011). Pour le stade embryonnaire, la gamme des températures optimales va de 12 à 24 °C avec une température létale estimée à 26 °C. Pour le stade larvaire, le *preferendum* avoisine 17,5 °C. Tandis que les juvéniles, eux, ont une préférence pour les eaux entre 7 et 21 °C. Pour le stade adulte, la gamme s'étend entre 12 et 25 °C (Muus & Dahlstrom 2003 ; Tissot & Souchon 2010).

La taille moyenne du gardon à 1 an est d'environ 8 cm et dépasse rarement les 30 cm pour une longévité de 10 ans (Spillmann 1961 ; Ponton & Gerdeaux 1987). Sa croissance varie toutefois en fonction de facteurs environnementaux et de son milieu de vie.

2.3.3. **Les Anguillidae**

L'anguille européenne est un migrateur amphihaline ; elle vit en eau douce et se reproduit en mer. Le nombre d'espèces varie entre 14 et 19 selon les auteurs (Bruslé 1989). *Anguilla anguilla* (Linnaeus 1758) est la seule espèce présente en Europe (Blache *et al.* 1973).

Il s'agit d'une espèce avec une très vaste répartition géographique. Elle se distribue à la fois en Europe et en Afrique du Nord. On la retrouve aussi dans le Bassin méditerranéen, en mer Noire et, pour la reproduction, en mer des Sargasses (Keith & Allardi 2001 ; Ojaveer *et al.* 2003).

Le cycle biologique de l'anguille est complexe, notamment parce qu'elle se reproduit en mer et croît en eau douce (Figure 21). L'habitat de l'anguille varie selon ses phases de développement. Elle colonise l'ensemble des milieux accessibles pour y effectuer sa croissance. On peut la retrouver aussi

bien en eau saumâtre que dans les milieux dulçaquicoles, lenticues et lotiques (Feunteun *et al.* 2011 ; Feunteun 2012).

La période de frai semble printanière et se déroule en mer (Schmidt 1922). La ponte aurait lieu à au moins 400 m de profondeur (Keith *et al.* 2011), parfois même jusqu'à 2 000 m (Dufour 1994). Après la ponte et l'éclosion, cinq stades ont été décrits :

- stade leptocéphale ;
- stade civelle : les larves dites leptocéphales vont se métamorphoser en civelles. Cette métamorphose peut durer entre sept et onze mois selon Lecomte-Finiger & Yahyaoui (1989). La migration anadrome des civelles a lieu à la fin de l'hiver-début du printemps (Elie & Rochard 1994). La civelle se pigmente totalement et passe au stade anguillette ;
- stade anguillette : cette phase correspond à la colonisation des eaux continentales. L'anguille poursuit sa migration anadrome et n'est pas encore sexuellement différenciée (Elie *et al.* 1982) ;
- stade anguille jaune : il s'agit d'une phase de sédentarisation de l'anguille mais aussi d'un stade où le dimorphisme sexuel apparaît, avec des anguilles mâles moins longues que les femelles (Kushnirov & Degani 1995) ;
- stade anguille argentée : il s'agit de la deuxième métamorphose de l'anguille succédant au stade anguille jaune. Elle arbore à présent une robe ventrale argentée et une robe dorsale sombre. Sa peau s'épaissit également (Feunteun *et al.* 2011). Cette phase permet à l'anguille de se préparer au retour en mer pour la reproduction.

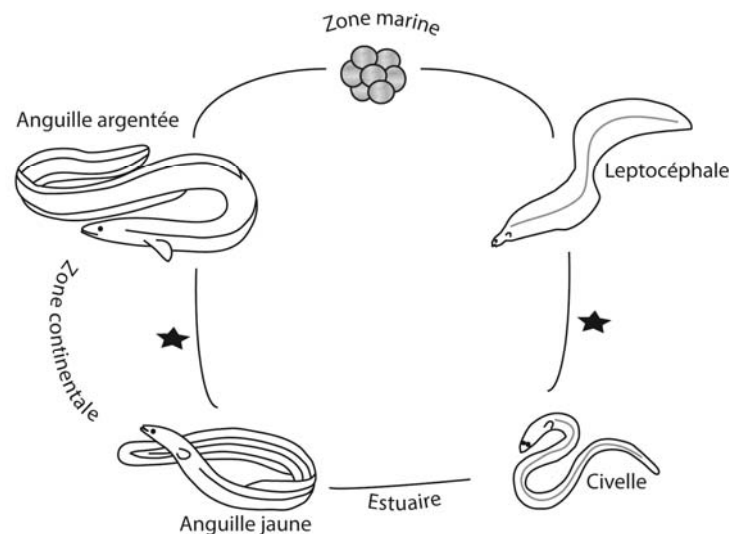


Figure 21 : Cycle biologique de l'anguille (modifié de Henkel *et al.* 2012). Les étoiles représentent les métamorphoses de l'anguille.

La croissance des anguilles est dépendante des facteurs externes. Les anguilles argentées peuvent aller d'une vingtaine de centimètres à plus de 1 m de long. L'espérance de vie des mâles atteint 9 ans tandis que les femelles peuvent vivre jusqu'à 18 ans. Il est aussi supposé que les femelles meurent après la reproduction (Durif 2003 ; Feunteun *et al.* 2011).

2.3.4. Les *Pleuronectidae*

Le flet, *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758), est un poisson plat dextre appartenant à la famille des Pleuronectidés. Parmi les trois espèces de *Platichthys*, seule *flesus* est présente sur les côtes européennes (Rochard 2011 ; Eschmeyer 2014). Sa distribution est assez vaste puisqu'on le retrouve de la mer Blanche à la Méditerranée occidentale (Masson 1987).

C'est un poisson amphihalin, pouvant vivre en eau douce, mais son milieu naturel est surtout marin. Les jeunes naissent en mer puis se développent dans les milieux dessalés et dulcicoles jusqu'à l'acquisition de la maturité sexuelle. La reproduction a lieu en mer et en hiver. Dès le printemps, les larves non métamorphosées peuvent déjà se retrouver dans l'estuaire. Les flets sont matures à l'âge de 2 ans, pour une taille d'environ 20 cm et un poids de 100 g à peine. Les géniteurs se dispersent ensuite à proximité des côtes ou reviennent en estuaire. Le flet suit donc un cycle de poisson migrateur catadrome typique.

Sa vie passe par trois étapes principales : l'éclosion, la métamorphose (migration de l'œil gauche du côté droit) et l'acquisition de la maturité sexuelle. La métamorphose lui permet d'acquérir un comportement de poisson plat. Il pourra alors se poser sur le fond, enfoui dans le sédiment, et ne laisser apparaître que les yeux.

Autrefois, le flet remontait haut dans le bassin versant puisqu'il était trouvé dans le Cher, la Loire ou encore l'Allier. Actuellement cette espèce est considérée comme vulnérable selon IUCN Red List⁵. Cette raréfaction du flet en Loire a des causes multiples (aménagements souvent anciens des estuaires, rejets des industries...) qui compromettent le maintien de cette espèce en eau douce (Masson 1987 ; Béarez 1997).

⁵ IUCN Red List ou « Union Internationale pour la Conservation de la Nature » : cette liste est un indicateur de l'état de la biodiversité dans le monde.

3. OUTILS POUR UNE ÉTUDE ARCHÉO-ICHTHYOLOGIQUE.

DÉVELOPPEMENT MÉTHODOLOGIQUE ET APPLICATION SUR DU MATÉRIEL ACTUEL

Dans ce chapitre, nous nous intéresserons aux méthodes existantes pour étudier du matériel archéologique et plus particulièrement archéo-ichtyologique (quantification, fragmentation, pourcentage de survie osseuse, poids de restes...).

Nous nous pencherons ensuite plus particulièrement sur les outils permettant de discriminer les salmonidés (*Salmo salar* et *Salmo trutta* sp.). Nous testerons les méthodes existantes (CT-scan, radiographie, reconstitution de la taille et du poids) sur notre propre matériel de collection, puis nous développerons une nouvelle méthode (morphométrie géométrique) afin d'obtenir une discrimination plus quantitative que les méthodes préexistantes.

Nous développerons aussi une méthode en scalimétrie afin d'obtenir des informations de taille, poids, âge et rythme de croissance de l'espèce dominant notre assemblage : l'ombre commun.

3.1. DÉTERMINATION DU MATÉRIEL ARCHÉOLOGIQUE

Pour cette étude, une série de méthodes préexistantes ont permis de considérer chaque ossement comme un ensemble de données classables et quantifiables, adoptées par les archéozoologues et employées dans toutes les analyses de matériel. Cela permet d'améliorer les comparaisons entre différents sites archéologiques.

Toutefois, la représentativité de l'assemblage dépendra de son histoire taphonomique.

3.1.1. L'étude du matériel

Les restes osseux ont été obtenus grâce à la mise en place de procédures rigoureuses de tamisage. Cela consiste à faire passer le sédiment à travers une maille adaptée à la problématique du terrain. Concernant Le Taillis des Coteaux, la maille choisie est de 1,8 mm, tandis que pour La Piscine, la maille est de 1,5 mm. Ces petites mailles permettent le prélèvement de la microfaune et de l'ichtyofaune. Le matériel archéologique contenu dans les refus de tamis est généralement prélevé à vue puis trié en fonction de la nature des restes (faune, lithique, botanique). Chaque ensemble est individualisé dans des sacs référencés avec les informations suivantes : site, année de la fouille, secteur, couche, carré et sous-carré.

En laboratoire, les ossements sont triés, déterminés puis comptabilisés afin d'obtenir un spectre faunique et d'évaluer la fréquence de chaque espèce. La détermination s'est ici appuyée sur la collection d'anatomie comparée de l'UMR 7209 du Muséum national d'Histoire naturelle et sur des ouvrages généraux (Le Gall 1982 ; Lepiksaar 1994 ; Radu 2005).

3.1.2. L'enregistrement des données

Les données issues de l'étude du matériel ichtyofaunique des deux sites sont enregistrées dans le logiciel Excel®. Chaque enregistrement représente un ou plusieurs restes dont les informations sont réparties en plusieurs catégories. Une numérotation permet l'attribution d'un identifiant pour chaque enregistrement.

Cette base permet de sauvegarder l'ensemble des informations nécessaires à l'étude ainsi que la réalisation d'analyses qualitatives et quantitatives (Tableau 1).

N° identifiant	Permet d'attribuer un numéro unique à chaque reste ou ensemble de restes osseux	
Site-Date	Le site et l'année de fouille concernés par l'échantillon étudié	
Secteur	AG : Avant-grotte EG : Entrée grotte	
Couche	Couche archéologique définie lors de la fouille	
Carré	Carré défini lors de la fouille	
Sous-carré	Quart de mètre carré	
Identification taxonomique	Famille/ Genre/ Espèce	Une distinction sera faite entre : NID : reste non identifié mais qui pourrait l'être IND : reste non identifiable
Identification anatomique	Eléments osseux	
Latéralisation	Gauche/Droit/Axial/ Indéterminé	
Dénombrement	Nombre de Restes/ Nombre Minimal d'Individus	
Poids de restes	Pour avoir une idée du poids des restes osseux présents dans le matériel	
Estimation du poids (g)	Pour se faire une idée de la biomasse individuelle	
% d'ossements conservés	Etude de la fragmentation	
Observations	Marque de brûlure, de découpe, de digestion...	

Tableau 1 : Champs définis dans le tableur Excel® pour faciliter l'étude et l'analyse du matériel.

3.1.3. Les unités de quantification

Le principal objectif des méthodes quantitatives est d'évaluer le « nombre de sujets qui ont contribué à l'échantillon, même si certains n'y ont plus de restes ». Toutefois, en raison des nombreux biais de conservation, un assemblage va plutôt refléter « le nombre d'individus dont au moins un reste se trouve dans l'échantillon » (Poplin 1976a).

Les problèmes liés à l'emploi et à la comparaison de ces unités ont fait l'objet de nombreuses discussions auxquelles nous renvoyons (*e.g.* Poplin 1976a ; Grayson 1984 ; Brugal *et al.* 1994 ; Lyman 1994 ; Reitz & Wing 2008).

L'analyse quantitative des restes ichtyofauniques a été réalisée avec, pour critère de dénombrement, les décomptes du nombre de restes (NR) et du nombre minimal d'individus (NMI).

• Le nombre de restes (NR)

Le NR est le décompte de tous les restes osseux de l'échantillon. Pour cela, il faut déterminer ce qu'est un reste : un os, un remontage de plusieurs os ou autre, de manière à ce que cela soit consensuel pour le plus grand nombre de lecteurs (Poplin 1976b). Pour notre matériel, un ossement correspond à un reste, les remontages étant peu probables.

Le NR est la somme du nombre de restes déterminés (NRD) et du nombre de restes non déterminés (ND) (Lyman 1994).

L'interprétation en nombre de restes des assemblages osseux dépend :

- du transport et du traitement de l'animal ;
- de la fragmentation ;
- de l'anatomie : une espèce peut présenter plus d'ossements qu'une autre ;
- de la conservation différentielle : une partie squelettique peut mieux se conserver qu'une autre selon les espèces ;
- de la méthode de fouille (Grayson 1984).

Elle est donc très affectée par le paramètre de la conservation et donne une image hypothétique de la population collectée (Poplin 1976b).

- Le nombre minimal d'individus (NMI)

Le NMI permet d'estimer le nombre de spécimens présents sur le site.

Il peut être défini comme le « nombre minimal de sujets individualisables avec sûreté dans l'échantillon » (Poplin 1976a) et calculé de plusieurs façons :

- le nombre minimal d'individus par fréquence (NMI_f), qui tient compte de la latéralisation et de la fréquence de la partie anatomique la mieux représentée ;
- le nombre minimal d'individus par combinaison (NMI_c), qui se base sur des homologues d'âge, de taille et de sexe des individus. Cette méthode de quantification est plus complexe que le NMI_f car il faut tenir compte des paramètres biométriques qui permettent d'appareiller un ossement (Le Gall 1999a).

Tout comme pour le NR, des problèmes méthodologiques persistent. Lorsque le matériel osseux est traité dans son ensemble (indépendamment de son unité stratigraphique), les valeurs auront tendance à être sous-estimées, tandis que le même matériel considéré par unité stratigraphique aura des valeurs considérées comme surestimées (Grayson 1984).

L'application de ces méthodes sur le spectre faunique permet d'obtenir des indications notamment paléoenvironnementales ou encore concernant les potentiels prédateurs de cette faune.

3.1.4. La fragmentation

La modification de surface des restes osseux a été définie selon la méthode de Villa & Mahieu (1991) :

- entier : le reste osseux est considéré comme complet. Les vertèbres sont jugées entières lorsque le corps vertébral (*centrum*) est conservé dans sa totalité. Elles peuvent en revanche avoir perdu leur neurapophyse et leurs parapophyses ;
- entier à 75 % : le reste osseux est conservé sur plus de 75 % de sa superficie totale ;
- cassé : le reste osseux est conservé pour moitié ;
- fragment : le reste osseux est représenté sur une surface inférieure à 50 % de sa superficie d'origine.

3.1.5. Le pourcentage de survie osseuse

Le pourcentage de représentation est calculé selon le modèle de Dodson & Wexlar (1979). Il est exprimé par la formule : **PS = (FO / FTxNMI) x 100**. PS représente le pourcentage de représentation osseuse de chaque élément squelettique ; FO correspond à la fréquence observée, c'est-à-dire le nombre de chaque élément squelettique présent ; FT correspond à la fréquence théorique, soit le nombre calculé d'éléments squelettiques en fonction du nombre minimal d'individus estimés.

3.1.6. Le poids de restes

Il est très difficile d'accéder à la contribution alimentaire d'une espèce par l'estimation du NMI. Pour les poissons, par exemple, quelques difficultés se posent :

- la grande variabilité dans la taille des poissons ;
- la variabilité intra- et interspécifique du nombre d'éléments vertébraux ;
- le taux d'identification d'éléments squelettiques.

Barrett (1993) indique que le poids des ossements archéologiques peut être utilisé afin d'estimer la biomasse. Pour cela, plusieurs méthodes existent :

- Méthode de Cook et Treganza

La méthode a été mise au point en 1956 par Cook et Treganza. En utilisant la méthode des ratios, on ne cherche pas à connaître la longueur totale ou le poids total d'une espèce mais uniquement le poids total de chair consommable. Les auteurs partent du présupposé que l'os sec représente 6 % du poids de l'animal vivant. Pour les poissons, ce pourcentage a été réduit à 5 % (Casteel 1978).

- Méthode de White

Cette méthode ne permet pas, là non plus, de connaître la longueur totale ou le poids total. Elle cherche à connaître la quantité totale de viande consommée fournie pour chaque espèce. Pour l'appliquer au matériel archéologique, il est nécessaire de connaître le NMI des espèces présentes sur le site. Celui-ci sera ensuite multiplié par le poids moyen de chair produite par un individu actuel de la même espèce (White 1953 ; Casteel 1978).

- L'allométrie

Le poids d'os d'un assemblage est ici transformé par une équation allométrique permettant la prédiction de la biomasse. L'équation est déterminée pour un taxon par l'analyse de régression sur un échantillon dont les deux variables, poids sec du squelette et poids frais total, sont connues.

Casteel (1978) critique cette méthode car :

- elle ne prend pas en compte les modifications taphonomiques (White 1953) ;
- elle ne prend pas en compte les variations spécifiques ;
- elle estime la quantité de viande disponible et non la quantité consommée.

La relation biomasse-poids de restes s'exprime par la fonction $Y = aX^b$ et indique une relation non linéaire (Barrett 1993 ; Prenda *et al.* 2002). Pour pouvoir effectuer une régression, il faut avoir à disposition deux séries de valeurs quantitatives provenant de deux variables différentes au sein d'un même échantillon. Cette représentation va permettre d'observer les variations qui peuvent exister entre ces deux variables. Plus le coefficient de corrélation est proche de 1, meilleure est la corrélation. Si le résultat est égal à 0, cela signifie que les deux variables étudiées sont indépendantes l'une de l'autre (Chenorkian 1996).

Cependant, l'ensemble de ces méthodes comporte de nombreuses limites. Par exemple, les poids de restes qui seront obtenus ne fournissent pas d'indications concernant le NMI, ni l'abondance relative des différentes espèces. Barrett (1993) ajoute que ces méthodes ne prennent pas en compte la valeur nutritionnelle de l'espèce consommée, qui peut varier en fonction du pourcentage d'eau dont elle est composée.

3.2. OUTILS STATISTIQUES

3.2.1. Tests paramétriques

(Chenorkian 1996 ; Poinot 2004 ; Hammer 2011)

L'ANOVA et la MANOVA sont des tests d'analyse de variance uni- et multivariée permettant de déceler des différences entre les moyennes de chaque échantillon.

- ANOVA : l'objectif de l'analyse de variance est de comparer les moyennes de plus de deux populations. Cela permet de tester la significativité statistique des différences entre les moyennes des groupes ou des variables.
Cette analyse peut être divisée en deux composantes :
 - intergroupe : variance des moyennes des différents groupes ;
 - intragroupe : variance des observations autour de la moyenne du groupe.
- MANOVA : cette analyse de variance permet de comparer l'ensemble de la variance entre les groupes et d'identifier les effets de la combinaison de deux facteurs indépendants.

3.2.2. Test non paramétrique

- Chi2 : l'objectif de ce test est de déterminer si les variables sont indépendantes. Cela signifie que le fait d'appartenir à une modalité de la première variable n'a pas d'influence sur la modalité d'appartenance de la deuxième variable.

3.2.3. Statistiques multivariées

(Harper 1999)

- Analyse en composante principale (ACP) : cette analyse permet de réduire les données initiales en remplaçant ces valeurs par des facteurs appropriés. Lorsque les variables sont hétérogènes, les données sont centrées-réduites. Les facteurs cherchés sont les moyennes pondérées des variables initiales.
- Analyse factorielle des correspondances (AFC) : l'objectif de cette analyse est de déterminer la dépendance ou la correspondance entre deux ensembles. Contrairement à l'ACP, l'AFC permet de fournir un espace de représentation commun aux variables et aux individus.
- Analyse factorielle discriminante (AFD) : Elle s'applique à des données quantitatives. Il s'agit d'une méthode descriptive géométrique qui permet de visualiser les proximités entre les individus ainsi que les critères permettant de les distinguer.

Maintenant que les bases de l'étude sont posées, la suite de ce chapitre va présenter les méthodes qui ont été développées exclusivement pour essayer de répondre aux problématiques de cette thèse.

3.3. MÉTHODES DÉVELOPPÉES DANS LE CADRE DE CETTE THÈSE

3.3.1. Outils pour discriminer les *Salmonidae* (*Salmo salar* et *Salmo trutta trutta*)

La reconnaissance des espèces de salmoninae présentes au sein d'un site archéologique est essentielle. Certaines espèces sont migratrices, d'autres vont occuper le cours d'eau toute l'année. Cette identification, couplée avec les données éthologiques de l'espèce, permet d'avoir un aperçu des activités de pêche pratiquées sur le site ainsi que des saisons de capture et d'occupation du site.

La grande similarité morphologique des *Salmonidae*, d'un point de vue osseux, limite l'identification spécifique (Desse 1984 ; Butler & Chatters 1994). Plusieurs critères sont utilisables pour distinguer ces espèces. De manière générale, les critères de formes, proposés par Le Gall (1984b), ou encore l'utilisation de la radiographie selon Desse & Desse (1976) sont les plus utilisés pour discriminer la truite de rivière (*Salmo trutta fario*) du saumon (*Salmo salar*). Néanmoins, ces méthodes n'ont pas été testées pour différencier la truite de mer (*Salmo trutta trutta*) du saumon et, sur du matériel archéologique, elles sont souvent peu fiables.

3.3.1.1. La radiographie et le CT-scan

L'anatomie comparée ne permet pas toujours la distinction au niveau de la famille lorsque les convergences morphologiques sont importantes. Pour pallier ce problème, plusieurs méthodes ont été mises au point : la radiographie transverse des vertèbres (Desse & Desse 1976) et l'examen histologique (Meunier & Desse 1978) (Figure 22).

Les vertèbres concernées par cette étude ont un aspect cylindrique. Il s'agit de vertèbres amphicèles, c'est-à-dire dont le *centrum* est constitué de deux cônes soudés par leurs sommets. Un dépôt osseux masque cette structure (François 1966).

Desse & Desse (1976) indiquent que l'usage de la radiographie permet de mettre en avant les similarités et les divergences entre les différentes espèces. Chez le saumon, la radiographie du *centrum* des vertèbres caudales fait apparaître une image en « X » caractéristique. Cette image semble varier au cours de la vie des saumons. Après la remontée en eau douce, le dessin fourni par la radiographie est en « II ». Chez la truite, l'image radiographique reste constante au cours de la vie et représente un « X » (Desse 1976).

Les modifications de l'ornementation chez le saumon s'expliquent par des transformations morphologiques durant sa migration anadrome. Le squelette est sollicité durant cette période et une partie des réserves en éléments minéraux va être utilisée. Le taux de minéral dans l'os diminue et ne représente plus que 40 % de son poids, alors qu'il avoisine 60 % avant la phase migratoire. De nouvelles travées osseuses sur les parois internes des arcs vertébraux se développent tandis que d'autres se résorbent (Kacem *et al.* 1998). D'après ces critères, la radiographie semble donner de bons résultats, mais il faut prendre en compte les différents stades de croissance du poisson car ces images radiographiques vont différer en fonction de l'âge mais aussi en fonction des migrations. Cela rend donc plus difficile l'interprétation des images obtenues.

Afin d'observer la pertinence de ces méthodes dans la discrimination des espèces, nous avons créé notre propre référentiel sur du matériel actuel.

Le CT-scan a été effectué avec la collaboration de Miguel Garcia Sanz et de Patricia Wils du Service CT-Scanner AST-RX du MNHN (UMS 2700 « Outils et méthodes de la systématique intégrative »). Cette technique nous permet d'observer les structures osseuses avec plus de finesse que

3-Développement méthodologique

la radiographie, mais devant la difficulté d'interprétation des informations recueillies sur les deux vertèbres testées, il a été décidé de tester les deux méthodes.

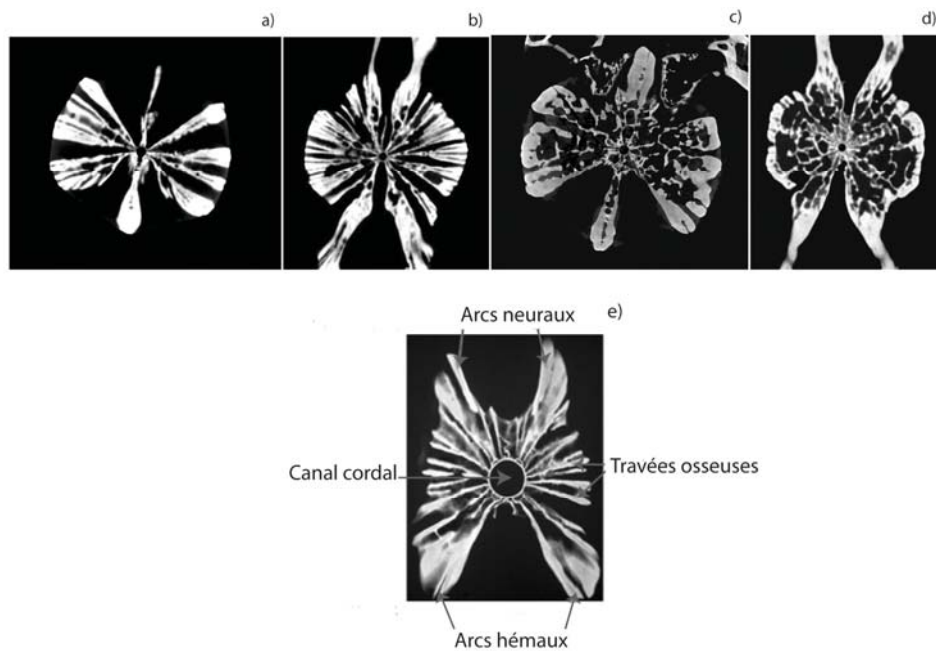


Figure 22 : Images CT-scan (© M. Garcia Sanz) :

a) Vertèbre précaudale de *Salmo salar* (Icos-00551)

b) Vertèbre caudale de *Salmo salar* (Icos-00551)

c) Vertèbre précaudale de *Salmo trutta trutta* (Icos 00550)

d) Vertèbre caudale de *Salmo trutta trutta* (Icos 00550)

e) Schéma explicatif (modifié de Kacem *et al.* 2004).

Les radiographies ont été effectuées avec l'aide de Patrice Puvost (UMR 7208 BOREA « Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques » CNRS/MNHN/UPMC/IRD) et de Nalani Schnell (UMR 7205 « Phylogénomique et anatomie comparée » CNRS/MNHN/UPMC, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité « ISEB ») (Figure 22).

Les vertèbres utilisées sont les n^{os} 17, 18, 19, 37 et 38 et proviennent de deux saumons (D34 et 00843) et de deux truites de mer (00616 et 00617) (Tableau 2).

Dans ce cas, l'image radiographique ne nous permet pas encore de différencier les deux espèces.

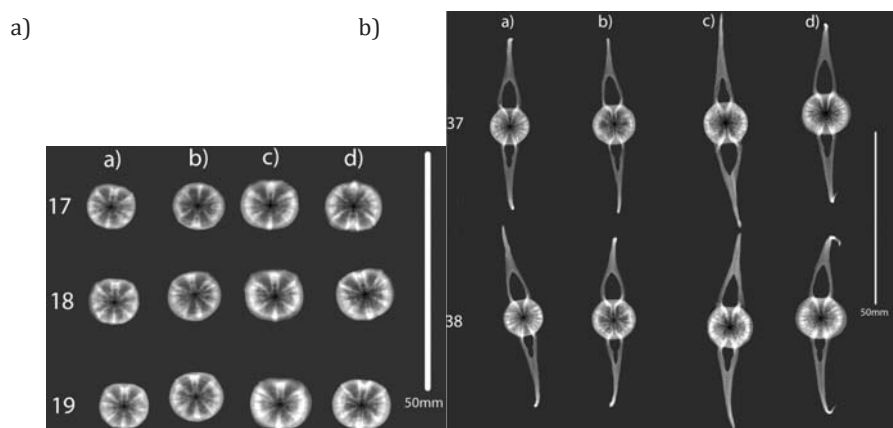


Figure 23 : Radiographie de vertèbres précaudales (à gauche) et caudales (à droite) de Salmonidae :

a) Icos 00617 et c) Icos 00616 (*Salmo trutta trutta*)

b) Icos 00843 et d) D-34 (*Salmo salar*).

Que ce soit par le biais du CT-scan ou de la radiographie, nous pouvons alors conclure qu'il est difficile d'interpréter les images obtenues. La différenciation des salmonidés actuels par ces méthodes n'est donc pas concluante.

3.3.1.2. La morphométrie géométrique

Afin d'obtenir une discrimination plus objective, nous avons utilisé une méthode quantitative : la morphométrie géométrique.

C'est la première fois que cette méthode est appliquée à du matériel piscicole archéologique et plus particulièrement à des vertèbres.

Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes principalement intéressée aux vertèbres car il s'agit du matériel dominant l'assemblage osseux étudié (83 %). Parmi ces restes vertébraux, seules les 87 vertèbres les mieux conservées ont été sélectionnées pour l'étude.

La morphométrie géométrique est une méthode permettant d'étudier les changements de forme d'un organisme selon la formule *form = size + shape*, soit forme = taille + conformation (Needham 1950). Cela permet d'appréhender la géométrie des structures en utilisant des coordonnées de points-repères. Les études morphométriques ont été réalisées avec la collaboration de Raphaël Cornette (UMR 7205 CNRS/MNHN/UPMC/EPHE, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité « ISEB ») au sein de la Plateforme de Morphométrie (USM 2700 « Outils et méthodes de la systématique intégrative) du Muséum national d'Histoire naturelle. Les taxons choisis sont *Salmo trutta trutta* et *Salmo salar* dont la discrimination des pièces ostéologiques est difficile. Sur une sélection de vertèbres, nous avons choisi d'utiliser les méthodes de morphométrie géométrique (Zelditch *et al.* 2012). Ces approches utilisent des points-repères (*landmarks* en anglais) ainsi que des *semi-landmarks* (Gunz & Mitteroecker 2013). Cette méthode consiste à analyser les coordonnées relatives de points-repères pour capturer la géométrie de l'objet. Il est donc nécessaire de définir au préalable des zones anatomiques précises et homologues en fonction des structures biologiques étudiées.

3.3.1.2.1. Collecte des individus

Entre 2011 et 2013, 11 saumons et 9 truites de mer ont été collectés dans les cours d'eau français. L'ensemble de ces spécimens n'a pas pu être incorporé à cette étude. Sa réalisation n'aurait pas pu voir le jour sans l'aide de plusieurs institutions (Tableau 2).

3.3.1.2.2. Préparation des individus

L'ensemble des spécimens a été préparé dans les locaux du SPOT (Service de Préparation Ostéologique et Taxidermique) du MNHN avec l'aide d'Eric Pellé. Avant le décharnement, des informations concernant la biologie du spécimen sont enregistrées. Le protocole est le suivant :

- attribution d'un numéro d'identification unique ;
- prises de diverses mesures : longueur totale, longueur à la fourche, longueur standard, longueur de la tête en millimètres et poids en grammes ;
- prélèvement d'écailles.

Le poisson est ensuite cuit à l'eau puis disséqué. Les ossements sont prélevés et disposés dans un récipient contenant de l'eau additionnée de papaïne. Les vertèbres sont individualisées et numérotées afin de connaître leur rang. Le tout est ensuite rincé à l'eau claire. Les écailles prélevées sont nettoyées manuellement sous l'eau claire puis mises à sécher à l'air ambiant.

3-Développement méthodologique

L'ensemble est finalement conditionné dans des sachets plastique de type Minigrip® avec le numéro d'identifiant correspondant au spécimen.

# MNHN	Spécimens	Famille	Longueur totale (mm)	Poids (g)	Rivière	Date collecte	Collecteurs
ICOS 00614	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	810	5520	L'Arques	03/06/2011	Pascal Batté
ICOS 00619	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	740	2501	L'Allier	14/04/2011	Patrick Martin (Conservatoire national du saumon sauvage)
ICOS 00620	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	816	3312	L'Allier	31/03/2011	
ICOS 00621	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	840	3766	L'Allier	28/04/2011	
ICOS 00622	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	808	3000	L'Allier	21/04/2011	
ICOS 00545	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	920	5500	L'Allier	13/10/2010	
ICOS 00551	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	710	4400	L'Arques	23/10/2010	Pascal Batté
D-34	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	620	1920	Le Gave d'Ossau	27/10/2010	Francis Dauba
00843	<i>Salmo salar</i>	Salmonidae	535	825	La Nivelle	19/04/2013	AAPPMA
ICOS 00600	<i>Salmo trutta trutta</i>	Salmonidae	534	1841	La Seine	25/08/2011	Gilles Decatoire
ICOS 00612	<i>Salmo trutta trutta</i>	Salmonidae	570	2990	L'Arques	08/07/2011	Jean-Marcel Leboucher
ICOS 00613	<i>Salmo trutta trutta</i>	Salmonidae	618	3600	L'Arques	10/08/2011	
ICOS 00615	<i>Salmo trutta trutta</i>	Salmonidae	650	3050	L'Arques	27/10/2011	Pascal Batté
ICOS 00616	<i>Salmo trutta trutta</i>	Salmonidae	600	-	La Touques	06/2011	Zéphyre Thinus (DREAL-Haute-Normandie)
ICOS 00617	<i>Salmo trutta trutta</i>	Salmonidae	560	-	La Touques	08/2011	
ICOS 00618	<i>Salmo trutta trutta</i>	Salmonidae	555	1770	La Bresle	10/11/2011	Jean Louis Fagard (ONEMA)
ICOS 00550	<i>Salmo trutta trutta</i>	Salmonidae	760	4700	L'Arques	21/05/2010	Pascal Batté

Tableau 2 : Informations concernant les spécimens étudiés (identifiant, réattribution spécifique, longueur totale et poids de l'individu, provenance, date de collecte et nom du collecteur).

3.3.1.2.3. Régionalisation de l'axe vertébral

L'axe vertébral du saumon et de la truite possède en moyenne 60 vertèbres (ce nombre peut varier de 58 à 61 vertèbres selon les individus). La régionalisation de l'axe vertébral distingue deux régions (précaudale et caudale) en fonction de la présence ou non d'arcs hémaux soudés (Ramzu & Meunier 1999). Des études concernant la truite arc-en-ciel ont indiqué que la limite entre ces deux régions se situe, selon les individus, entre les vertèbres 29 et 31 (Kacem *et al.* 2004). Ces études ont aussi permis de démontrer que le type de nage, dit *subcarangiforme*, conduit à une régionalisation plus complexe de l'axe vertébral (Ramzu & Meunier 1999 ; Meunier & Ramzu 2006) (Figure 24). Les premières vertèbres permettent le soutien de la tête et l'articulation du crâne avec l'axe vertébral. Les vertèbres précaudales postérieures supportent les nageoires dorsales tandis que les vertèbres caudales antérieures supportent la nageoire anale. Les vertèbres appartenant au complexe urophore jouent un rôle dans la propulsion du poisson (Meunier & François 1992).

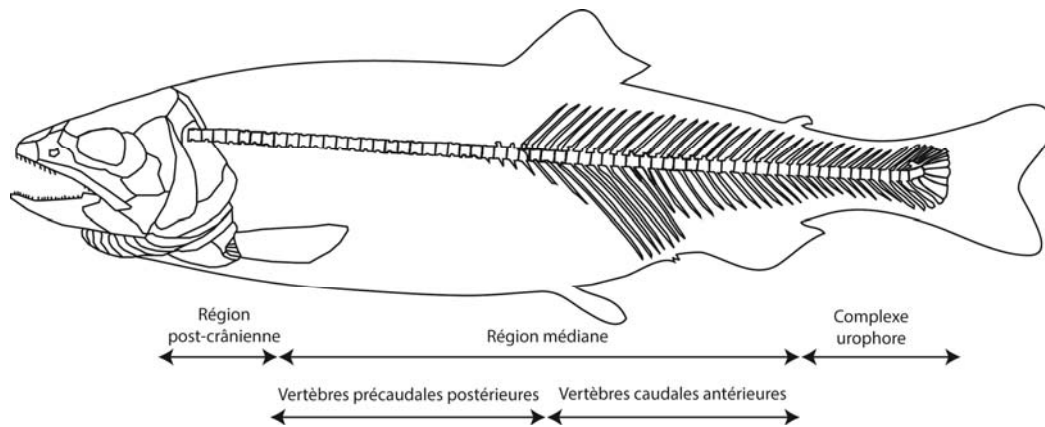


Figure 24 : Dessin schématique du squelette de la truite arc-en-ciel (modifié de Deschamps 2008).

Les vertèbres qui nous intéressent ont un aspect cylindrique. Il s'agit de vertèbres amphicoèles, c'est-à-dire dont le *centrum* est constitué de deux cônes soudés. Un dépôt osseux masque cette structure (François 1966). Chacune des vertèbres possède un arc neural (neurapophyse) en position dorsale.

Les vertèbres précaudales peuvent se diviser en deux types. Le premier regroupe les vertèbres portant des fosses latérales en position ventrale. Le second type regroupe les vertèbres qui ont développé des arcs, les parapophyses, soudés au *centrum*. Ces arcs vont se souder et former l'arc hémal présent sur les vertèbres caudales. L'arc hémal (hémapophyse) est constitué à son extrémité d'épines. Il s'agit des neurépines en position dorsale et des hémépines en position ventrale (Meunier & François 1992 ; Ramzu & Meunier 1999).

Les vertèbres sont reliées entre elles par le *centrum* via des processus articulaires : les pré- et post-zygapophyses.

3.3.1.2.4. Acquisition des données

a. Points-repères et conformation

Le point-repère est un point appartenant à un objet géométrique ; il doit être localisable sur l'ensemble des individus de l'étude. Il s'agit d'un point que l'on considère comme homologue (Adams *et al.* 2004).

Les points-repères peuvent se diviser en 3 catégories (Bookstein 1991) :

- type I : pour la jonction entre deux tissus biologiques ;
- type II : pour la prise en compte du maximum de courbure d'une structure ;
- type III : pour définir la position relative d'un élément structural par rapport à un élément éloigné.

Il s'agit d'un point extrême.

Les coordonnées relatives de ces points-repères permettent d'obtenir la conformation d'un objet.

Les conformations doivent être uniformisées pour permettre des comparaisons. Cette uniformisation des données se fait en retirant la position, la taille et l'orientation de la forme mesurée. La méthode d'alignement utilisée s'appelle la « superposition Procuste » (Rohlf & Slice 1990). Elle comprend de trois étapes (Figure 25) :

- superposition par translation à partir des centres de tous les objets à comparer, ce qui permet d'aligner les centres de gravité. Cela correspond à la taille centroïde définie par Gower (1975), calculée comme la racine carrée de la somme des carrés des distances de chaque point par rapport au centre de gravité de tous les points ;
- mise à l'échelle par la division de chaque coordonnée par la taille centroïde ;

- rotation en alignant les différentes conformations afin de minimiser le critère d'alignement.
(Zelditch *et al.* 2012)

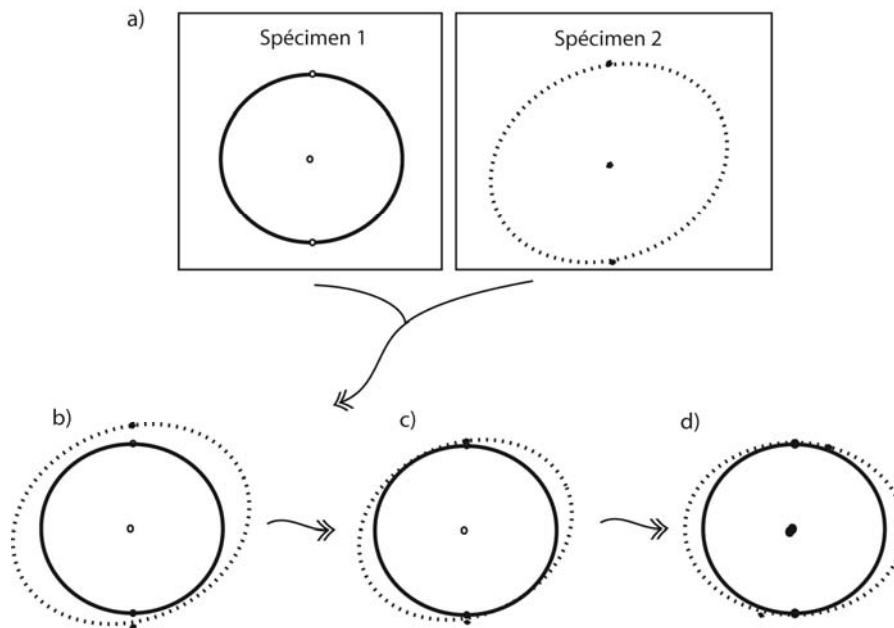


Figure 25 : Alignement des coordonnées brutes par la méthode Procruste :

- a) Coordonnées brutes relevées sur les photographies de deux spécimens
- b) Coordonnées centrées : superposition par translation à partir des centres de tous les objets à comparer
- c) Conformations normalisées
- d) Rotation uniforme des coordonnées autour du centroïde.

Ces trois étapes réalisées, les coordonnées des objets peuvent être comparées, car elles se trouvent au sein d'un même repère.

b. Outils d'étude et analyse

Les photographies de chaque vertèbre ont été acquises à l'aide d'un microscope Leica Z6 couplé à une caméra numérique Leica DFC420.

Les *landmarks* et *semi-landmarks* ont été placés sur les images numériques via le logiciel TPSdig2 v.2.16 (Rohlf 2010). Les fichiers sont ensuite compilés et traités avec les logiciels TPSutil v.1.53 et TPSrelw v.1.49 (Rohlf 2010 ; 2012).

La conformation de la vertèbre est mesurée à partir de 3 *landmarks* pour les vertèbres précaudales et 7 *landmarks* pour les vertèbres caudales. Il a été décidé de placer les *landmarks* sur la pointe des zygapophyses car ils étaient plus simples à placer que sur leur base.

Des *semi-landmarks* ($n = 50$) ont aussi été positionnés sur le pourtour de la vertèbre afin de pouvoir décrire la courbe de l'os sans utiliser de points anatomiques (Figure 26).

La phase de « *sliding* » a été réalisée sous le logiciel TPSrelw. Les *semi-landmarks* de chaque spécimen sont autorisés à glisser (*slider*) en minimisant l'énergie de déformation (*bending energy*) entre le spécimen et le consensus de l'ensemble des spécimens (Gunz & Mitteroecker 2013). Après cette étape, tous les points sont utilisés de la même façon pour les analyses statistiques.

Comme ce modèle de référence a été réalisé sur des vertèbres complètes, il a par la suite été modifié afin de répondre aux différents *patterns* de conservation des vertèbres archéologiques. Les *semi-landmarks* permettent de décrire les courbes de la vertèbre sans utiliser de points anatomiques ; c'est pourquoi les *landmarks* situés sur les zygapophyses ont été supprimés selon les besoins. Malgré

l'absence de ces points anatomiques, nous verrons que ces modèles ont donné des résultats intéressants pouvant être appliqués à du matériel archéologique.

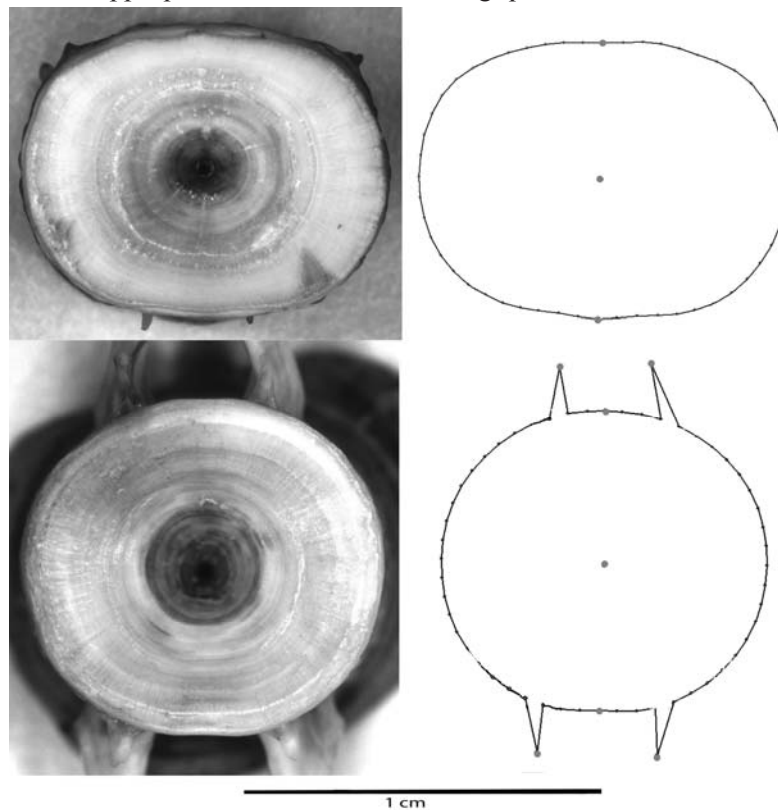


Figure 26 : Description de la géométrie d'une vertèbre précaudale et caudale de *Salmo trutta trutta* (Icos 00615).

L'ensemble des analyses a été réalisé avec le logiciel R v.2.11.1 (<http://www.r-project.org/>) et la librairie Rmorph (Baylac 2006). Les analyses procustes (GPA) et les Analyses en Composantes Principales (ACP) permettent d'obtenir les coordonnées alignées dans un espace tangent ainsi que la taille centroïde. Les Analyses Factorielles Discriminantes (AFD) sont réalisées avec la librairie MASS. Une analyse de variance multiple (MANOVA) a permis de tester l'influence de différents facteurs sur les variables de conformation. L'analyse des k plus proches voisins (KNN) est réalisée avec la librairie class afin de tester la discrimination entre les deux espèces ainsi que la réattribution du matériel archéologique.

c. Matériel de comparaison

Pour cette étude, la collection de référence se compose de 8 spécimens de *Salmo salar* et de 8 spécimens de *Salmo trutta trutta*. Au total, nous avons utilisé 128 vertèbres précaudales (n^{os} 5, 6, 7, 17, 18, 19, 23 et 24 de chaque spécimen) et 135 vertèbres caudales (n^{os} 29, 30, 31, 37, 38, 40, 41, 42 et 43 de chaque spécimen) (Figure 27).

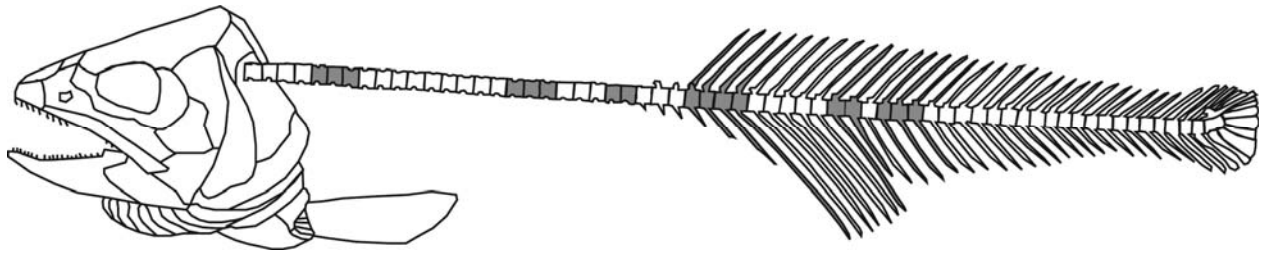


Figure 27 : Représentation schématique de l'axe vertébral de la truite (modifiée de Deschamps 2008). En gris, les vertèbres utilisées pour la morphométrie géométrique.

d. Résultats : Analyses Factorielles Discriminantes (AFD)

Plusieurs approches ont été utilisées afin de distinguer les espèces actuelles.

La méthode des Analyses Factorielles Discriminantes permet de maximiser, par un nombre de variables donné, les différences entre des groupes renseignés en minimisant la variabilité intra-groupe.

Une Analyse en Composante Principale (ACP) est tout d'abord réalisée afin de renseigner le groupe d'appartenance des vertèbres actuelles (Figure 28). Les vertèbres précaudales semblent plus facilement discriminables.

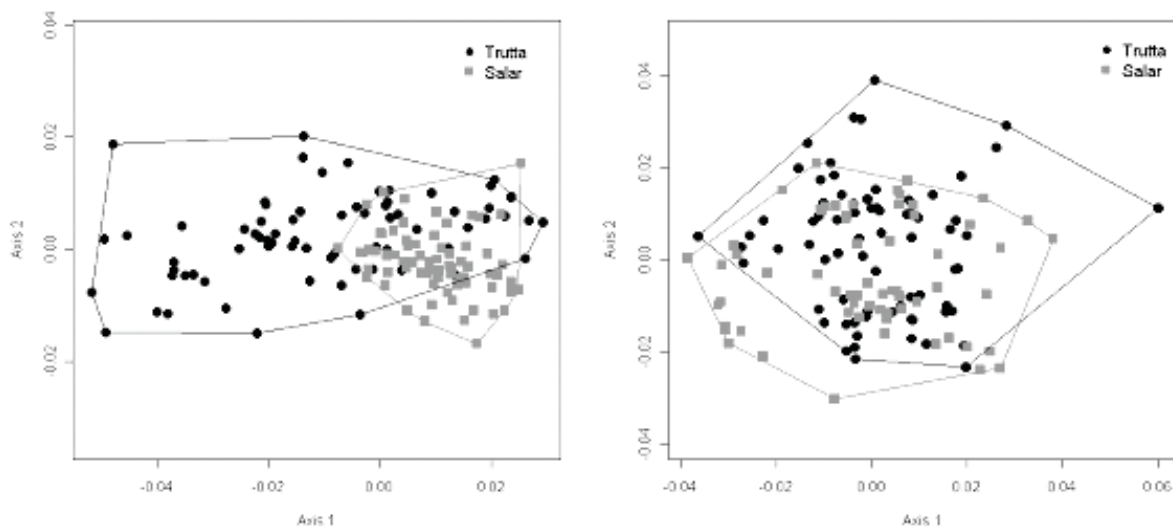


Figure 28 : Résultats des ACP concernant les vertèbres précaudales (a) et caudales (b) de Salmonidae actuels.

Pour l'AFD, une réduction de dimensionnalité a été effectuée (Baylac & Friess 2005) en réalisant une ACP. Seuls les dix premiers axes de l'ACP (90 % de la variabilité totale) ont été conservés. Ne pas utiliser l'ensemble des composantes permet de réduire le bruit porté par les derniers axes. Grâce à l'AFD ainsi obtenue, on observe le taux de discrimination de nos espèces actuelles. L'analyse permet un taux global de discrimination de 88 % pour les vertèbres précaudales actuelles et 87 % pour les caudales si l'on prend en compte le facteur taille. Ce taux est de 85 % pour les vertèbres précaudales actuelles et 66 % pour les caudales si l'on ne prend pas en compte le facteur taille. Ces différences de discrimination pourraient s'expliquer par la grande ressemblance morphologique de ces deux taxons. Le taux de discrimination étant plus élevé avec le facteur taille, celui-ci sera conservé pour les réattributions archéologiques.

e. Résultats : Méthode des plus proches voisins (KNN)

La seconde méthode utilisée est celle des « k plus proches voisins » (*k-nearest neighbor*), une méthode de classification dite d'« apprentissage supervisé ». Un objet est classé par un vote à la majorité de ses voisins, avec l'objet affecté à la classe la plus commune parmi ses k plus proches voisins (k est un nombre entier positif). Si $k = 1$, l'objet est simplement affecté à la classe de cet unique voisin le plus proche. Cette approche a déjà été appliquée à des données morphométriques (Baylac & Friess 2005).

Le taux de discrimination de nos espèces actuelles est, là aussi, réalisé. L'analyse permet un taux global de discrimination de 89 % pour les vertèbres précaudales actuelles et 99 % pour les caudales si l'on prend en compte le facteur taille. Ce taux est de 83 % pour les vertèbres précaudales actuelles et 77 % pour les caudales si l'on ne prend pas en compte le facteur taille. Pour cette méthode aussi, les meilleures discriminations sont obtenues avec le facteur taille.

Entre la méthode de l'AFD et celle des KNN, on peut s'apercevoir que le taux de discrimination global est plus élevé pour la dernière méthode. Elle sera donc retenue pour les réattributions spécifiques des vertèbres archéologiques.

En raison des différents *patterns* de conservation du matériel archéologique, les modèles ont été modifiés en fonction des *landmarks* conservés ou non.

Les taux de discrimination globaux ont été calculés. Pour l'ensemble des *patterns*, le taux atteint 98 % de bonne discrimination. Lorsque nous travaillons sur des demi-vertèbres précaudales, les taux atteignent 97 % de discrimination pour la partie gauche et 93 % pour la partie supérieure de la vertèbre.

En conclusion, l'application de la morphométrie géométrique a clairement démontré qu'il était intéressant de quantifier la forme des vertèbres de poissons. Nous avons aussi souligné l'intérêt d'analyser les vertèbres fragmentées car elles possèdent encore des informations spécifiques.

La méthode des AFD est couramment utilisée mais nous avons pu remarquer que l'usage des KNN offrait de meilleurs résultats.

Nos résultats obtenus par cette méthode sont donc très encourageants pour les études futures, notamment celles concernant du matériel archéologique fragmenté.

Néanmoins, comme toutes les approches basées sur un référentiel moderne, cette méthode en est très dépendante. Notre échantillon de référence devra par la suite être étoffé pour prendre en compte plus de variabilités morphologiques et gagner en efficacité et fiabilité.

3.3.2. Reconstitution de la taille et du poids

Les espèces dulçaquicoles et amphihalines sont relativement diversifiées en fonction des sites d'études. Certaines ont fait l'objet d'études ostéométriques comme la perche (*Perca fluviatilis* (Linnaeus 1758)), la lotte de rivière (*Lota lota* (Linnaeus 1758)) (Desse *et al.* 1990), l'anguille (*Anguilla anguilla* (Linnaeus 1758)) (Picquès 1998) et le brochet (*Esox lucius* (Linnaeus 1758)) (Radu 2003).

L'ostéométrie est un moyen de reconstituer la taille, le poids des individus et le nombre minimal d'individus. Cette application est possible grâce au mode de croissance des poissons, dits à « croissance continue » (Desse *et al.* 1989).

Les vertèbres ont été choisies pour la création des référentiels métriques car il s'agit de l'élément squelettique le plus fréquent dans chaque site. L'ensemble des mesures a été pris à l'aide d'un pied à coulisse à écran digital de la marque Mitutoyo® et elles ont été réalisées selon la méthode établie par Morales & Rosenlund (1979) (Figure 29). L'un des inconvénients concernant l'utilisation des vertèbres est qu'elles n'ont pas toutes la même taille en fonction de leur rang au sein du rachis. Il ne faut pas non plus surestimer le nombre d'individus en considérant que chaque vertèbre appartient à un poisson différent.

Le matériel archéo-ichtyofaunique en notre possession comporte une majorité de vertèbres de salmonidés. Celles-ci sont difficilement déterminables à l'espèce. L'objectif est de pouvoir prendre en compte les données métriques afin d'observer si des distinctions sont visibles.

La reconstitution des tailles, pour les salmonidés archéologiques, est réalisée à partir des vertèbres actuelles présentes dans la collection de référence. La méthode des Profils Rachidiens Globaux (PRG) établie par Desse *et al.* (1989) est utilisée. Cette méthode consiste à réaliser des courbes de PRG des espèces actuelles, c'est-à-dire à projeter sur un graphique les mesures prises de la première vertèbre à la dernière vertèbre. Ces courbes de référence permettent par la suite de replacer les mesures obtenues sur les spécimens archéologiques. On peut alors espérer pouvoir distinguer les individus en fonction de leur taille.

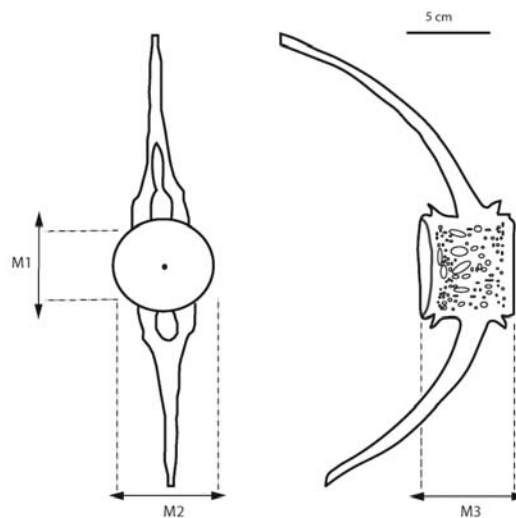


Figure 29 : Localisation des mesures sur une vertèbre caudale de Salmonidae (modifié de Morales-Muñiz & Rosenlund 1979) :

M1 : Diamètre antérieur dorso-ventral ou diamètre postérieur dorso-ventral

M2 : Diamètre antérieur médio-latéral ou diamètre postérieur médio-latéral

M3 : Longueur crânio-caudale.

Les salmonidés présentent des vertèbres homomorphes. Cela signifie que toutes les mesures sont exploitables (Desse *et al.* 1989). Toutefois, afin d'être cohérente avec les travaux préexistants, la mesure correspondant au diamètre dorso-ventral (M1) sera utilisée (Figure 30).

Nous allons principalement employer cette méthode dans le but de reconstituer la taille et le poids de quelques spécimens archéologiques par le biais de leurs vertèbres.

Pour notre référentiel, les spécimens de la collection de référence sont similaires à ceux utilisés pour la morphométrie géométrique.

3-Développement méthodologique

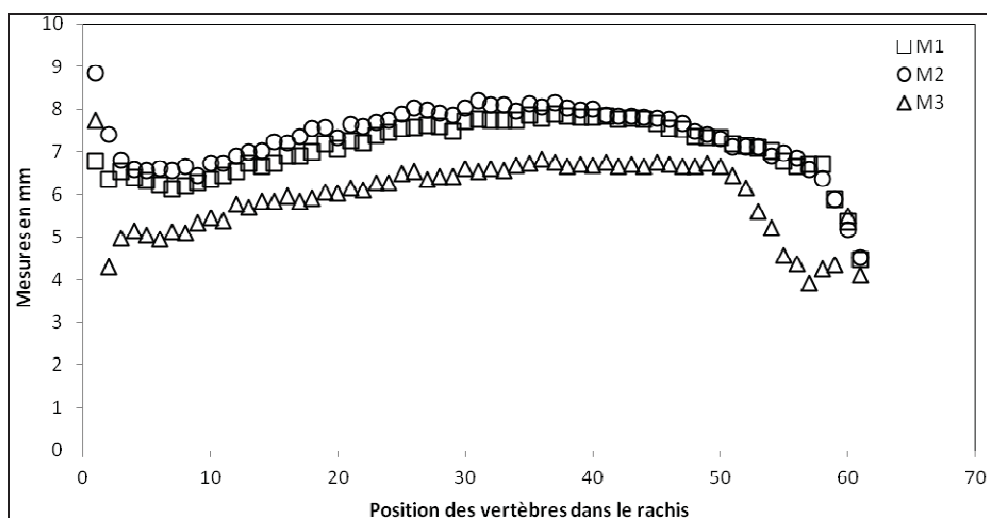


Figure 30 : PRG d'après les 3 mesures (M1, M2, M3) prises sur le même poisson *Salmo trutta trutta* (Icos-00842) :
M1 : Diamètre antérieur dorso-ventral ou diamètre postérieur dorso-ventral
M2 : Diamètre antérieur médio-latéral ou diamètre postérieur médio-latéral
M3 : Longueur crânio-caudale.
(*Salmo trutta trutta* Icos-00842 : 580 mm LT et 2 900 g)

Les PRG nous indiquent que les saumons ont, dans l'ensemble, une taille de vertèbres plus importante que celles de truites de mer, notamment au niveau des caudales. Ce résultat reste à nuancer à cause du faible nombre de spécimens dans le référentiel et de la classe de taille réduite (Figure 31).

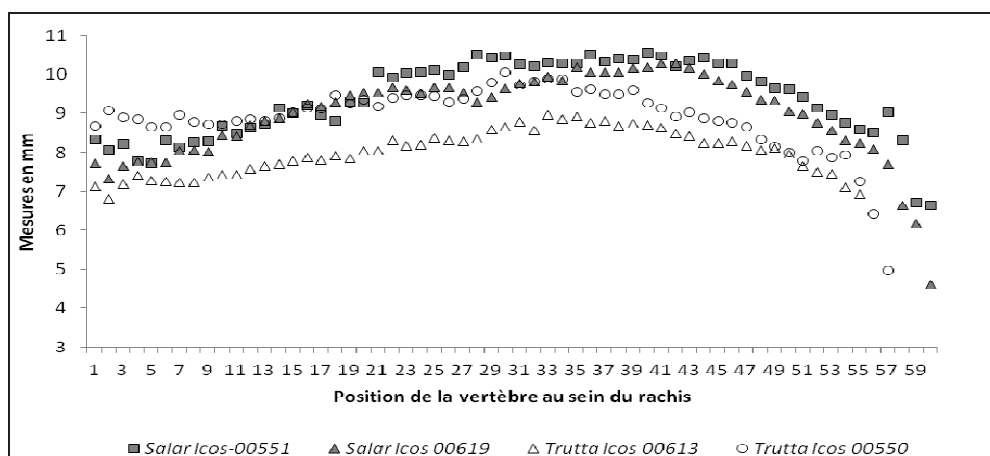


Figure 31 : Comparaison de PRG de *Salmo salar* et de *Salmo trutta trutta* de la collection de comparaison selon la mesure du diamètre antérieur dorso-ventral ou diamètre postérieur dorso-ventral (M1).
(*Salmo salar* Icos-00551 : 710 mm LT et 4 400 g ; *Salmo salar* Icos-00619 : 740 mm LT et 2 501 g)
(*Salmo trutta trutta* Icos-00613 : 618 mm LT et 3 600 g ; *Salmo trutta trutta* Icos-00550 : 760 mm LT et 4 700 g)

3.3.2.1. La scalimétrie

En raison de la présence en grand nombre d'écailles archéologiques (NR = 9 987), nous avons recherché quelles informations cela pouvait nous fournir sur l'environnement au Magdalénien. Il s'agit ici du premier développement méthodologique concernant la scalimétrie et son application sur des écailles d'ombre commun archéologique.

L'ombre commun s'est révélé être l'espèce la plus propice pour ce type d'étude en raison de l'abondance de ses restes sur le site du Taillis des Coteaux.

Cette partie se rapporte à l'application de la scalimétrie dans le but d'obtenir des informations sur la biologie de cette espèce (taille, poids, âge, croissance). Pour cela, un modèle actuel a été réalisé par l'étude d'écailles d'ombre commun actuelles collectées en France, Suisse, Suède et Finlande. Ce modèle sera par la suite appliqué au matériel archéologique.

La sclérochronologie (du grec *sklêros* dur, *khronos* temps et *logos* étude) est une pratique qui vise à reconstruire l'histoire vécue par les organismes vivants à partir de l'étude de leurs pièces calcifiées et osseuses. Elle permet d'obtenir des données sur l'estimation de l'âge mais aussi sur celle de la période et de la durée d'événements marquants de l'histoire individuelle. Ces pièces ont une croissance comparable à celle du poisson pendant toute sa vie et se comportent ainsi comme des enregistreurs permanents. Des structures (appelées aussi stries ou anneaux) peuvent ainsi être observées sur les pièces calcifiées, et certaines présentant une périodicité peuvent ainsi être considérées comme des marques de croissance.

Les trois principaux types de pièces étudiées sont (Figure 32) : les écailles (la scalimétrie), les otolithes (l'otolithométrie) et les ossements (la squelettochronologie). Nous allons essentiellement nous intéresser à la scalimétrie (Panfili *et al.* 2002).

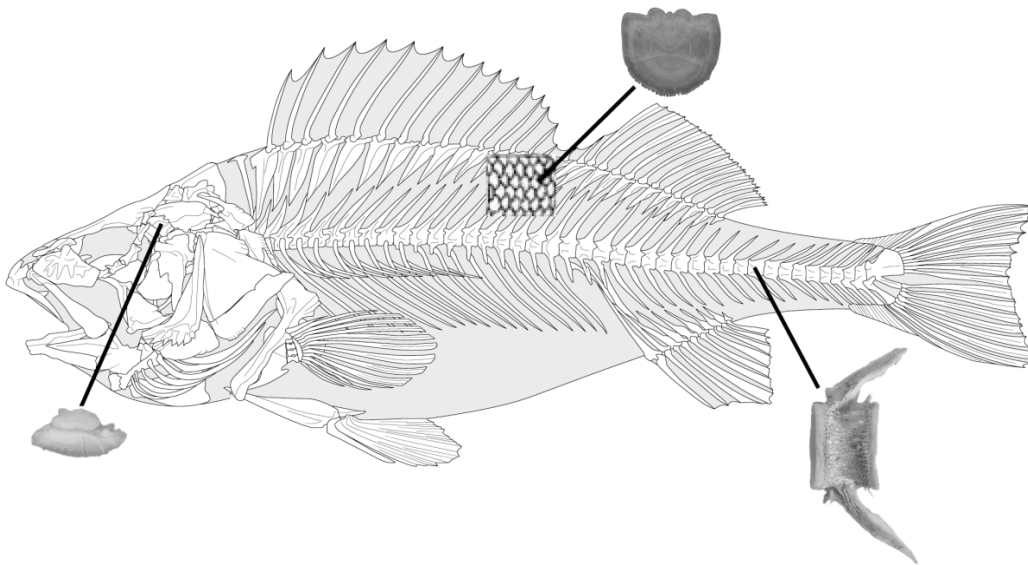


Figure 32 : Les trois principaux types de pièces calcifiées et osseuses (otolithe, ossement, écaille) (modifié de Coutureau & Clavel 2005).

Les études scalimétriques constituent une des premières méthodes utilisées pour étudier la croissance des poissons. L'étude de ces structures permet d'obtenir des informations sur l'âge mais aussi le rythme de croissance de l'individu (Figure 33).

Il a été montré que les écailles enregistraient toutes les étapes de la croissance de l'individu, et tout facteur influant sera ainsi traduit dans sa structure. Il semble que toute période de nourriture abondante se manifeste par une zone large, épaisse et bien calcifiée, tandis qu'en période de restriction, la zone enregistrée est étroite, mince et moins calcifiée. Dans les régions tempérées, ces différences de croissance dépendent des rythmes de vie du poisson et correspondent le plus souvent à des périodes « estivales » et « hivernales ». Ces marques de croissance sont le résultat de variations

dans l'ostéogénèse qui s'expriment par une alternance de zones claires et de zones sombres (Castanet *et al.* 1991). La croissance des écailles s'accompagne de la formation de crêtes concentriques, le *circuli*, plus ou moins resserrées selon que la croissance est lente ou rapide. Une période de croissance lente se traduit par une série de crêtes contiguës constituant un anneau de croissance ou *annulus*.

- Les « zones » à croissance rapide sont assez larges car elles correspondent à un dépôt osseux rapide. On peut les observer en lumière réfléchie où ces marques apparaissent translucides. Elles sont représentatives d'une croissance au cours de la saison estivale (dans l'hémisphère nord).
 - Les « *annuli* » (ou *circuli*), ou zones à croissance lente, correspondent à une période où le dépôt osseux ralentit. Elles sont plus étroites que les précédentes et leur observation en lumière réfléchie les fait apparaître opaques. Elles peuvent correspondre à la période hivernale.
 - Les « LAC », ou lignes d'arrêt de croissance, représentent un arrêt momentané dans le développement osseux. Elles peuvent se situer en bordure ou être incluses dans un *annulus*.
- Un ensemble zone-*annulus* représente un cycle complet de croissance.

L'évaluation du moment ou de la saison de capture s'estime quant à elle par l'état de développement de la dernière marque de croissance (zone ou *annulus*).

Cette méthode a toutefois des limites. Elle repose avant tout sur le postulat d'un développement dans un milieu stable. Lorsque ce n'est pas le cas, des marques de croissance surnuméraires peuvent apparaître, lors de perturbations climatiques, écologiques ou physiologiques, comme pendant la reproduction. Les marques sont aussi souvent plus visibles lorsque les saisons sont bien contrastées.

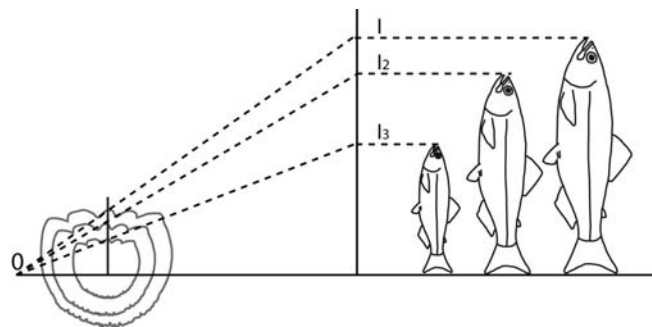


Figure 33 : Corrélation entre la taille de l'écaille et la taille du poisson (modifié de Bertin 1958). 0 correspond au centre de projection ; I, I₂, I₃ correspondent aux longueurs successives.

3.3.2.2. Les écailles

Les écailles constituent l'exosquelette des acanthoptérygiens et sont exclusivement dermiques. On peut les considérer comme le vestige des cuirasses osseuses des poissons les plus archaïques (Placodermes) (Burdak 1986).

Bertin (1958) nous indique l'existence de quatre types d'écailles : les écailles placoïdes qui correspondent aux denticules des élasmobranches ; les écailles ganoïdes, de forme rhombique et à revêtement comparable à de l'émail ; et les écailles cycloïdes et cténoïdes qui, de forme plus ou moins circulaire, sont dépourvues de pseudo-émail et amincies au maximum. Les études sur la structure histologique des écailles permettent de préciser cette classification. Elle se résume à des écailles cosmoïdes, des écailles ganoïdes qui se divisent en écailles paléoniscoïdes et lépisostéoïdes, et la troisième catégorie regroupe les écailles cycloïdes et cténoïdes afin de former des écailles dites *élasmoïdes*.

En ce qui nous concerne, nous sommes en présence d'écailles de type élasmoïde et plus particulièrement d'écailles cycloïdes. L'écaille perd sa couche de ganoïne, devient, dans son ensemble,

osseuse, et se présente comme une plaque mince fichée dans la peau (Bertin 1958). L'écaille élasmoïde se compose de couches minces qui reposent les unes sur les autres. Les écailles sont toujours disposées en rangées transversales et longitudinales à la surface du corps. L'imbrication des écailles garantit un revêtement solide qui ne perturbe pas la flexion du corps du poisson dans ses mouvements. Des reliefs formés de petites crêtes, appelés sclérites, sont aussi caractéristiques de la surface de l'écaille. Ces reliefs renforcent la rigidité de l'écaille (Burdak 1972 in Burdak 1986) et ont un rôle dans la fonction hydrodynamique de l'écaille (Meunier 1982). Sur ces écailles, on distingue plusieurs types de reliefs :

- les crêtes circulaires (les *circuli*) qui sont disposées plus ou moins concentriquement autour du focus ;
- les reliefs rayonnants (les *radii*) qui se présentent sous forme de crêtes ou de sillons radiaires.

Nous nous intéresserons uniquement aux écailles d'ombre commun, *Thymallus thymallus* (Linnaeus 1958), qui sont majoritaires dans le matériel archéologique.

Les écailles de Thymallinae sont de forme polygonale (Figure 34). La présence de *radii* permet de distinguer trois lobes dans le champ antérieur tandis que le champ postérieur est arrondi. Le réseau de *circulii* est déposé concentriquement autour du focus en épousant la forme de l'écaille (Baglinière & Le Louarn 1987).

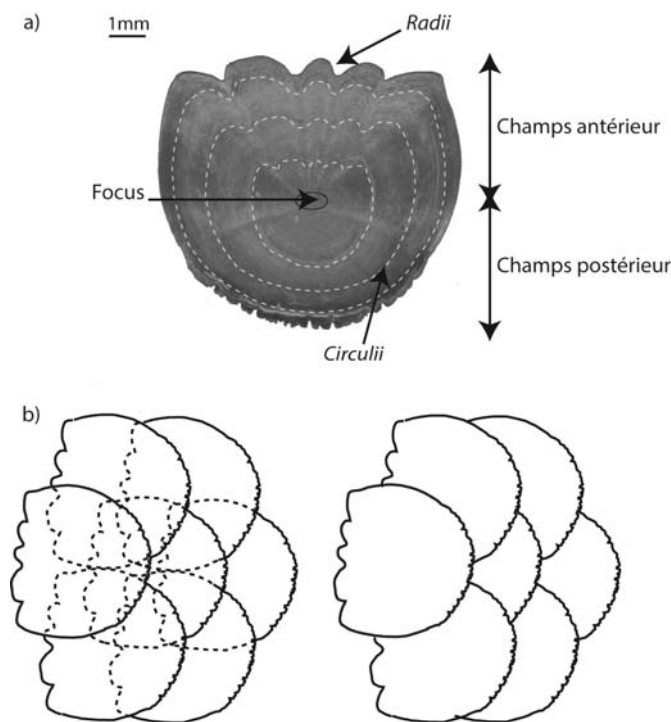


Figure 34 : Ecaille de *Thymallus thymallus* (© E. Guillaud) :

a) Description d'une écaille (Icos-00626)

b) Schéma d'imbrication des écailles dans le revêtement (modifié de Burdak 1986).

La partie en trait continu est celle découverte de l'écaille. La partie en pointillés est la partie cachée.

3.3.2.3. Mise en place du référentiel actuel

3.3.2.3.1. Origine du corpus

Dans le but d'obtenir des résultats applicables au matériel archéologique, il nous a fallu constituer une collection d'écailles actuelles.

Pour cela, nous avons demandé à plusieurs spécialistes de nous envoyer des spécimens. Seuls trois d'entre eux nous ont répondu positivement et nous ont confié un certain nombre d'écailles pour étude (annexe 3) :

- NR = 22 écailles françaises par Henri Persat, du laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés de l'Université de Lyon 1 ;
- NR = 10 écailles suédoises par Henri Persat ;
- NR = 16 écailles suisses par Frédéric Hofmann, de la Direction Générale de l'Environnement de Suisse ;
- NR = 20 écailles finlandaises par Ari Savikko de l'Institut de recherche sur la pêche et la chasse en Finlande.

L'ensemble de ces écailles provient de spécimens capturés à différents mois de l'année. La longueur totale de ces poissons est comprise entre 50 et 944 mm. Les spécimens finlandais ont un poids compris entre 500 et 1 375 g.

Pour chaque poisson, la longueur totale ($L_t \pm 1$ mm) a été mesurée et pour les échantillons provenant de Finlande, le poids total ($W \pm 1$ g) a aussi été enregistré.

L'estimation de l'âge s'est faite avec la collaboration de Kélig Mahé et de Romain Elleboode du pôle de Sclérochronologie de l'Institut Français Recherche pour l'Exploitation de la Mer à Boulogne-sur-Mer. Les écailles ont été observées à l'aide d'une loupe binoculaire (Olympus SZX10) reliée à une caméra haute résolution. L'acquisition, le traitement et l'archivage des données ont été réalisés à partir du logiciel TNPC (Traitement Numérique des Pièces Calcifiées, version 7.0, www.tnpc.fr).

Un premier test d'acquisition des images s'est fait par impression sur film plastique transparent (acétate de cellulose) de 1 mm d'épaisseur. Cette méthode n'a pas été conservée car les écailles se craquellent, voire se cassent en raison de la pression exercée sur elles par la presse (Figure 35).

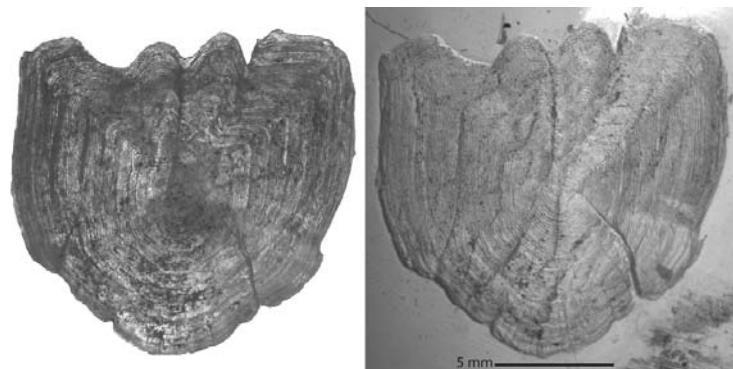


Figure 35 : Impression sur film plastique d'une écaille archéologique d'ombre commun (© R. Elleboode) (à gauche : l'écaille archéologique ; à droite : l'impression sur film).

Toutes les images ont été réalisées en lumière transmise et avec un grossissement x 25. Elles ont ensuite été interprétées par Romain Elleboode et nous-même.

Sur chaque écaille, nous avons mesuré les distances entre le centre et le bord de l'écaille à l'aide d'un axe reliant ces deux points. Des taquets sont placés le long de cette radiale et permettent de calculer les distances entre le nucléus et les différentes zones de croissance observées (Figure 36).

Pour l'estimation de l'âge, pour les spécimens actuels, une convention a fixé au 1^{er} avril la date d'anniversaire par défaut des Salmonidae. Il a aussi été convenu que le dernier anneau est comptabilisé seulement si le poisson a été capturé durant le premier semestre. Pour le second semestre, l'anneau est considéré en formation (WKNARC 2011).

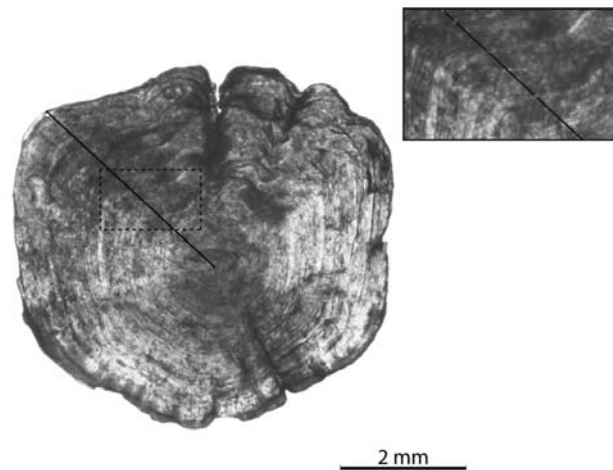


Figure 36 : Lecture d'une écaille archéologique d'ombre commun (© R. Elleboode).
Les taquets (en rouge) représentent les zones de croissance active (dans l'encadré).

Relations allométriques

Les traitements statistiques permettent de comparer les échantillons entre eux, afin de quantifier par la suite les différences qui peuvent exister entre les échantillons.

a. Relation taille du poisson – poids du poisson

Comme nous l'avons vu dans le paragraphe concernant la morphométrie classique (3.1.6), la relation « longueur totale-poids » se caractérise par la formule :

$$W = aL^b$$

- W : poids du poisson (g),
- Lt : longueur totale du poisson (mm),
- a : constante de proportionnalité,
- b : coefficient d'allométrie.

b. Relation Lt – rayon de l'écaille (R₀)

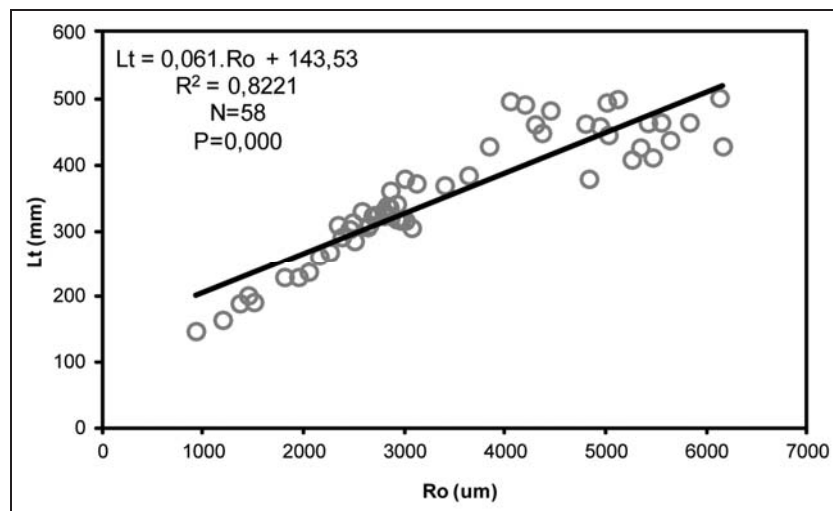


Figure 37 : Relation entre la longueur totale et le rayon de l'écaille de l'ensemble des spécimens actuels d'ombre commun.

L'analyse des variables « longueur totale du poisson » et « rayon de l'écaille » montre une relation significative entre les deux variables ($P = 0,000$) (Figure 37).

Pour l'ensemble des spécimens du référentiel actuel, la relation Lt-R₀ est $R_0 = 1,884.Lt^{0,6448}$ avec $r^2 = 0,90691$ et $n = 58$.

Comme la probabilité est proche de 0, la relation entre R₀ et la longueur du poisson est significativement corrélée ; on peut donc, à partir des mesures faites sur les écailles, estimer la taille du poisson.

c. Relation longueur totale-poids

La relation taille/poids comprend uniquement les échantillons finlandais, soit 20 individus (Figure 38).

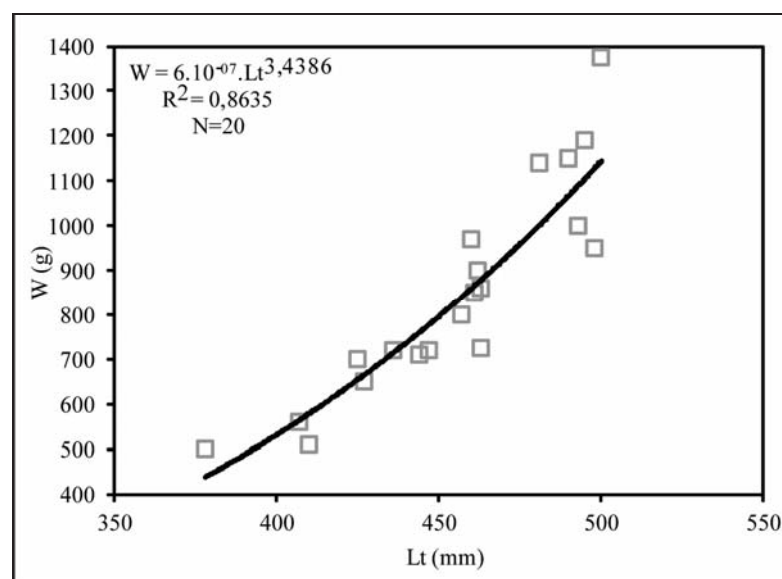


Figure 38 : Relation longueur totale/poids des spécimens finlandais actuels d'ombre commun.

3-Développement méthodologique

L'analyse des variables « longueur totale » et « poids » montre une relation significative ($P = 0,000$). Pour les spécimens finlandais, la relation taille-poids est $W = 6.10^{-07} \cdot L_t^{3,4386}$ avec $r^2 = 0,8635$.

Le coefficient de détermination (R^2) est proche de 1, ce qui indique une corrélation significative du poids avec la taille. Le coefficient d'allométrie de 3,4386 correspond à une allométrie majorante. De ce fait, l'ombre commun finlandais présente une croissance en poids plus rapide que sa croissance en taille.

3.3.2.3.2. Modèle de croissance globale

Il existe plusieurs modèles mathématiques traduisant la croissance des poissons en fonction de leur âge. Le modèle le plus couramment employé pour l'étude des populations de poissons est celui de Von Bertalanffy (1938). Il définit :

- la croissance en taille : $L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})$
- la croissance en poids : $W_t = W_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})$ avec $W_\infty = aL_\infty^b$ (Ricker 1975)

L_t : longueur totale du poisson

W_t : poids du poisson à un âge t

L_∞ : longueur maximale théorique du poisson

W_∞ : poids maximal théorique du poisson

K : coefficient de croissance déterminant la vitesse à laquelle le poisson atteint sa taille maximale

t_0 : âge théorique du poisson lorsque sa taille et son poids sont nuls

Les âges obtenus par la lecture des écailles sont représentés en fonction des longueurs totales des poissons. Les paramètres de croissance ont été calculés pour l'ensemble des spécimens. Afin d'avoir un modèle applicable au matériel archéologique, il a été décidé de réaliser un modèle global incluant l'ensemble des zones géographiques de l'étude (Figure 39).

Lors de cette étude, la taille maximale observée est de 500 mm pour un individu de 9 ans.

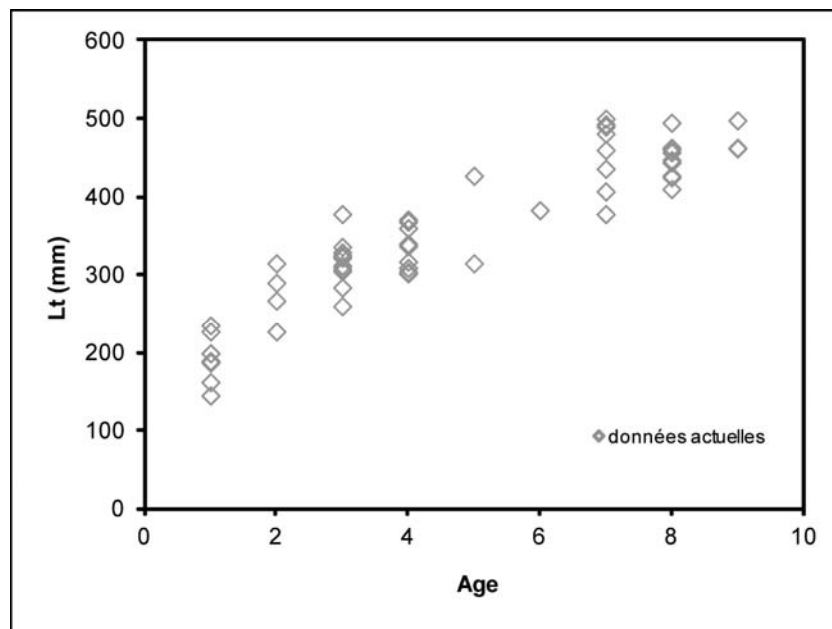


Figure 39 : Croissance des spécimens actuels d'ombre commun, modèle global.

Comme notre référentiel actuel compte peu de spécimens, nous avons comparé la courbe de croissance de nos données avec un modèle de croissance suisse préexistant (Paquet 2002) (Figure 40).

3-Développement méthodologique

La courbe de croissance que nous avons calculée correspond à :

$$L_t = 544,03864 (1 - e^{-0,19499(t-1,3333)}).$$

La courbe provenant des données suisses correspond à :

$$L_t = 384,5 (1 - e^{-0,4007(t-0,0025)}).$$

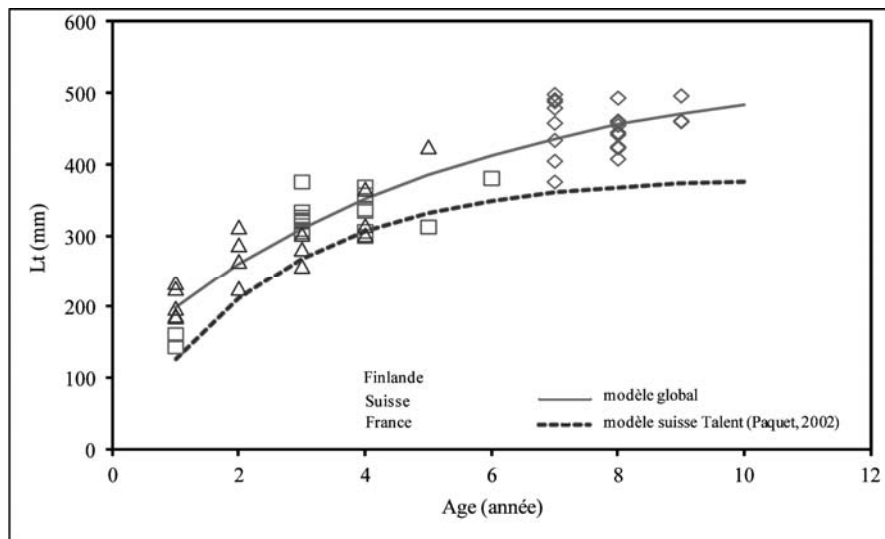


Figure 40 : Modèles de croissance des spécimens actuels d'ombre commun.

Le modèle global indique des différences de croissance entre le référentiel international et le référentiel suisse. Ces différences sont dues aux données finlandaises qui vont étirer la courbe. Il est donc préférable de se baser sur le modèle suisse de Paquet (2002). Ce modèle met en évidence une croissance très proche chez les spécimens provenant de France et de Suisse.

a. Allongement marginal (ou Marginal Increment)

Cela permet de connaître la périodicité de formation des anneaux de croissance. La périodicité d'apparition des anneaux est vérifiée en calculant l'accroissement entre le dernier et l'avant-dernier *annulus*. Cette méthode nécessite d'avoir des poissons actuels pêchés à intervalles réguliers dans le temps (Figure 41).

$$MI = \frac{R_0 - r_n}{r_n - r_{n-1}}$$

R_0 : rayon de l'écaille

r_n : rayon du dernier anneau

r_{n-1} : rayon de l'avant-dernier anneau

$R_0 - r_n$: accroissement

$r_n - r_{n-1}$: accroissement entre le dernier et l'avant-dernier anneau

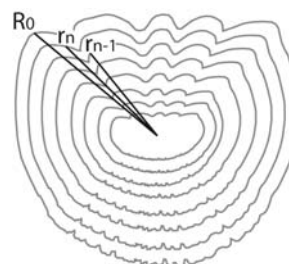


Figure 41 : Calcul de l'allongement marginal.

Grâce à cette méthode, il est possible de définir les mois de capture des spécimens actuels. Cela va permettre d'obtenir un ratio pouvant comparer les différents poissons sans être impacté par le facteur taille. Il va être possible d'utiliser ces résultats pour calibrer nos modèles archéologiques.

Avec la mesure de l'accroissement entre le dernier et l'avant-dernier anneau de croissance, la périodicité de formation des stries de croissance peut être établie (Figure 42).

Sur notre référentiel actuel, nous observons qu'entre mars et juin, nous sommes dans une période active d'allongement. Cela signifie que la distance entre le dernier anneau hivernal et le bord de l'écaille s'accroît. Un ralentissement s'observe en juin, précédant une reprise de croissance.

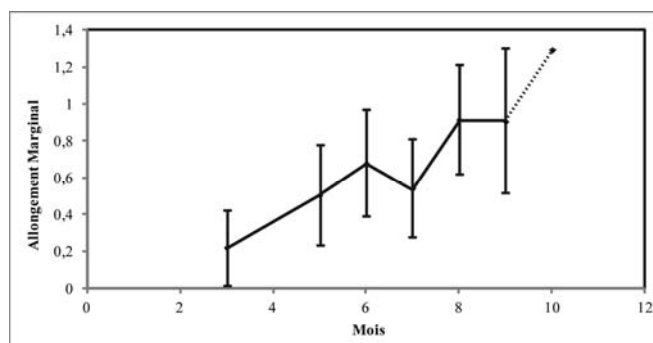


Figure 42 : Valeurs utilisées et calcul de l'allongement marginal de nos spécimens actuels d'ombre commun.

Nous pouvons remarquer qu'il y a une valeur très forte pour octobre (1,29). Elle s'explique par le fait qu'une seule écaille a été utilisée pour ce mois, elle n'a donc pas pu être modérée par les autres mesures. Cette valeur correspond à un spécimen suisse âgé de 3 ans. Il est donc en phase de croissance active pour cette période. Si l'on se fie aux écarts-types des mois de juillet et août, nous observons aussi un chevauchement de ces valeurs avec celles d'octobre.

b. Rétro-calcul

L'utilisation du rétro-calcul permet d'estimer la longueur et le poids des poissons pour lesquels les renseignements sont manquants. Les équations pour reconstituer la taille et le poids sont les suivantes :

$$L_t = b E_t + d \text{ et } W = b E_t + d$$

E_t : taille de l'écaille à un âge t

d : constante (ou ordonnée à l'origine)

b : coefficient de régression (ou pente)

Ces informations nous permettront de recalculer une taille et un poids théoriques pour nos spécimens archéologiques.

En résumé, la scalimétrie offre de nombreux résultats. Parmi les écailles actuelles, par l'utilisation du modèle de Von Bertalanffy, nous avons pu observer qu'il existait une relation entre la taille, le poids et le rayon de l'écaille du poisson. L'étude de l'allongement marginal nous a permis de connaître la périodicité de formation des anneaux de croissance. Grâce à cela, nous avons pu établir un référentiel mensuel pour les captures de nos spécimens actuels applicable au matériel archéologique. L'application du rétro-calcul permettra aussi d'estimer de manière quantitative une taille et un poids théoriques pour nos individus archéologiques.

3.3.3. Taphonomie

Plusieurs études existent ayant pour vocation d'identifier l'accumulateur osseux. L'effet de la digestion des poissons a notamment été étudié sur les carnivores (chien et cochon) et l'Homme (Jones 1984, 1986 ; Nicholson 1991) ainsi que sur la loutre (Nicholson 1991).

En ce qui concerne cette dernière, bien que son alimentation soit essentiellement composée par de poisson, elle est rarement considérée comme un agent d'accumulation, sa présence n'étant pas spécifiquement documentée pour le Paléolithique.

Le but de ce paragraphe est de présenter la première étude taphonomique concernant l'alimentation mais surtout les dommages relatifs à la digestion de la loutre européenne dans le centre de la France. Ce travail va constituer une aide pour comprendre les accumulations osseuses et offre des données supplémentaires pour les analyses taphonomiques.

3.3.2.4. Collecte et préparation du matériel

Au total, 29 épreintes de loutre ont été collectées par Stéphane Raimond sur les bords de la rivière Petite Vézère (45°35'54" N - 1°56'58" E, Corrèze, France) entre le 15/12/2011 et le 25/01/2012 (Epreinte de loutre entière).

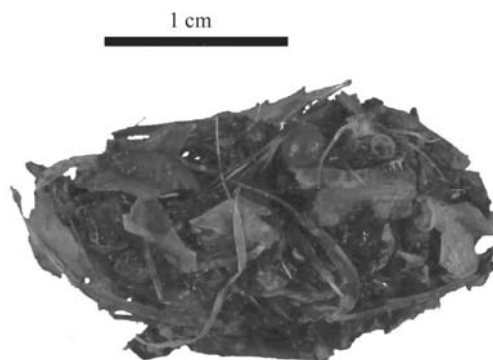


Figure 43 : Epreinte de loutre entière.

Dans la littérature, plusieurs méthodes de préparation sont citées :

- Les épreintes sont trempées dans une solution détergente durant 24 heures puis rincées à l'eau claire et séchées à 50 °C pendant 24 heures (Ludwig *et al.* 2002) ou à 70 °C pendant une heure (Lemarchand 2007).
- Les épreintes sont trempées dans une solution avec des enzymes pendant 3 jours. Elles sont ensuite rincées puis séchées sur du papier filtre (Kortan *et al.* 2010).

L'ensemble de ces méthodes permet d'accélérer le nettoyage. Toutefois, leur utilisation peut conduire à des changements morpho-structuraux de l'échantillon (Fernández Jalvo & Monfort 2008). En effet, l'action des enzymes sur l'os pendant plusieurs jours peut conduire à des altérations pouvant ressembler à des traces de digestion (Denys *et al.* 1995).

Dans cette étude, nous avons préféré nettoyer les épreintes à l'eau claire et à l'aide d'un tamis à maille fine (0,5 mm). Elles sont ensuite mises à sécher à l'air libre sur du papier absorbant.

3.3.2.5. Outils de quantification

Chaque ossement a ensuite été identifié par comparaison anatomique et taxinomique grâce à la collection de référence du MNHN mais aussi par les clés de détermination (Lepiksaar 1994 ; Radu 2005). L'ensemble de ces restes ont été examinés à l'aide d'un microscope binoculaire.

Pour les analyses quantitatives, nous avons utilisé le nombre de restes (NR) et le nombre minimal d'individu (NMI) ainsi que le pourcentage de représentation osseuse (cf. 3.1).

Pour cette étude, nous avons étudié les modifications de surface suivant la méthode de Nicholson (2000). Le pourcentage de surface préservée a été adapté selon la méthode de Villa & Mahieu (1991) :

- a) Absence de dommage : l'os n'est pas altéré.
- b) Minimal : seulement 25 % de l'os est endommagé. La forme de l'os n'a pas changé.
- c) Modéré : seulement 50 % de la surface osseuse est préservée.
- d) Fort à extrême : plus de 75 % de l'os est endommagé.

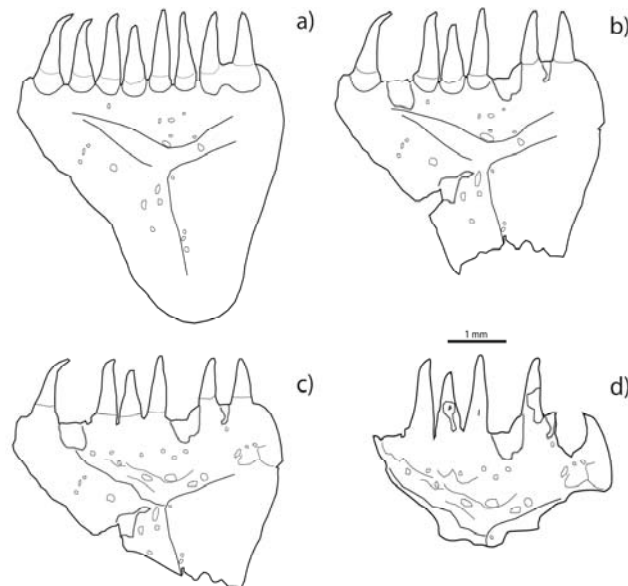


Figure 44 : Pourcentage de surfaces préservées : a) Perte osseuse absente ; b) Perte osseuse minimale (25 %) ; c) Digestion modérée (50 %) ; d) Digestion forte à extrême (75 %).

3.3.2.6. Les altérations observées

Plusieurs altérations ont été observées et seront développées plus amplement dans le chapitre 5. Des déformations ont été observées notamment sur les vertèbres (écrasements) et les dents. Les vertèbres ont aussi subi des altérations osseuses caractérisées principalement par de la fragmentation et de la perte osseuse. L'action des sucs gastriques a aussi causé un polissage de la surface osseuse.

En conclusion de cette étude, la loutre laisse des traces visibles sur les ossements. La conservation anatomique, la fragmentation, les altérations de surface sont caractéristiques du groupe des carnivores, selon les classifications de Dodson & Wexlar (1979) et Andrews (1990). Cette étude confirme les résultats des travaux précédemment réalisés (Nicholson 1991).

4. DE POTENTIELS ACCUMULATEURS

Si l'accumulation est formée de restes d'une prédation, l'identification du prédateur sera plus complexe. Durant le Paléolithique supérieur, il est attesté que les groupes humains et certaines espèces partagent le même habitat. Un abri sous-roche peut servir aussi bien de refuge à l'Homme et aux carnivores que d'endroit où nicher pour les oiseaux (Brugal & Fosse 2004). L'utilisation de référentiels actualistes peut s'avérer utile dans la caractérisation de l'assemblage : les critères à prendre en compte sont la taille des proies, les stigmates de prédation (digestion, impacts de dents lors de la manducation) ou anthropiques (traces de découpe). L'étude de la répartition spatiale de ces restes peut aussi fournir des indications.

Actuellement, les agents qui peuvent contribuer à l'accumulation des restes piscicoles dans une grotte sont de plusieurs types. Parmi les rapaces diurnes, le pygargue à queue blanche (*Haliaeetus albicilla* (Linnaeus 1758)) et le balbuzard pêcheur (*Pandion haliaetus* (Linnaeus 1758)) ; pour les rapaces nocturnes, la chouette Harfang (*Nyctea scandiaca* (Linnaeus 1758)) et le hibou grand-duc (*Bubo bubo* (Linnaeus 1758)). Pour les carnivores, l'ours brun (*Ursus arctos* (Linnaeus 1758)), les canidés (*Canis lupus* (Linnaeus 1758) ; *Vulpes vulpes* (Linnaeus 1758)) ou encore la loutre (*Lutra lutra* (Linnaeus 1758)) sont envisagés. Enfin, il faut bien sûr considérer l'apport humain dans ces accumulations.

4.1. LA TAPHONOMIE

Dans les années 1900, les paléontologues s'aperçoivent du caractère incomplet des archives paléontologiques. Ils s'intéressent alors aux processus conduisant à la fossilisation (Efremov 1950). Richter (1928 in Efremov 1940), dans la lignée de l'école allemande, s'attache à la reconstitution des paléo-environnements en étudiant les processus *post mortem*. Pour cela, il définit la notion d'*actuopaléontologie*. Cette dernière cherche à comprendre les phénomènes paléobiologiques à l'aide des études taphonomiques actualistes. Efremov critique l'*actuopaléontologie* et crée dès 1940 une nouvelle branche de la paléontologie : la taphonomie. Cette nouvelle science a pour objectif d'étudier la « *transition des restes d'animaux de la biosphère à la lithosphère* » (Efremov 1950) afin de mettre en avant les différences existant entre les communautés vivantes et les assemblages fossiles qui nous parviennent.

À partir des années 1980, les études taphonomiques se développent de par le monde avec de nombreuses directions de recherche ; c'est pourquoi Lyman (2010) souhaite attirer l'attention sur la multiplication des mauvaises définitions données à la taphonomie. Cette dernière ne doit concerner que les « *process de formation non culturelle* » qui vont influencer les enregistrements des archéologues.

La taphonomie s'intéresse donc à la nécrologie (de la mort à la décomposition des organismes) et à la biostratinomie (histoire sédimentaire jusqu'à leur enfouissement). Elle prend aussi en compte l'ensemble des biais qui interagissent avec l'assemblage au cours et pendant son enfouissement, comme par exemple les processus diagénétiques (altérations chimiques et mécaniques), les phénomènes de désarticulation et/ou fragmentation, les phénomènes de transport, de conservation... ce qui entraîne une conservation préférentielle des assemblages.

Le terme *taphonomie* vient du grec *taphos*, qui signifie « tombeau », et *nomos* pour « lois ». Cette branche de la paléontologie sera vite intégrée dans les études archéologiques (Patou-Mathis 1994).

Lyman (1987, p. 94) a redéfini cette discipline comme « *la science traitant de tous les processus post-mortem, pré- et post-enfouissement des restes osseux* ». L'ensemble de ces processus conduit à l'introduction de biais dans la composition de l'assemblage.

L'étude du matériel osseux doit tenir compte de cette histoire taphonomique car de nombreux facteurs ont pu agir entre l'état initial de biocénose et l'état final de taphocénose. Ces processus taphonomiques ont un rôle important dans la perte d'information, et il ne restera à la fouille qu'un faible échantillon plus ou moins représentatif de la biocénose (Behrensmeyer 1975).

Plusieurs modes d'accumulation sont possibles : la nécrocénose, la catastrophocénose ou encore la coprocénose.

- Nécrocénose et catastrophocénose :

De nombreux événements peuvent causer une mort dite *naturelle* ou *catastrophique* des animaux. Un événement climatique (incendie, inondation, glissement de terrain, sécheresse...) est considéré comme un accumulateur dit *catastrophique* (Andrews 1990 ; Lyman 1994).

L'accumulation la plus fréquente reste cependant le piège naturel (chute dans un aven ou une crevasse). Cela donne des informations sur les animaux présents à un moment donné dans un environnement spécifique. Andrews (1990) indique cependant que ce type d'assemblage est moins représentatif de l'environnement que les assemblages issus de la prédation.

- Coprocénose :

De nombreux prédateurs comme les carnivores ou les rapaces peuvent être des accumulateurs. Certains ne digèrent pas la totalité des proies ingérées, et des éléments comme les os, les poils ou encore les plumes peuvent se retrouver dans leurs déjections (fèces) ou réjections (pelotes). Selon Denys (1985) et Andrews (1990), ces assemblages peuvent fournir une image représentative du biotope. Pour découvrir le prédateur accumulateur, il va falloir se référer au principe d'actualisme. Ces informations se retrouvent dans les assemblages fossiles et peuvent aider à la compréhension d'éventuels biais dans la représentation paléo-environnementale de ces derniers (Andrews 1990). S'il s'agit d'une espèce opportuniste, ses proies constitueront une bonne représentation des populations naturelles au moment de la chasse, et les conclusions environnementales seront fiables. Au contraire, s'il s'agit d'un prédateur spécialisé, il y aura surreprésentation d'une ou plusieurs espèces proies, ce qui risquera de fausser les interprétations (Andrews 1990). D'après Mallye (2007), les accumulations peuvent aussi se faire sans que l'animal ait été une proie. Par exemple, les porcs-épics ou encore les blaireaux vont avoir tendance à faire des accumulations d'ossements dans leurs terriers.

4.2. LES ACCUMULATIONS MULTIPLES

Durant le Paléolithique, lorsque les cavités ne sont pas occupées par l'Homme, d'autres animaux peuvent s'y abriter. Cela entraîne des perturbations des dépôts préexistants ainsi que la création de nouvelles accumulations osseuses. La multiplicité des prédateurs peut rendre complexe l'identification du principal accumulateur des restes de poissons. De plus, dans de nombreux cas, les ossements de poissons sont découverts dans des zones riches en microfaune et dépourvues d'industrie humaine.

Si l'on considère que plusieurs catégories de vestiges ont une répartition spatiale similaire, cela signifie qu'ils partagent la même histoire (Vilette 1983). Il est donc important d'étudier la répartition spatiale, les mélanges avec l'industrie humaine ou encore avec la microfaune. Cette information permettra par la suite d'effectuer une comparaison avec le spectre alimentaire des prédateurs incriminés. Dans de nombreux cas, les altérations post-dépositionnelles et le manque de référentiels taphonomiques ne permettent pas d'incriminer une catégorie précise de prédateur (annexe 2).

4.3. LA FAUNE AVIAIRE

La nomenclature suivie reprend la classification d'Howard & Moor utilisée dans Avibase (<http://avibase.bsc-eoc.org/avibase.jsp>).

De nombreux oiseaux, notamment des rapaces, consomment du poisson, à des degrés divers. Ils peuvent donc être considérés comme ayant un rôle significatif dans l'accumulation des restes de poissons. Ils sont capables d'accumuler des proies relativement lourdes et de diversifier ainsi leur régime alimentaire.

Parmi les oiseaux exploités par les Magdaléniens, les lagopèdes (*Lagopus* sp.) et la chouette Harfang (*Bubo scandiaca*) sont les plus représentés. Viennent ensuite le tétras-lyre (*Lyrurus tetrix*), le chocard à bec jaune (*Pyrrhonorax graculus*), le canard colvert (*Anas platyrhynchos*) et le Grand corbeau (*Corvus corax*) (Vilette 1983 ; Laroulandie 2003). D'autres oiseaux, n'ayant pas été capturés par l'Homme, ont pu les côtoyer, comme par exemple le hibou grand-duc (*Bubo bubo*).

Chez les rapaces, les proies consommées subissent l'action des sucs digestifs. Ceux-ci détruisent les chairs mais aussi les plumes, poils et ossements des petits vertébrés. Ces résidus s'agglomèrent entre eux dans le gésier et sont régurgités au bout de quelques heures. Les rapaces peuvent rejeter plusieurs pelotes et chacune peut contenir un ou plusieurs individus (Chaline 1974 ; Denys 1985 ; Andrews 1990).

4.3.1. Les rapaces diurnes

Ils chassent le jour et au crépuscule. Ils peuvent capturer en quantité une grande diversité de petits mammifères. Ils avalent les plus petites proies et déchirent des morceaux de chair avec leur bec pour les proies plus grandes. Les sucs gastriques sont plus corrosifs que ceux des rapaces nocturnes.

4.3.1.1. Le pygargue à queue blanche

Haliaeetus albicilla (Linnaeus 1758)

Ordre : Falconiforme

Famille : Accipitridae

Le pygargue est un aigle migrateur très corpulent et de grande taille. Il vit généralement au bord des mers, des rivages lacustres ou encore à proximité des fleuves, là où la faune piscicole est abondante.

Pour son alimentation, il n'est pas aussi spécialisé que le balbuzard pêcheur et c'est plutôt un oiseau opportuniste. Il peut consommer aussi bien des poissons que des oiseaux aquatiques. Il peut aussi se nourrir de charognes laissées par les loutres. Lorsqu'il consomme un poisson, il en abandonne la tête. Parmi les spécimens qu'il consomme, on retrouve des cyprinidés (particulièrement le gardon), le brochet, des salmonidés (saumon et truite) ainsi que l'anguille. C'est un pêcheur capable de capturer des poissons de plusieurs kilos. Les spécimens varient principalement entre 0,5 et 3 kg.

Il se répartit dans divers biotopes comme les déserts, les steppes, la taïga ou encore la toundra. Actuellement, on en retrouve au Groenland, dans le nord de l'Europe et en Sibérie. Trois pays accueillent une forte population de pygargues à queue blanche : la Norvège, l'est de l'Allemagne et la Pologne (Cramp & Brooks 1983 ; Géroutet 1984).

4.3.1.2. Le balbuzard pêcheur

Pandion haliaetus (Linnaeus 1758)

Ordre : Falconiformes

Famille : Pandionidae

Le balbuzard pêcheur est un rapace spécialisé. Toute l'année, il se nourrit de poissons qu'il capture à la surface de l'eau. Ces derniers pèsent généralement entre 200 et 300 g en moyenne mais peuvent atteindre exceptionnellement 1 kg et plus. Il capture ses proies en plongeant et peut atteindre jusqu'à 1 m de profondeur. Si le poisson capturé est trop grand et lourd (au-delà de 3 kg), il arrive que l'oiseau se noie. Une mention (Kruse 1959) indique qu'il est l'un des principaux prédateurs de l'ombre arctique (*Thymallus arcticus*). Au moment de consommer sa proie, il commence par la tête. La consommation peut être très importante : jusqu'à 400 g de poisson quotidiennement avec une préférence pour la perche, le brochet et le saumon. Il a été évalué à 3 quintaux le poids total de poissons ingérés de mars à septembre par un couple et trois jeunes (in Le Gall 1999a).

Le balbuzard séjourne à proximité de milieux aquatiques : bord des lacs, fleuves, grands étangs, rivières, mais aussi parfois côtes maritimes. Lorsque le paysage l'autorise, il niche volontiers en falaise, sinon son nid est plutôt établi sur un arbre. Cet oiseau possède l'une des plus grandes aires de répartition. Il niche en Europe, Asie, Afrique, Australie et Amérique du Nord. En hiver, il quitte les régions nordiques et migre vers des climats plus cléments. Les oiseaux européens vont hiverner en Afrique subsaharienne, les nord-américains en Amérique centrale et du Sud, les oiseaux du nord de l'Asie sur le continent indien et en Asie du Sud-est. Le seul continent où le balbuzard est absent actuellement est l'Antarctique (Cramp & Brooks 1983 ; Géroutet 1984).

4.3.1.3. Le grand cormoran

Phalacrocorax carbo (Linnaeus 1758)

Ordre : Pelecaniformes

Famille : Phalacrocoracidae

Le grand cormoran est un rapace qui se nourrit principalement de poissons et d'invertébrés aquatiques. Durant la période de reproduction, il peut pêcher jusqu'à deux fois par jour en moyenne. Généralement, il plonge à faible profondeur et capture des poissons dont la taille peut varier de quelques centimètres à plus de 70 cm. La majorité des captures se trouve aux alentours de 10-35 cm. Certains grands cormorans peuvent exceptionnellement capturer des Salmonidae dont la masse dépasse le kilogramme (Broyer 1996 ; Engström 1997). Cet oiseau peut consommer jusqu'à 800-860 g de poissons journalièrement, mais cette ration peut diminuer en période d'incubation (Dirksen *et al.* 1995).

Le grand cormoran est un oiseau grégaire qui se rencontre sur tous les types de cours d'eau (rivières, lacs, littoraux) de faibles profondeurs. Il niche en colonie, sur le sol, les corniches de falaise ou encore les pentes abruptes. On retrouve cet oiseau dans de nombreuses régions à l'exception de l'Amérique du Sud et de l'Antarctique (Lekuona & Campos 1998). En période hivernale, les populations du nord de l'Europe vont migrer vers le sud.

4.3.1.4. Autres

Quelques accipitridés peuvent, dans une moindre mesure, consommer du poisson. C'est le cas de l'aigle criard (*Aquila clanga* (Pallas 1811)), du milan royal (*Milvus milvus* (Linnaeus 1758)) et du milan noir (*Milvus migrans* (Boddaert 1783)).

L'aigle criard fréquente les lieux humides d'Europe orientale et d'Asie et niche dans un arbre. Il chasse surtout des hérissons, des campagnols, des taupes, des oiseaux (gallinacés, rallidés, anatidés, corvidés) ainsi que des lézards et des serpents. Il peut aussi consommer des poissons soit en pêchant, soit en récupérant les carcasses (Géroudet 1978). Une étude effectuée dans la région de la Polésie (Biélorussie) indique que le poisson représente moins de 1 % de l'alimentation. Les espèces capturées sont essentiellement des cyprinidés (Dombrovski 2010).

Le milan royal est un oiseau migrateur. Actuellement, on le trouve en France entre février et octobre. Il niche dans un arbre. Il chasse les rats, les campagnols, les lapins, les lézards ou encore les grenouilles. Il pratique aussi le charognage en consommant des animaux morts ou des poissons et peut voler la nourriture d'autres oiseaux en vol (Géroudet 1978). Par exemple, des restes de brochet ont été découverts dans le contenu stomacal de milan royal durant l'été 1994-1995 dans le nord de l'Écosse (Wildman *et al.* 1998).

Le milan noir vit en groupe dans de grands arbres. Il affectionne les milieux humides comme les bords de lac et de rivière et pratique le charognage. Quelques études indiquent qu'il peut consommer du poisson. Une étude réalisée près du lac Lugano (pré-Alpes italienne) montre que la consommation de poisson compose plus de 60 % de son alimentation et qu'il affectionne plus particulièrement les cyprinidés (Sergio 1999). Une autre étude, effectuée dans la province de Madrid à la confluence entre la rivière Jarama et la rivière Manzanares, indique une consommation de poisson pouvant aller de 3 à 13 % selon la saison. Le milan noir semble être un prédateur opportuniste qui peut se spécialiser dans la capture des proies les plus disponibles dans son milieu de vie (Blanco 1997). Ces études sont toutefois à relativiser car même si le poisson peut apparaître dans le spectre alimentaire, il ne s'agit pas d'une proie majoritairement consommée.

4.3.2. Les rapaces nocturnes

Ils chassent préférentiellement de nuit mais certaines espèces sont aussi actives à l'aube et au crépuscule. Ils avalent généralement des proies entières mais quand elles sont trop grandes, ils procèdent comme les rapaces diurnes. Le degré de digestion est généralement plus faible que chez les rapaces diurnes.

4.3.2.1. La chouette Harfang (ou Harfang des neiges)

Bubo scandiaca (Linnaeus 1758)

Ordre : Strigiformes

Famille : Strigidae

La chouette Harfang vit principalement dans un milieu ouvert de type toundra arctique, dans les régions circumpolaires. Elle niche en hauteur, sur des pans rocheux déneigés avec une vue sur l'ensemble du territoire. Elle requiert un environnement avec suffisamment de microfaune et un accès à l'eau (Cramp & Brooks 1985). Partiellement migratrice et nomade, elle a des mœurs diurnes et nocturnes (Patterson 2007). La Harfang niche au sol, déposant ses œufs dans une sorte de cuvette ; elle ne fréquente apparemment pas les falaises.

4-De potentiels accumulateurs

Elle consomme principalement des lemmings (*Lemmus* sp.) ou des rongeurs (comme des *Microtus* sp., ou encore des *Clethrionomys* sp.), mais aussi des lapins (*Oryctolagus cuniculus*) et des oiseaux de taille moyenne (lagopèdes par exemple). Lorsque les proies font défaut, il lui est possible de chasser davantage d’oiseaux, voire de pratiquer la pêche (Géroutet 1984 ; Cramp & Brooks 1985).

4.3.2.2. Le hibou grand-duc

Bubo bubo (Linnaeus 1758)

Ordre : Strigiformes

Famille : Strigidae

Considéré comme l’un des plus grands rapaces nocturnes d’Europe, il vit principalement dans les zones rocheuses et montagneuses ou dans les escarpements bordant les vallées fluviales, avec une alternance de zones boisées et ouvertes. Il chasse préférentiellement dans les espaces ouverts (Jürgen 1995). Il est présent de l’Europe à l’Afrique du Nord en passant par l’Asie orientale. En France, on le trouve surtout dans le Sud.

L’alimentation du grand-duc se compose essentiellement de campagnols, mulots et autres petits rongeurs, puis viennent les lagopèdes, hérissons, écureuils et mustélidés. Il peut occasionnellement capturer d’autres oiseaux (canards, gallinacés, foulques, rapaces), des reptiles, des amphibiens ou plus rarement des poissons (Géroutet 1984).

De nombreux auteurs ont découvert des restes de poisson dans les pelotes qu’ils ont étudiées (Tableau 3).

Localisation	Espèces retrouvées	% dans l'alimentation	Source
Basse-Provence (France)	Indéterminé	1,34	(Bayle <i>et al.</i> 1987)
Lozère (France)	Indéterminé	4,86	(Malafosse 1984)
Luberon (France)	Indéterminé	1,7 - 7,6	(Penteriani <i>et al.</i> 2002)
Meyrargues (France)	<i>Leuciscus cephalus</i> , <i>Leuciscus</i> sp., <i>Barbus barbus</i> , Indéterminé	5,76	(Le Gall 1999a)
Mirabeau (France)	<i>Rutilus rutilus</i> , <i>Barbus barbus</i> , <i>Leuciscus cephalus</i>	7,32	(Le Gall 1999a)
Florac (France)	<i>Leuciscus</i> sp., <i>Barbus barbus</i> , <i>Salmo trutta</i>	7,38	(Le Gall 1999a)
Sainte-Enimie (France)	<i>Leuciscus leuciscus</i> , <i>Leuciscus cephalus</i> , <i>Salmo trutta</i>	3,25	Le Gall, 1999
Méditerranée (Espagne)	<i>Barbus barbus</i> , <i>Chondrostoma polylepis</i>	1,7	(Hiraldo <i>et al.</i> 1975)
Piénines (Slovaquie / Pologne)	<i>Squalius cephalus</i> , Indéterminé	2,0	(Bocheński 1960)
Hautes Tatras (Slovaquie / Pologne)	<i>Salmo trutta</i>	1,0	(in Russ 2010)
Oberengadin (Suisse)	<i>Cyprinus carpio</i> , <i>Squalius cephalus</i> , Salmonidae indéterminé	2,6	(in Russ 2010)
Saillon (Suisse)	<i>Squalius cephalus</i>	0,9	(in Russ 2010)
Alpes (Suisse)	<i>Cyprinus carpio</i> , <i>Squalius cephalus</i>	5,0	(Bocheński 1960)
Suède	<i>Esox lucius</i> , <i>Perca fluviatilis</i> , <i>Lota lota</i> , Cyprinidae, Salmonidae, Indéterminé	1,6 - 11,0	(in Russ 2010)
Îles Åland (Finlande)	Indéterminé	1,0	(in Russ 2010)
Laponie	<i>Esox lucius</i> , <i>Lota lota</i> , Salmonidae	0,2 - 2,1	(in Russ 2010)

4-De potentiels accumulateurs

Tableau 3 : Consommation de poissons par le hibou grand-duc (exemples sur la France, l'Espagne, la Slovaquie/Pologne, la Suisse, la Suède, la Finlande et la Laponie).

D'après les observations actualistes faites sur plusieurs régions, la proportion de poissons peut s'élever à 6 % des espèces consommées, voire jusqu'à 11 % au maximum pour la Suède. Le poids de ses proies peut varier de 200 à 1 900 g (Morel & Birchler 1990). Il peut capturer des spécimens faisant jusqu'à 50 cm mais semble préférer les poissons plus modestes. Les poissons d'eau douce sont privilégiés et plus particulièrement les cyprinidés, notamment le chevaine (*Squalius cephalus*).

Le hibou grand-duc est considéré comme un agent accumulateur au sein de plusieurs sites archéologiques (e.g. Andrews 1990 ; Laroulandie 2008 ; De Cupere *et al.* 2009).

Parmi les strigidés, la chouette hulotte (*Strix aluco* (Linnaeus 1758)), la chouette effraie (*Tyto alba* (Scopoli 1769)) et le moyen-duc (*Asio otus* (Linnaeus 1758)) peuvent consommer de manière anecdotique du poisson.

La chouette hulotte niche dans un trou d'arbre et chasse préférentiellement des rongeurs, des petits oiseaux et des insectes, mais peut à l'occasion consommer du poisson. Géroutet (1978) cite plusieurs exemples de consommation de poisson par ce rapace, comme par exemple en Norvège, où Hagen recense 7 poissons sur 908 proies consommées, et en Europe centrale, où Uttendoerfer signale 404 poissons sur 58 500 vertébrés décomptés dans des pelotes provenant de 500 sites.

La chouette effraie niche dans les rochers et consomme peu de poissons. Uttendoerfer décompte un seul poisson dans l'étude de pelotes contenant plus de 77 602 vertébrés et 74 250 mammifères (Géroutet 1978). Elle se nourrit principalement de petits rongeurs, d'insectivores et de petits oiseaux. L'étude de pelotes de rejections par Bogiatto *et al.* (2006) a révélé que les restes de poissons pouvaient représenter plus de 70 % de l'alimentation de cet oiseau. La présence d'autant de restes de poissons pourrait être due à l'opportunisme de la chouette effraie et à une facilité de capture des poissons consommés.

Le moyen-duc niche préférentiellement dans les arbres. Seule l'étude d'Uttendoerfer (in Géroutet 1978) indique la consommation d'un poisson sur plus de 57 522 proies consommées.

4.3.3. Prédateurs de poissons

Le pygargue à queue blanche et le balbuzard pêcheur sont des espèces piscivores mais elles ne semblent pas vivre dans le même biotope que celui reconstitué pour Le Taillis des Coteaux au Magdalénien. Le pygargue préfère les falaises rocheuses des milieux plutôt forestiers tandis que le balbuzard niche essentiellement dans des arbres ou sur des blocs rocheux au milieu de cours d'eau. De plus, l'existence de restes d'anguille dans le matériel atteste d'une pêche crépusculaire ou nocturne. Parmi les rapaces nocturnes, la chouette harfang est attestée sur le site par la présence de quelques restes osseux ayant subi des altérations humaines. Bien que le hibou grand-duc en soit absent, il est considéré comme un prédateur opportuniste. Là aussi, la reconstitution des poids des espèces piscicoles présentes ainsi que la répartition spatiale des sites seront des indices à suivre pour identifier le rôle des rapaces dans l'accumulation des restes ichtyofauniques.

4.3.4. Signatures taphonomiques

Quelques études (Le Gall 1999a ; Rambaud 2004 ; Russ 2010) ont cherché à identifier la signature taphonomique des oiseaux et plus particulièrement du hibou grand-duc.

Russ (2010) a fait son expérimentation par le biais de l'alimentation contrôlée. Trois spécimens adultes de hibou grand-duc ont été nourris avec des poissons. Un premier test consistant à

donner des têtes de saumon et des truites complètes de 280 mm n'a pas été concluant, ces oiseaux étant nés en captivité et n'ayant été nourris que de poulets réformés et de rats juvéniles. Le poisson ne semble donc pas être reconnu comme aliment. Un second test a été réalisé en camouflant des petites truites dans des carcasses de rats juvéniles. Parmi les pelotes de réjection contenant du poisson, la préservation des éléments osseux est relativement bonne. Les restes retrouvés appartiennent au squelette entier du poisson, écailles comprises. Rambaud (2004) et Le Gall (1999a) ont quant à eux étudié des pelotes de grand-duc récoltées en milieu naturel. Bien que le poisson ne soit pas un mets prédominant dans l'alimentation, quelques restes ont été retrouvés. Les stigmates visibles sont de deux ordres (Le Gall 2011) :

- La préparation et l'ingurgitation des proies laissent des traces de déformation, d'arrachement, d'enfoncement, de fracture ou encore d'impact principalement sur les os crâniens.
- La digestion laisse des marques d'abrasion, d'exfoliation ou encore de coloration. Les traces de digestion restent toutefois assez faibles comparées à d'autres prédateurs. Il est envisageable que les processus post-dépositionnels fassent disparaître ces stigmates (Figure 45).

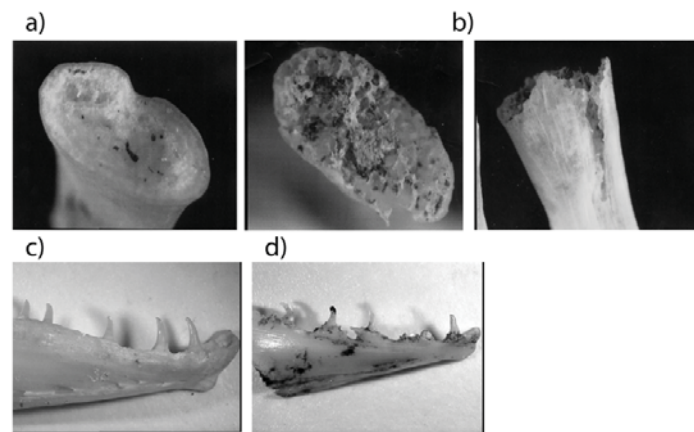


Figure 45 : Impact de la digestion du hibou grand-duc sur des ossements de truite commune (modifié de Rambaud 2004) :

- a) Cératoyal de comparaison, non digéré
- b) Cératoyal digéré. La digestion fait apparaître la structure alvéolaire de l'os
- c) Dentaire de comparaison, non digéré
- d) Dentaire après digestion. La digestion est principalement localisée dans les espaces inter-dentaires.

4.4. LA FAUNE CARNIVORE

Erlandson & Moss (2001) ont identifié plusieurs familles de carnivores pouvant être des accumulateurs de restes de poissons. Malgré cela, peu d'études ont été consacrées aux traces de digestion laissées par les carnivores. Jones (1984) s'est principalement intéressé aux ossements de poissons ingérés par le cochon, le chien et l'Homme. D'autres travaux portent sur le surmulot (Wheeler & Jones 1989), la loutre (Nicholson 1991) ou encore l'ours brun d'Amérique du Nord (Endacott 2001 ; Russ 2010).

Les petits mammifères carnivores (Canidae, Felidae, Mustelidae) chassent préférentiellement la nuit. Ils engendrent d'importantes modifications sur les os de leurs proies. Les carnivores peuvent constituer des accumulations importantes de déjections notamment pour marquer leur territoire.

Lyman (2002) indique que pour des sites côtiers, il ne faut pas négliger l'impact des animaux aquatiques comme le castor, le rat musqué ou encore les Pinnipèdes. Quoi qu'il en soit, fournir une liste complète des potentiels accumulateurs de poissons n'est pas une chose aisée.

4.4.1. Les ursidés : l'ours brun

Ursus arctos (Linnaeus 1758)

Ordre : Carnivora

Famille : Ursidae

L'ours brun est un omnivore opportuniste. Son régime alimentaire est influencé principalement par les saisons. Environ 80 % de son alimentation sont composés de végétaux et 20 % regroupent les animaux (mammifères sauvages, oiseaux, reptiles, grenouilles, mollusques) et le miel (Prade & Camarra 1992). L'ours brun est considéré comme un grand ichtyophage par l'image que l'on a de ceux vivant en Alaska et en Russie (Lauzet 2009). Ces derniers profitent de la grande concentration de saumons sur un même cours d'eau pour les capturer. En France, Coutureau (1954) a observé des ours bruns dans les montagnes pyrénéennes. Il indique que ces derniers n'ont pas la possibilité de pêcher lorsque le courant est trop fort. Ils préfèrent les cours d'eau plus calmes avec une meilleure visibilité, et y capturent principalement des truites. De rares témoignages indiquent que l'ours brun peut remonter le courant d'une rivière en inspectant le fond.

Actuellement, l'ours brun se répartit dans les parties boréales de l'Eurasie et de l'Amérique.

4.4.2. Les canidés

4.4.2.1. Le loup

Canis lupus (Linnaeus 1758)

Ordre : Carnivora

Famille : Canidae

C'est un animal qui a peu d'exigences en ce qui concerne son habitat. Il peut vivre aussi bien dans des toundras que dans des taïgas. Il s'adapte aussi très bien à la vie dans les steppes, la haute montagne, les forêts ou les zones marécageuses. Actuellement, le loup passe l'hiver dans les forêts montagnardes et l'été, il diversifie ses milieux de vie.

Le loup est un animal carnivore, vivant en meute, qui chasse principalement le gros gibier. Il a tendance à consommer ses proies sur place.

D'après les études faites par le Parc National du Mercantour, les loups se nourrissent majoritairement d'ongulés sauvages (chamois, mouflons, bouquetins, cerfs...) et domestiques (brebis, chèvres). Viennent ensuite les mammifères de taille moyenne (marmottes, lièvres, renards...) et les micromammifères, les insectes, les fruits (myrtilles notamment) et, plus exceptionnellement, les poissons (Mech & Boitani 2003 ; Dupérat 2005). Une étude portant sur le comportement alimentaire du loup canadien (le long de la côte de la Colombie-Britannique) montre une consommation de saumons pouvant aller jusqu'à 8 % du spectre alimentaire. Ce dernier est capturé uniquement en automne, lors de la période du frai (Darimont & Paquet 2000). Dans la plupart des cas, la consommation se fait sur la rive. Les adultes consomment exclusivement la tête du saumon (Darimont *et al.* 2003).

4-De potentiels accumulateurs

4.4.2.2. Le renard roux

Vulpes vulpes (Linnaeus 1758)

Ordre : Carnivora

Famille : Canidae

Le renard est un omnivore opportuniste. Son régime alimentaire varie en fonction des saisons, du biotope et des disponibilités alimentaires. Généralement, il se nourrit de campagnols qui peuvent représenter plus de 50 % de son régime alimentaire.

Durant la saison estivale, il peut s'attaquer à des proies plus grosses telles que le lapin, le lièvre, les jeunes cerfs et chamois. Il consomme aussi beaucoup de fruits et de baies ainsi que des insectes et des lombrics. Au bord d'un cours d'eau poissonneux et peu profond, il est capable de pêcher des truites pesant jusqu'à 2 kg. Il lui est aussi possible de consommer les restes de repas du balbuzard (Jost & Jost 2005). Durant la saison hivernale, il adopte un comportement plus facilement charognard.

Le renard occupe quasiment tous les types de milieux possibles. Cependant, il semble préférer les milieux semi-ouverts (Thévenin 1952).

4.4.3. **Les mustélidés : la loutre européenne**

Lutra lutra (Linnaeus 1758)

Ordre : Carnivora

Famille : Mustelidae

La famille des mustélidés se divise en plusieurs sous-familles réparties en Europe, en Amérique et en Asie. La loutre appartient aux Lutrinés. Elle est considérée comme le plus gros carnivore aquatique de France (Wayre 1979). La loutre est répandue sur la zone paléarctique. Elle a colonisé l'Europe de l'Ouest, l'Eurasie et l'Asie. Elle est actuellement absente des pôles. On la trouve dans l'ensemble des biotopes aquatiques : cours d'eau, lacs et étangs, marais, estuaires et rivages marins. Elle peuple actuellement les milieux aquatiques mésotrophiques et eutrophiques non perturbés par l'Homme. La loutre est ichtyophage, elle consomme quotidiennement entre 10 et 15 % de son poids en poisson (Bouchardy 1986). Les espèces piscicoles consommées varient en fonction des milieux. Opportuniste, elle s'adapte et peut ingérer, outre des proies piscicoles, des campagnols, des amphibiens, des lagopèdes, des oiseaux aquatiques, des mollusques ou encore des aireselles et autres baies sur la fin de l'été. La loutre peut ingérer des poissons morts et parfois traîner une carcasse, de saumon par exemple, pour la consommer plus loin (P. Martin, comm. pers.). Nous nous intéresserons plus particulièrement à cette espèce en tant que carnivore piscivore. L'impact de sa digestion sur les restes de poisson sera alors recherché.

Parmi les mustélidés, le vison d'Europe (*Mustela lutreola*) peut aussi consommer du poisson. Il s'agit d'un animal semi-aquatique, crépusculaire et nocturne (Camby 1990). Opportuniste, la plus grande part de son alimentation est fournie par les rongeurs. Les poissons, amphibiens, crustacés, mollusques, oiseaux, reptiles et végétaux représentent une part relativement faible de son alimentation. Lorsque la disponibilité en proies est importante, l'animal peut entreposer de la nourriture dans des réserves : amphibiens, rongeurs et poissons seront ainsi conservés pour une consommation ultérieure (Libois & Rosoux 2001).

Outre la loutre, la présence des carnivores mentionnés ci-dessus est attestée sur les sites datant du Paléolithique supérieur. Il s'agit le plus souvent d'espèces qui occupent les cavités en l'absence de l'Homme. Le renard et le loup aménagent ces grottes en tanières tandis que les loutres les occupent

principalement en période de naissance et d'élevage des jeunes (Henaut & Jolicœur 2003 ; Mech & Boitani 2003).

4.4.4. Les espèces fossiles

Les sites paléolithiques ont été occupés ponctuellement et alternativement par les hommes et les carnivores. Les cavernes peuvent être utilisées pour l'hibernation, comme gîte de repos temporaire ou comme mouvoir. Elles ont livré des milliers de restes fauniques dont certains appartiennent à des espèces actuellement disparues : l'ours des cavernes, l'hyène des cavernes, le lion des cavernes et le glouton des cavernes. Ancêtres des espèces actuelles, les paramètres éco-éthologiques des faunes actuelles sont appliqués par défaut, mais avec précaution, aux taxons fossiles (De Marchi 2003 ; Brugal & Fosse 2004). Parmi ces prédateurs, l'ours des cavernes peut être considéré comme l'unique potentiel consommateur de poissons.

Ursus spelaeus (Rosenmüller et Heinroth 1794)

Ordre : Carnivora

Famille : Ursidae

Les premiers *Ursus* apparaissent au début du Pliocène avec *Ursus boeckhi* et *Ursus minimus* (Olive 2006). Ce dernier semble être la forme primitive de l'*Ursus thibetanus* (Mazza & Rustioni 1994). Au Pléistocène supérieur, *Ursus minimus* et *Ursus thibetanus* disparaissent au profit d'*Ursus etruscus* (Mazza & Rustioni 1994). Les relations évolutives concernant la séparation des espèces d'ours bruns et d'ours des cavernes sont mal connues. Selon les auteurs, soit il s'agit d'une division de la même lignée, soit *Ursus etruscus* s'est éteinte et la lignée *Ursus deningeri spelaeus* est apparu au sein du groupe des ours bruns, *Ursus arctos* (Kurten 1976 ; Argant 2009 ; Wagner 2010). L'ours des cavernes, *Ursus spelaeus*, apparaît au début du Pléistocène supérieur. Présent en même temps que l'ours brun, il en est physiquement proche. Il s'agit d'une espèce ubiquiste mais adaptée aux milieux froids. Elle est très abondante pendant les phases glaciaires du Pléistocène (Kurten 1976). D'après les données éthologiques, l'ours occupe les cavernes lors de l'hibernation et de la mise-bas (Argant & Philippe 2002). Son régime alimentaire est connu notamment grâce aux études isotopiques. Elles indiquent que l'ours des cavernes a un régime principalement herbivore (Bocherens *et al.* 1994). Les analyses effectuées par Richards *et al.* (2008) aboutissent à des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ correspondant à une alimentation mixte similaire à celle de l'ours brun actuel.

Cet ours disparaît progressivement à la fin du Pléistocène supérieur. La date de son extinction est encore débattue : soit avant 24 000 ans BP (Pacher & Stuart 2009), soit vers 14 000 ans BP (Philippe *et al.* 2010).

Les autres espèces fossiles sont principalement carnivores. Leur disparition ont lieux durant le Pléistocène supérieur notamment durant le Würm final (Crégut-Bonnoure 1995).

4.4.5. Prédateurs de poisson

Les carnivores pouvant consommer du poisson sont peu nombreux, et ils ne le font qu'occasionnellement. Des prédateurs plus ichtyophages, comme la loutre, peuvent être considérés comme des accumulateurs de restes de poissons. La présence de gros spécimens qui peuvent ne laisser aucune trace sur leurs ossements est aussi problématique. L'ours pourrait avoir un rôle dans le transport de carcasses mais sa présence n'est pas attestée sur le site du Taillis des Coteaux, au même titre que la loutre.

4.4.6. Signatures taphonomiques

Plusieurs expérimentations concernant l'impact de la prédation sur les ossements de poissons ont été réalisées.

4.4.6.1. L'ours brun

Une étude, non publiée, réalisée par Endacott (2001) porte sur les traces laissées par l'ours brun d'Amérique du Nord (*Ursus arctos*) sur le saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*). Après avoir nourri les ours captifs avec des carcasses incomplètes de poissons, l'auteur a observé les diverses modifications de la surface osseuse (*pitting*, coloration, déformation et abrasion) des ossements ayant survécu au processus digestif. Russ (2010) a complété cette étude en offrant à la consommation des poissons complets. Malgré la collecte de 8 litres de matières fécales, tamisées à 500 µm, aucun ossement n'a été retrouvé. Les autres aliments ingérés – pomme, orange, pavot, sésame, lin, graines de tournesol – ont quant à eux été récupérés. Ce résultat est surprenant car dans les précédentes études, des ossements ont été observés aussi bien dans les fèces dispersées dans la nature que dans celles obtenues lors des expérimentations par alimentation contrôlée. Un tel écart peut être dû à différents modes de vie et donc à un temps de digestion modifié.

Si l'on se fie aux résultats obtenus lors des expérimentations précédentes, l'ours est un animal omnivore. Il consomme des poissons principalement lors du frai des salmonidés. Il sélectionne des spécimens dont la taille est supérieure à 30 cm et consomme principalement les éléments crâniens, mais les poissons entiers peuvent aussi être ingérés dans leur intégralité. Ces derniers sont consommés près de la rivière ; on peut y retrouver les restes non digérés tandis que les fèces seront déposées dans un environnement plus large (Erlandson & Moss 2001 ; Russ & Jones 2011).

4.4.6.2. Les canidés

Plusieurs expérimentations ont été effectuées sur les traces de digestion laissées par les prédateurs carnivores. Jones (1984 ; 1986) a notamment expérimenté l'impact de la digestion par les chiens actuels sur les ossements de poissons. La digestion semble assez importante car moins de 10 % des ossements ingérés ont été récupérés. Les vertèbres qui ont pu être analysées portent des stigmates de manducation et les surfaces articulaires ont subi un polissage. Il résulte de ces prédateurs opportunistes que la tanière est non seulement un site de mise-bas et d'élevage des jeunes, mais aussi un lieu de stockage de la nourriture. Deux types de stockages ont été identifiés pour le renard : un stockage dispersé, c'est-à-dire dans plusieurs endroits, et un stockage en garde-manger sur le site du terrier. Les ossements trouvés à la sortie de la tanière et à proximité consistent en une accumulation diffuse (Sklepkovych & Montevecchi 1996).

4.4.6.3. La loutre

La signature taphonomique de la loutre a notamment été étudiée par Nicholson (1991). La loutre est rarement considérée comme un accumulateur potentiel de restes de poissons, probablement parce que sa présence n'est pas spécifiquement documentée durant le Paléolithique. Carnivore piscivore opportuniste, la loutre opère une sélection sur les espèces à consommer, ce qui ne reflète pas obligatoirement le spectre faunique de son environnement. Erlinge (1968) indique que cet animal consomme préférentiellement des poissons mesurant entre 15 et 17 cm. Cependant, cette sélection ne semble pas s'appliquer dans la nature. Les traces qu'elle laisse sur les ossements de poisson sont multiples : os mâchés et écrasés, traces de dissolution ou encore polissage des arêtes osseuses (Figure

46). En termes de répartition spatiale, les empreintes de loutre se retrouvent principalement à proximité du rivage, mais il a été observé des occupations occasionnelles d'entrées de grotte situées à proximité des cours d'eau.

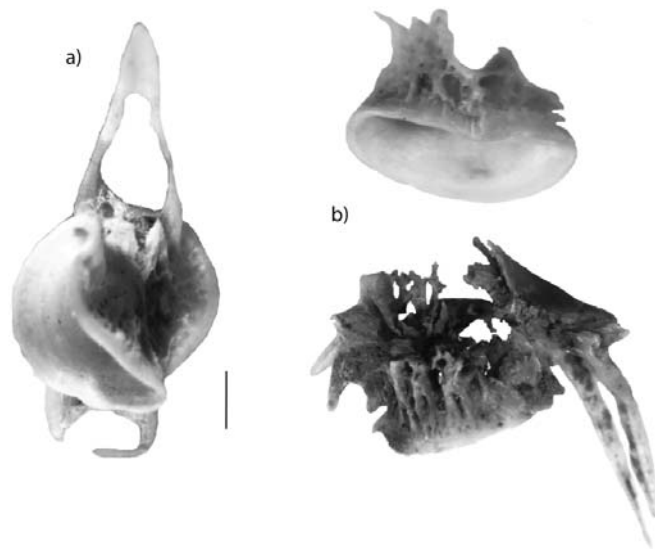


Figure 46 : Impact de la digestion de la loutre sur des vertèbres de truites (© E. Guillaud) :

a) Déformation de la vertèbre lors de la mastication

b) Pertes osseuses suite à la digestion.

4.5. L'HOMME

Les poissons semblent avoir un rôle important dans l'alimentation humaine. Plusieurs indices permettent d'observer les interactions Homme-milieu aquatique : les restes osseux, les objets de pêche ou encore l'iconographie. De nouvelles techniques, comme l'étude des signatures isotopiques ou encore la taphonomie, permettent de renforcer la compréhension de ce lien.

4.5.1. Signature taphonomique

Jones (1984 ; 1986) a réalisé plusieurs expériences à propos de l'effet de la digestion humaine sur la conservation des ossements de poissons. En étudiant les restes de hareng (*Clupea harengus* L.) récupérés dans ses fèces, il a pu observer qu'à peine 10 % des os ingérés ont survécu à la mastication et au processus digestif. Nicholson (1993) a reproduit cette expérience ; ses résultats indiquent que les vertèbres sont les éléments qui survivent le mieux bien que la majorité des ossements ont été endommagés. Butler & Schroeder (1998) complètent l'étude par des analyses concernant la consommation d'un cyprinidé nord-américain, le Tui chub (*Gila bicolor*). Il est observé des traces d'arrondissement, de déformation et de *pitting* sur les ossements (Figure 47).

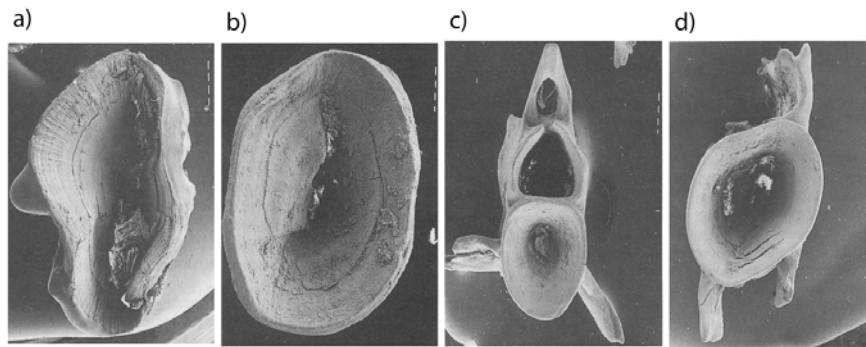


Figure 47 : Traces de mastication sur des vertèbres de harengs (a, b) et d'anguilles (c, d). Clichés MEB, échelle 100 microns (modifié de Wheeler & Jones 1989) :

- a) Vertèbre provenant de fèces modernes. L'écrasement est dû à la mastication
- b) Vertèbre provenant d'une latrine à fosse (xe siècle, Coppergate, York). Les dommages sont similaires
- c) Vertèbre provenant d'une latrine à fosse (xe siècle, Coppergate, York). Une asymétrie des processus transverses est visible
- d) Vertèbre provenant d'une latrine à fosse (xe siècle, Coppergate, York). Une asymétrie au niveau du *centrum* est visible.

4.5.2. Les outils⁶ de pêche

Après les restes de poisson, les artefacts sont une preuve directe de la pratique de la pêche. La majorité des outils associés à la pêche proviennent de sites mésolithiques. La conservation dans un milieu anaérobie ou gorgé d'eau a permis celle de matériaux périssables comme des filets, des nasses, des harpons, des poids de pêche... (Cleyet-Merle 1990).

Rares sont les outils de ce type découverts durant le Paléolithique supérieur. L'utilisation de fibres végétales à cette époque est attestée par la découverte d'un fragment de corde provenant de la grotte de Lascaux. Les techniques de fabrication de ces cordes ont été expérimentées par Boucherat (2009). Cependant, l'utilisation de fils n'est pas exclusivement réservée à la pratique de la pêche. D'autres animaux peuvent être capturés avec, ou bien ils peuvent servir pour le transport. L'utilisation de nasses est aussi soupçonnée sur le site de Pont d'Ambon (Dordogne). La présence d'ossements de poissons vivant près du fond et capturés à la fin de la bonne saison conduisent Le Gall (1983) à penser que des pièges (nasses) pouvaient être utilisés.

Les nasses sont attestées sur quelques sites plus tardifs mais leur date d'apparition reste inconnue. Au Mésolithique, la fouille du site du Haut-des-Nachères (Noyen-sur-Seine) a permis la découverte de plusieurs fragments de nasses dans un bon état de conservation (Cleyet-Merle 1990).

Torke (1993) s'est penché sur les techniques de pêche pouvant être utilisées durant le Néolithique. Pour cela il a étudié les outils découverts sur le lac palafitte de Federse (Allemagne). Selon lui, la capture à la lance et à la ligne est la plus aisée à mettre en œuvre. Ces techniques sont attestées par la présence de crochets ou encore d'hameçons en os. Des techniques plus passives, comme les pièges à poissons ou encore les filets, peuvent être envisagées. Fabriqués en matière végétale, leur conservation nécessite des conditions particulières. En dernier lieu, le harpon avec une tête détachable semble avoir été utilisé. La multiplicité des outils découverts sur ce site permet à l'auteur de constater la diversité des techniques de capture mais aussi l'intensification de cette pratique.

⁶ Le terme « outils » utilisé par Leroi-Gourhan (1964) a été préféré à celui d'« engins » utilisé par Monod (1973).

Pour le Paléolithique, plusieurs instruments peuvent avoir été utilisés pour la pêche. Durant la période magdalénienne se développent les armatures barbelées.

- Les harpons uni- et bilatéraux sont réalisés essentiellement en bois de renne. Certains harpons ont un aménagement suggérant une tête détachable et pouvaient être réservés à la pêche ou à la capture d'oiseaux aquatiques (Julien 1982). L'usage des harpons pour la pêche est à nuancer. La suggestion la plus probable concernant ces armatures barbelées pourrait être relative à l'emmanchement de projectiles utilisés dans la chasse au grand gibier terrestre (Pétillon 2009).
- Les proto-harpons, dont les barbelures sont plus faiblement développées, semblent être adaptés à la pratique de la pêche (Cleyet-Merle 1984/85).
- Les hameçons se divisent en deux catégories. La première catégorie regroupe les bipointes qui se développent dès le Châtelperronien et sont fabriquées principalement en os et bois de cervidés. L'autre catégorie est composée d'hameçons courbes. Ils vont apparaître dès l'Azilien en France. Bien que la fonction halieutique soit plausible, la comparaison avec des données ethnographiques ne permet pas de confirmer leur rôle. Ils peuvent aussi avoir servi pour la chasse aux oiseaux (Averbouh & Cleyet-Merle 1995).

Le site allemand de Wustermark 22, daté du Paléolithique final, a permis la découverte de la plus grande collection d'hameçons en ivoire du Paléolithique, avec 22 outils. D'autres sites européens à hameçons ont été recensés par Gramsch *et al.* (2013) : Braunsbedra et Klein Liskow en Allemagne, Bois-Ragot et Pont d'Ambon en France, ainsi que le site de Gratkorn en Autriche. Suite à cette étude, Gramsch *et al.* (2013) suggèrent que l'apparition des hameçons serait en lien avec le changement de disponibilité en ressources animales durant le réchauffement climatique de l'interstade Bølling-Allerød.

Les études ethnographiques en Amérique de Nord et au Canada peuvent éclairer les données archéologiques. Elles donnent des indications sur les espèces capturées, les tailles sélectionnées, les saisonnalités de capture, les méthodes de pêche ou encore les modes de conservation et de préparation. L'observation des modes de vie des populations nordiques permet de déterminer si l'assemblage archéologique est d'origine naturelle ou prédatrice ; il faut prendre en considération certains critères, notamment la fréquence des parties squelettiques (crânial vs. post-crânial), la taille du poisson et la distribution spatiale. Dans une accumulation naturelle, Butler (1993) indique que de nombreux poissons morts peuvent être déposés sur les berges des cours d'eau lors de transports fluviaux. Les cadavres complets seront ensuite dispersés à proximité. Dans un contexte de prédation, seulement une partie de la carcasse est retrouvée. Dans un contexte naturel, les carcasses complètes de poisson semblent avoir une dispersion limitée dans l'espace tandis que pour un dépôt après prédation, les restes sont dispersés dans une zone plus grande et plus éloignée des rives (Thomas 1971 ; Butler 1993).

Ces études donnent des indications sur l'utilisation et la fabrication des outils :

- Le harpon est principalement utilisé dans les environnements aquatiques, notamment pour la pratique de la chasse aux mammifères marins et la pêche.
- Les flèches et les sagaies barbelées sont utilisées pour la chasse aux gibiers terrestres.
- Les pointes barbelées permettent la capture d'animaux aquatiques ou de gros poissons.
- L'hameçon droit est fabriqué en bois et non en os (Stewart 1977).
- Les lignes de pêche et les filets sont le plus souvent d'origine animale, notamment fabriqués à partir de tendons (Stewart 1977 ; Smith 1984 ; Vanstone 1984).

Quelques mentions de fabrication de cordes et de cordelettes existent mais les lignes d'origine végétales semblent plutôt rares. Des cheveux humains tressés peuvent aussi être utilisés plus exceptionnellement (Stewart 1977 ; Vanstone 1984). Les lignes de pêche et les filets peuvent donc être

fabriqués avec divers matériaux, probablement en fonction des disponibilités dans l'environnement et/ou des traditions culturelles.

- L'utilisation de barrages en pierre est aussi signalée pour la capture de *Salmo* sp. lors de son déplacement migratoire pour rejoindre les frayères (Smith 1984 ; Taylor 1984).

Une récente étude (Graesch 2007), réalisée sur plusieurs sites archéologiques (1 400-170 ans BP) de la côte pacifique nord, s'est penchée sur la grande quantité de couteaux en ardoise retrouvés. En se référant aux traditions inuit, ces couteaux sont utilisés pour débarrasser les peaux de phoque de leurs poils. L'association de ces couteaux avec de nombreux restes de salmonidés laisse penser qu'ils pouvaient aussi servir comme couteaux de pêche, la minceur de la lame se révélant d'une grande efficacité dans le filetage du poisson. Du point de vue osseux, l'étude de Willis *et al.* (2007) indique que les traces de découpe sont rarement visibles sur les ossements de poisson archéologique. Celles qui ont pu être observées se retrouvent sur les arcs hémaux et neuraux des vertèbres, les côtes, les ptérigiophores et des os crâniens. La faible quantité de traces de découpe visibles peut indiquer une consommation de poisson sans filetage ou préparation culinaire, mais les phénomènes taphonomiques post-dépositionnels peuvent aussi avoir masqué voire effacé ces traces.

Que ce soit chez les populations inuit ou eskimo, les animaux marins ont une grande importance économique. Les poissons capturés le sont sans sélection de taille et principalement en période migratoire (été), bien que la pêche en automne et hiver ne soit pas rare. Les méthodes de capture sont très diversifiées. En fonction des espèces désirées, le poisson est capturé au filet, à la lance, à la ligne, à l'hameçon, à l'épuisette, à l'arc ou encore par le biais d'un piège ou d'un barrage. Le poisson est ensuite soit préparé, soit mis à conserver. Pour la préparation culinaire, il peut être grillé, bouilli (pour la tête), cuit à la vapeur, frit ou encore transformé en soupe. La préservation se fait par fumage, salage ou encore séchage au soleil. Les ossements gardent parfois certains stigmates de ces préparations, notamment les traces de découpe causées par l'enlèvement de la tête. Des traces de digestion peuvent apparaître car les petits poissons sont entièrement consommés par les hommes tandis que les restes appartenant à de plus gros poissons sont donnés aux chiens. De telles pratiques pourraient avoir été pratiquées dès le Paléolithique, comme le suggèrent Bazile & Bazile (2010) avec l'abri du Bois des Brousses dans le sud de la France. La découverte d'abondants restes de poissons en lien avec une structure en pierre pouvant avoir servi de système de fumage ou de séchage laisse penser que le site était spécialisé dans les activités liées à la pêche ou encore au traitement des produits de la pêche.

Les outils se révèlent caractéristiques de leur environnement ; une multitude de matériaux périssables peut être employée. Il est aussi nécessaire de faire des comparaisons avec le spectre de faune pour comprendre l'utilisation de ces outils. Comme nous l'avons vu, l'étude de Graesch (2007) laisse penser que des outils ayant actuellement une utilisation spécifique pouvaient avoir un tout autre rôle pour d'autres populations et en d'autres circonstances.

Toutefois, dans l'ensemble des études ethnographiques, des similarités dans les traditions de groupes de chasseurs-cueilleurs vivant dans différents environnements sont constatées. Les stratégies de pêche sont axées sur les mammifères marins et les poissons migrateurs. Ces populations ont une dépendance au poisson qui peut varier de quelques spécimens à plus de 80 % de leur ressources alimentaires (Cordain *et al.* 2000).

4.5.3. L'art pariétal et mobilier

De nombreuses représentations de poissons datées du Paléolithique supérieur, et plus particulièrement du Magdalénien, sont connues. Bien que cette thématique soit plus rare que les animaux terrestres pour l'art pariétal (équidés, bovidés, cervidés, capridés), elle est récurrente dans l'iconographie mobilière. Parmi les poissons représentés, les salmonidés sont les plus fréquents et les plus facilement identifiables. Du point de vue du graphisme, quelques œuvres sont suffisamment détaillées et précises pour pouvoir en déterminer l'espèce (Cleyet-Merle 1990 ; Citerne 2003). Malgré tout, la bonne connaissance de l'éthologie de l'animal est nécessaire pour permettre de faciliter cette détermination. Par exemple, le développement du bécard lors des périodes de reproduction n'est pas uniquement l'apanage du saumon mâle adulte arrivé à maturité sexuelle. Il peut aussi se retrouver chez les truites mâles âgées (Figure 48a).

Quelque 87 individus représentant des salmonidés sont reconnus dans l'ensemble des figurations animalières du Paléolithique supérieur européen. Si l'on écarte les représentations graphiques trop schématiques ou imprécises, 26 représentations de saumon et 8 de truite ont été identifiées, dont 2 peuvent être attribuées à la truite de mer. Les représentations de saumon sont plus récurrentes en Aquitaine et en Quercy, tandis que celles de truite sont plus spécifiques aux Pyrénées (Citerne 2003). Les représentations françaises les plus septentrionales ont été trouvées principalement dans la région Poitou-Charentes (Le Gall 1999a) et plus récemment en Mayenne (Berrouet *et al.*, 2014). Selon Le Gall (2009), l'attrait des Magdaléniens pour cette espèce peut, s'expliquer de plusieurs manières, notamment par la remontée des saumons après la migration et le fait que cet acte se déroule saisonnièrement. Parmi les figurations de poisson les plus connues, un bois de cervidé gravé provient de la grotte de Lortet (Hautes-Pyrénées). La composition représente quatre poissons dans diverses positions (Figure 48b). On peut être tenté d'interpréter cette représentation comme « l'action de sauter pour franchir les obstacles séparant les poissons du lieu de frai » (Citerne 2003).

Les salmonidés ne sont pas les seuls à avoir été représentés. Les artistes paléolithiques ont aussi figuré le brochet, l'esturgeon, l'anguille, les cyprinidés et les poissons plats (Citerne & Chanut 2005). L'aloise, la lamproie et d'autres espèces marines peuvent aussi avoir été évoquées, mais les identifications sont moins certaines (Citerne 2003).

Bien que ces représentations n'attestent pas de la pêche et de ses techniques, elles confirment que les hommes étaient en contact avec les milieux aquatiques.

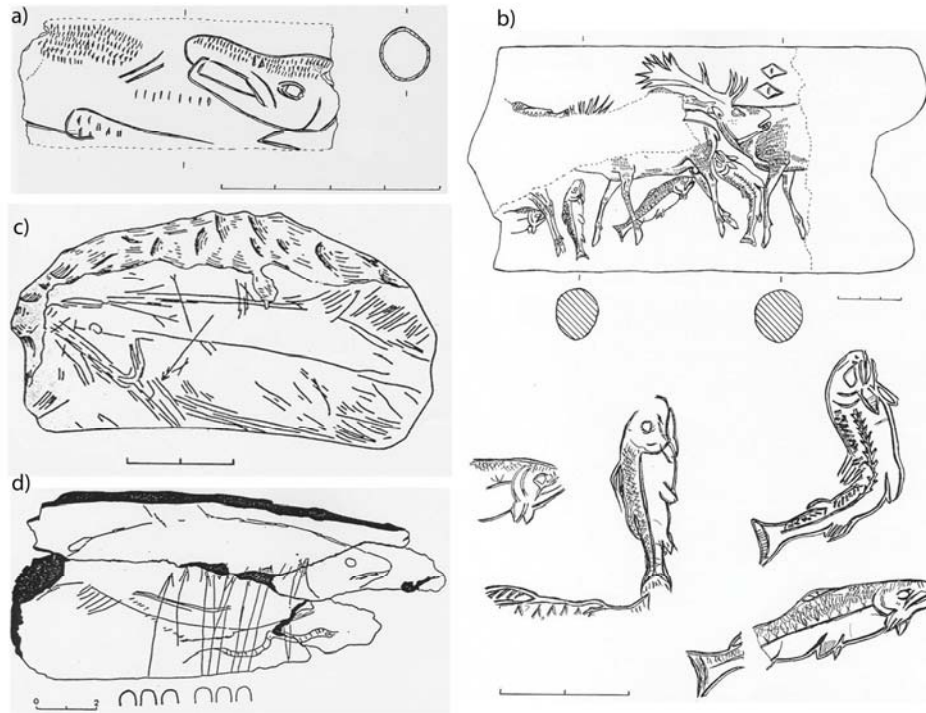


Figure 48 : Quelques représentations de poissons dans l'art paléolithique (Citerne 2003) :

- a) Tête de saumon bécard (grotte de La Vache, Ariège). Gravure sur fragment médian de diaphyse de cubitus d'oiseau
- b) Gravure sur bois de cervidé (grotte de Lortet, Hautes-Pyrénées)
- c) Trois signes assimilables à des flèches ont été gravés sur le corps du poisson (grotte de Gourdan, Haute-Garonne). Galet de quartzite aménagé en racloir
- d) Onze « flèches » orientées verticalement se superposent au poisson (grotte de Labastide, Hautes-Pyrénées). Plaquette de schiste.

4.5.4. Les isotopes

L'analyse des isotopes stables permet de reconstituer les régimes alimentaires des hommes.

Les reconstitutions de ces régimes ont été développées dès les années 1970. Cette méthode repose sur le principe que les teneurs en isotopes des tissus des êtres vivants reflètent celles de leur nourriture. Les principaux isotopes stables étudiés sont ceux de l'azote (^{15}N) et du carbone (^{13}C) (Bocherens & Drucker 2005). Bocherens (1999) schématise les variations isotopiques en azote et en carbone. Ces valeurs permettent la distinction entre les protéines végétales (faible teneur) et animales terrestres ou d'eau douce ainsi que les protéines marines (riches en protéines) (Figure 49).

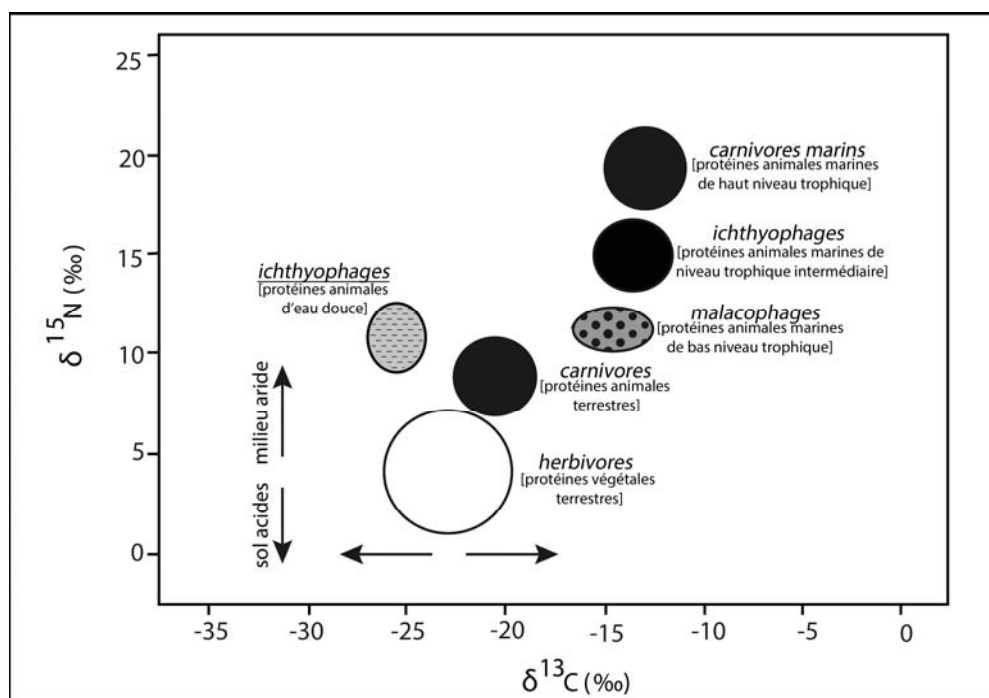


Figure 49 : Teneurs isotopiques en carbone et azote du collagène osseux de mammifères consommant différents types de protéines disponibles pour les hominidés en milieux tempérés et froids. Il s'agit de valeurs moyennes qui peuvent subir des variations liées aux conditions environnementales locales (modifié de Bocherens 1999).

Les analyses isotopiques concernant le Paléolithique supérieur sont limitées par le nombre de squelettes humains disponibles. La majorité de la littérature concerne plus particulièrement l'alimentation des Néandertaliens ; rares sont les publications qui traitent de l'alimentation des Magdaléniens. Drucker *et al.* (2005) ont pu approcher l'alimentation des Magdaléniens de Gironde. Parmi les trois sites étudiés, deux ont révélé des marqueurs de consommation de ressources aquatiques. Une femme, dont la sépulture a été mise au jour sur le site de Pille-Bourse (Saint-Germain-la-Rivière), a une alimentation principalement à base d'herbivores terrestres. La consommation de poisson, notamment de saumon, a été détectée, mais d'une manière très limitée. Chez l'individu de l'abri Faustin (Cessac, Barreaux), l'apport en ressources aquatiques est plus important ; le saumon représente environ 15 % de l'apport protéique et les poissons d'eau douce (cyprinidés), entre 40 et 80 % (Drucker *et al.* 2005).

La comparaison entre ces deux individus permet de s'apercevoir d'un changement alimentaire entre le Magdalénien moyen et le Magdalénien final en Gironde.

4.5.5. Expérimentation et analyses de résidus

Très peu d'études portent sur la reconnaissance d'outils utilisés dans le traitement du poisson. Celles réalisées sur les outils lithiques concernent principalement la recherche de résidus lipidiques de végétaux et de viandes. Il a été prouvé qu'il était difficile de différencier ceux appartenant aux végétaux de ceux se rapportant aux poissons (Brown & Heron 2005 ; Olsson & Isaksson 2008). Cette expérimentation trouve son écho dans une récente découverte archéologique. Le site de Payre (Ardèche), daté du Paléolithique moyen, n'a fourni aucun reste de poisson. Il est envisageable de considérer que ce dernier n'a pas fait partie de l'alimentation des habitants de cette grotte. Une étude menée par Hardy & Moncel (2011) a permis la découverte de traces de préparation culinaire de poisson sur une dizaine de pièces lithiques. Il a été observé, sur ces artefacts, des fragments d'écailles et d'os, des cellules épidermiques (iridophores) et musculaires, alors qu'aucun reste osseux n'a été

découvert sur le site. Des expérimentations (Clemente-Conte 2005 ; García-Díaz & Clemente-Conte 2011) continuent à se développer dans le but d'identifier les traces laissées par différentes activités culinaires comme l'écaillage, le filetage et la séparation de la tête. Des traces spécifiques sont laissées sur les outils lithiques mais peuvent être camouflées par celles propres à autres activités (Figure 50). Ces résultats constituent une alternative pour la détermination de l'alimentation humaine et suggèrent que la part du poisson est peut-être sous-estimée.

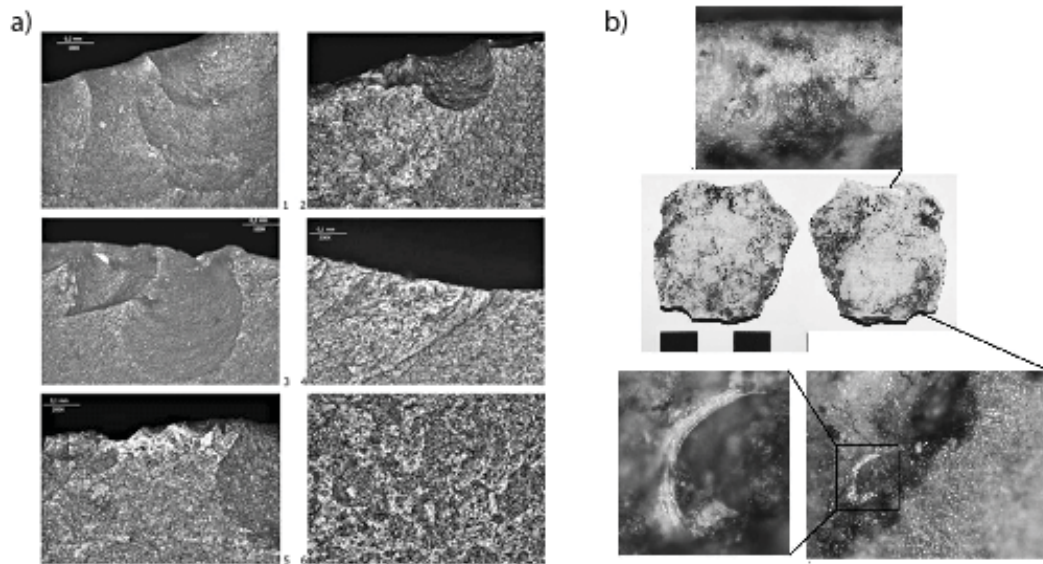


Figure 50 : Outils portant des traces de traitement du poisson :

a) Polissage et stries linéaires caractéristiques du travail du poisson. Grossissement x 100 (García-Díaz & Clemente-Conte 2011)

b) Fragment d'écaillures cténoïdes. Grossissement x 100 (Hardy & Moncel 2011).

L'analyse taphonomique indique que les carnivores ont un rôle probablement négligeable dans l'accumulation des restes de poissons en grotte. Les oiseaux, et plus particulièrement le hibou grand-duc, semblent être de sérieux concurrents de l'Homme. Bien que le prédateur soit difficilement identifiable, il faut prendre en compte non seulement les traces laissées sur les os, mais aussi la répartition spatiale, l'association des restes avec les artefacts et les aires d'activités humaines.

La multiplication des restes de poissons découverts sur les sites pourrait s'expliquer par le développement d'outils ayant servi à la pêche ; cependant, non seulement leur rôle semble plus axé sur la chasse aviaire, mais aucune corrélation entre ces outils et le spectre de faune n'a été établie.

5. RÉSULTATS ARCHÉOLOGIQUES

Ce chapitre se divise en quatre parties principales. Tout d'abord, nous nous pencherons à nouveau sur la discrimination des espèces, plus particulièrement par la méthode de la morphométrie géométrique que nous avons développée principalement.

Une deuxième partie concerne les études archéologiques elles-mêmes portant sur les sites de La Piscine et du Taillis des Coteaux.

Le troisième axe développé porte sur les résultats obtenus par la méthode de la scalimétrie, grâce à laquelle nous avons pu obtenir des informations concernant la biologie de l'ombre commun sur un site daté du Paléolithique supérieur.

Un dernier point correspond à la recherche de l'agent accumulateur. Parmi l'ensemble des agents identifiés dans le chapitre, nous nous sommes plus particulièrement intéressée à la loutre, qui est le seul carnivore piscivore connu à ce jour en France.

5.1. SÉPARATION DES ESPÈCES

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 3, plusieurs méthodes existent pour étudier du matériel ichtyofaunique. Parmi celles qui concernent la discrimination des espèces, nous avons testé la radiographie et la morphométrie géométrique. Pour cette dernière méthode, nous avons testé le protocole développé afin d'observer sa fiabilité sur du matériel archéologique dégradé.

5.1.1. La radiographie

Lors d'un essai radiographique (Figure 51), nous avons tenté d'identifier quelques vertèbres archéologiques du genre *Salmo*. Comme nous pouvons le remarquer, la radiographie des vertèbres actuelles de truites et de saumons a révélé des images similaires qui ne permettent pas de les distinguer (cf. chapitre 3.3.1.1).

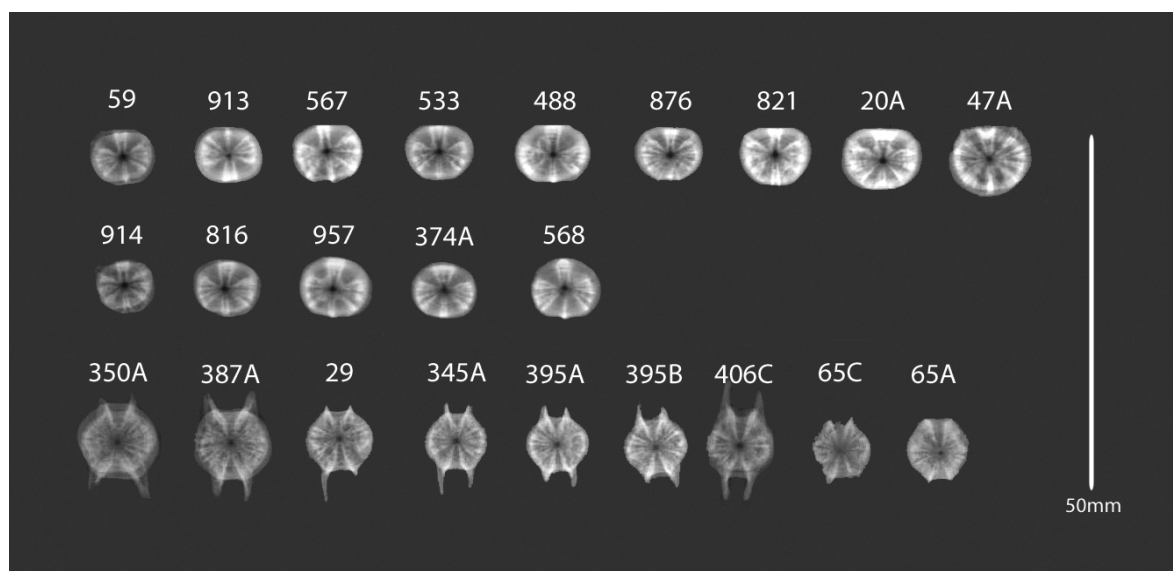


Figure 51 : Radiographie de vertèbres archéologiques de Salmonidae. Le numéro correspond à l'identifiant donné lors de l'étude de la vertèbre (en haut et au milieu : vertèbres précaudales ; en bas : vertèbres caudales).

L'emploi de la radiographie ne nous permet pas d'attribuer une identification spécifique des vertèbres archéologiques ici étudiées. Cela nous confirme simplement que la vertèbre archéologique

est bien du genre *Salmo*. Pour une diagnose plus précise, il faut donc rechercher d'autres méthodes à appliquer.

Lorsque deux populations sont trop proches morphologiquement pour pouvoir les identifier, le recours à la morphométrie géométrique est nécessaire. Cette méthode permet, par le biais de la forme, d'étudier la variabilité de la vertèbre au sein de deux espèces.

Appliquée aux populations actuelles, grâce à cette méthode on observe et évalue les variabilités inter- et intra- populationnelles. L'application de ces critères au matériel archéologique permet d'approcher une identification spécifique.

5.1.2. Morphométrie géométrique : discrimination du référentiel actuel et choix de la méthode

Afin de voir s'il existe des différences significatives entre les conformations des espèces et des tailles significatives entre les groupes, des analyses de variance multiple (MANOVA) et univariées (ANOVA) ont été réalisées.

Pour les vertèbres précaudales, la conformation du contour vertébral ainsi que la taille centroïde présentent une différence significative (MANOVA $p = 4,987.10^{-7}$; ANOVA $p = 9,99.10^{-18}$) sur les cinq premiers axes de l'ACP.

Pour les vertèbres caudales, il n'y a pas de différence significative entre les espèces (MANOVA $p = 0,275$; ANOVA $p = 0,911$).

Ce constat est-il aussi valable sur des vertèbres fragmentées (Tableau 4) ? Afin de répondre à cette question, le modèle a été adapté en enlevant certains *landmarks* des vertèbres caudales. Des différences significatives sont aussi visibles quant à la conformation des contours vertébraux incomplets. Il n'y en a toutefois pas relatives à la taille centroïde.

	MANOVA	ANOVA
Précaudales complètes	$4,987.10^{-7}$	$9,99.10^{-18}$
Caudales complètes	0,275	0,911
Sans le <i>landmark</i> 1	$1,193.10^{-6}$	0,4178
Sans le <i>landmark</i> 2	$1,523.10^{-5}$	0,941
Sans le <i>landmark</i> 3	$1,156.10^{-5}$	0,5569
Sans le <i>landmark</i> 4	$4,014.10^{-6}$	0,4178
Sans les <i>landmarks</i> 3 et 4	$1,028.10^{-7}$	0,2887
Sans les <i>landmarks</i> 1 et 4	$2,881.10^{-6}$	0,6851
Sans les <i>landmarks</i> 1 et 2	$1,286.10^{-5}$	0,7392
Sans les <i>landmarks</i> 1, 2, 3 et 4	$2,979.10^{-5}$	0,4988

Tableau 4 : Analyses de variances (MANOVA et ANOVA) sur les modèles actuels de Salmonidae.

L'application au matériel archéologique est donc envisageable.

Dans le cadre de cette thèse, deux méthodes ont été testées sur les vertèbres complètes du référentiel actuel : la discrimination par l'analyse de forme (AFD) et la discrimination par la méthode des plus proches voisins (KNN). Le facteur taille a aussi été évalué afin d'observer son incidence sur la discrimination de la vertèbre (Tableau 5).

5-Résultats

Les résultats indiquent une meilleure discrimination des vertèbres précaudales de *Salmo trutta trutta* par la méthode des AFD alors que les vertèbres précaudales de *Salmo salar* sont bien mieux discriminées par la méthode des KNN. Concernant les vertèbres caudales, que ce soit chez *Salmo salar* ou *Salmo trutta trutta*, la meilleure discrimination des espèces se fait par le biais de la méthode des KNN. Cette amélioration s'observe par un taux de discrimination qui passe de 85-87 % pour les AFD à plus de 98 % avec les KNN.

		AFD		KNN	
		<i>Salmo salar</i>	<i>Salmo trutta trutta</i>	<i>Salmo salar</i>	<i>Salmo trutta trutta</i>
Précaudales (NR = 128)	Avec le facteur taille	88,88 % (64)	87,50 % (63)	94,40 % (68)	84,70 % (61)
	Sans le facteur taille	88,88 % (64)	80,55 % (58)	88,80 % (64)	76,38 % (55)
Caudales (NR = 135)	Avec le facteur taille	85,71 % (54)	87,50 % (63)	100 % (63)	98,26 % (71)
	Sans le facteur taille	57,14 % (36)	73,61 % (53)	84,12 % (53)	70,83 % (51)

Tableau 5n: Discrimination des vertèbres de Salmonidae du modèle complet actuel selon la méthode des AFD et des KNN.

La méthode des KNN sera donc conservée pour les réattributions concernant les vertèbres archéologiques, de même que le facteur taille permettant d'augmenter le taux de discrimination.

	<i>Salmo salar</i>	<i>Salmo trutta trutta</i>
Sans le <i>landmark</i> 1	100 % (63)	97,22 % (70)
Sans le <i>landmark</i> 2	100 % (63)	97,22 % (70)
Sans le <i>landmark</i> 3	100 % (63)	97,22 % (70)
Sans le <i>landmark</i> 4	100 % (63)	97,22 % (70)
Sans les <i>landmarks</i> 3 et 4	100 % (63)	97,22 % (70)
Sans les <i>landmarks</i> 1 et 4	100 % (63)	97,22 % (70)
Sans les <i>landmarks</i> 1 et 2	100 % (63)	97,22 % (70)
Sans les <i>landmarks</i> 1, 2, 3 et 4	100 % (63)	97,22 % (70)
Sans la moitié droite	98,61 % (71)	83,33 % (60)
Sans la moitié inférieure	92,27 % (65)	84,72 % (61)

Tableau 6 : Taux de discrimination sur les modèles actuels fragmentés de Salmonidae.

Le pourcentage de discrimination reste important pour l'ensemble des modèles étudiés (Tableau 6). Cela nous conforte dans l'utilisation de la méthode des KNN pour l'étude du matériel archéologique.

5.1.3. Réattribution archéologique

Sur l'ensemble du matériel archéologique, 56 vertèbres précaudales et 31 vertèbres caudales ont été étudiées avec différents degrés de conservation. Parmi les vertèbres complètes, l'étude porte sur 49 vertèbres précaudales et 17 vertèbres caudales (annexe 4).

Comme nous l'avons vu précédemment, l'analyse des plus proches voisins (KNN), réalisée sur 279 vertèbres actuelles, permet de différencier les espèces avec un taux de discrimination compris entre 84 et 100 %.

Sur les 87 vertèbres étudiées provenant du site du Taillis des Coteaux, 65 (74,71 %) sont attribuables à *Salmo trutta* ssp. et 22 (25,29 %) à *Salmo salar*. Cela signifie qu'une grande majorité de nos vertèbres archéologiques ont un morphotype proche de celui de la truite.

En se référant au rythme biologique et migratoire des espèces, les résultats obtenus semblent cohérents à l'exception de quelques vertèbres.

L'analyse morphométrique des vertèbres de Salmonidae apporte une première contribution à la discrimination des différentes espèces qui composent cette famille. Cette étude met en évidence, sur la base de critères morphologiques, une différenciation précise de deux groupes dont le morphotype est très proche.

Ces résultats sont cohérents avec les critères visuels développés par Desse & Desse (1976), indiquant que la vertèbre de saumon serait de forme ovale selon un axe médio-latéral tandis que la truite le serait selon un axe dorso-ventral. Ce type de distinction est néanmoins plus aisé pour les vertèbres précaudales.

Les travaux présentés ci-après concernent deux sites localisés en Poitou-Charentes : La Piscine et Le Taillis des Coteaux. L'étude du matériel archéo-ichthyologique nous permet d'obtenir des informations sur l'ostéométrie du poisson mais aussi d'avoir un aperçu, quand cela est possible, des méthodes et stratégies de pêche. En fonction du spectre de faune présent, le poisson est aussi bien un indicateur en paléoécologie qu'en paléoclimatologie. Ce spectre nous permet aussi d'estimer l'impact de l'Homme sur la paléobiodiversité.

5.2. LA PISCINE

L'étude porte sur les restes d'ichtyofaune mis au jour lors d'une campagne de tri de refus de tamis en 2012. Le matériel archéologique de La Piscine est conservé au Musée municipal de Montmorillon. L'ensemble des restes peuvent être attribués au Magdalénien sans distinction précise.

Les restes ont été identifiés à l'aide de la collection de comparaison du Muséum national d'Histoire naturelle. L'analyse quantitative a été réalisée avec les unités de dénombrement classiques (Poplin 1976a ; Poplin 1976b) : le nombre de restes (NR), décliné en nombre de restes total (NRt), en nombre de restes déterminés (NRd) et en nombre de restes indéterminés (NRi) ; et le nombre minimal d'individus (NMI). Les poids de restes (PR) ont aussi été calculés. Les tailles et biomasses ont été estimées par comparaison directe des restes avec des spécimens de référence de tailles et poids connus.

5.2.1. Le spectre faunique

Le matériel comprend 749 restes osseux, principalement des vertèbres (Tableau 7). Quatre familles de téléostéens sont représentées avec six taxons identifiés : l'anguille (*Anguilla anguilla*), le cheveine (*Squalius cephalus*), la truite (*Salmo trutta*), le saumon (*Salmo salar*), l'ombre commun (*Thymallus thymallus*) et un corégone indéterminé (*Coregonus*). On retrouve aussi quelques Cyprinidae et Salmonidae indéterminés.

On observe dans l'assemblage une nette prédominance des restes de truites (NRd = 357) et d'ombres (NRd = 210). L'ensemble des poissons donne un NMI de 24. La famille la mieux représentée est celle des Salmonidae avec 595 restes déterminés correspondant à 21 individus minimum. Sont ensuite représentés les Anguillidae avec 32 restes soit 2 individus, et enfin les Cyprinidae avec un reste déterminé.

Famille	Espèce	NR	% NR	NMI	PR (g)
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	32	4,27	2	0,63
Cyprinidae	<i>Squalius cephalus</i>	1	0,13	1	0,01
	Indéterminée	25	3,34	-	0,23
Salmonidae	<i>Salmo trutta</i>	357	47,66	10	10,76
	<i>Salmo salar</i>	7	0,93	3	5,38
	<i>Thymallus thymallus</i>	210	28,04	6	9,11
	Indéterminée	50	6,68	-	0,97
	<i>Coregonus</i> sp	21	2,80	2	0,84
Indéterminée		46	6,14	-	0,72
Total		749	100,00	24	28,65

Tableau 7 : Spectre faunique du site de La Piscine et analyse quantitative (nombre de restes, pourcentage de nombre de restes, nombre minimum d'individus, poids de restes).

5.2.2. Reconstitution du poids

Le poids total de restes s'élève à 29 g, ce qui reflète majoritairement des captures de poissons de petite taille – exception faite pour les saumons dont le poids reconstitué peut atteindre 8 kg.

Les vertèbres d'Anguillidae appartiennent à des individus compris entre 100 et 200 g. Quelques restes semblent se rapporter à des individus plus petits, d'une cinquantaine de grammes, et à des individus relativement plus gros approchant 500 g. La vertèbre de chevaine semble appartenir à un spécimen de 200 g. Pour les Salmonidae, la reconstitution de la biomasse indique des spécimens avec un spectre de taille assez large. Les saumons sont compris entre 5,5 kg et 8 kg ; les truites peuvent aller de quelques grammes à plus de 2 kg. L'ombre a lui aussi un spectre de poids assez large, comprenant des spécimens pouvant peser une trentaine de grammes jusqu'à plus de 1 kg. Pour les restes de corégone, l'espèce n'ayant pas été déterminée, il n'a pas été possible de reconstituer la taille précise du spécimen. Les corégonides de notre assemblage semblent provenir d'individus compris entre 700 et 1 kg.

L'ensemble des poids reconstitué ne permet pas de mettre en évidence une sélection des tailles dans les captures (Figure 52 & 53). Cependant, plusieurs individus ont des poids inférieurs à 300 g et pourraient correspondre à une capture non anthropique contrairement aux spécimens dont le poids est supérieur.

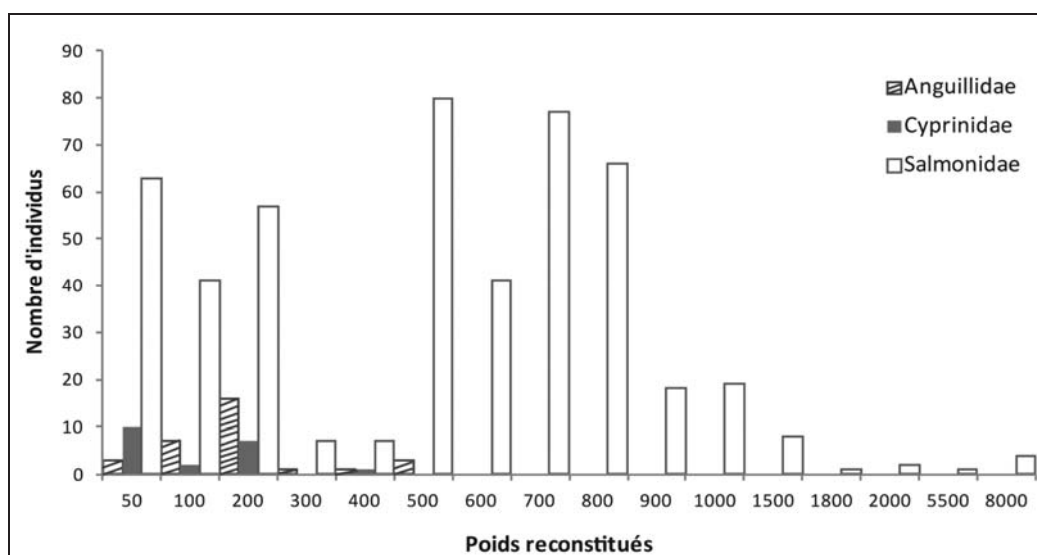


Figure 52 : Reconstitution du poids des individus archéologiques retrouvés sur le site de La Piscine.

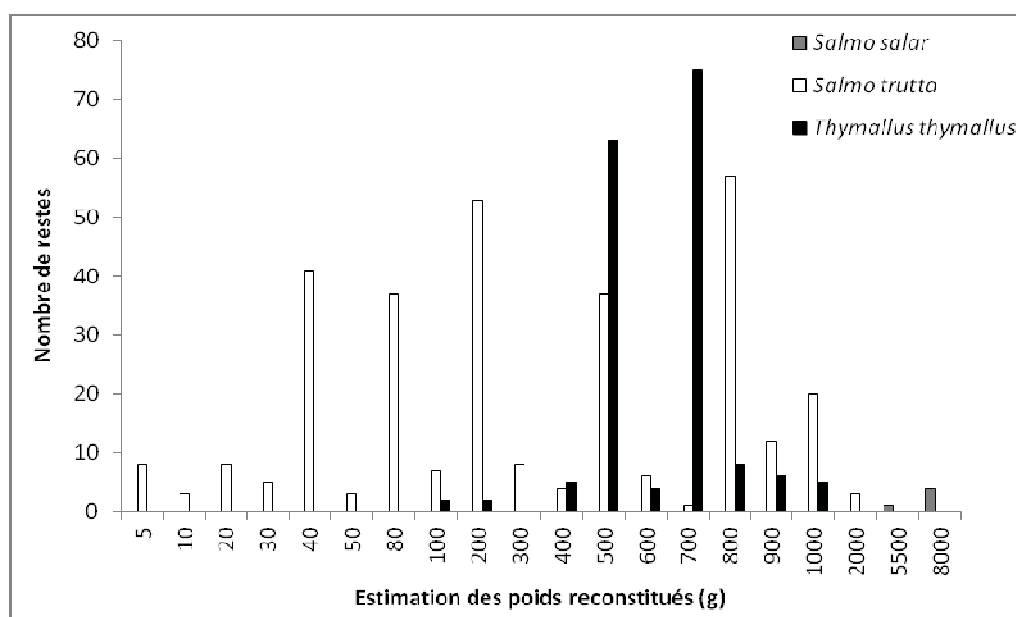


Figure 53: Reconstitution du poids des Salmonidae archéologiques retrouvés sur le site de La Piscine.

5.2.3. Répartition spatiale

Les restes osseux se répartissent sur les différents secteurs fouillés par Pierre Marcel (Figure 54).

Nombre d'entre eux n'ont pas de localisation précise, ils ne seront donc pas traités ici. L'essentiel des restes est retrouvé dans le secteur « Abri-sous-roche ». La plus forte densité de vestiges de poissons est visible sur les carrés F17 et F12. Ces deux carrés concentrent 20 % du matériel total.

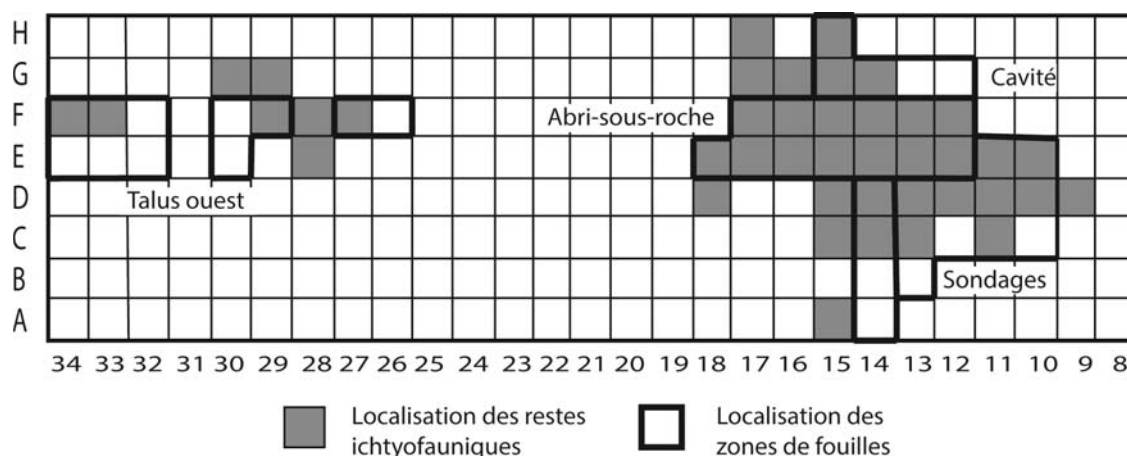


Figure 54 : Localisation des zones de fouilles du site de La Piscine (modifié de Delage 2011).

➤ Talus ouest

Dans ce secteur, 4 restes d'anguille ont été retrouvés dans le carré F33. Les autres vestiges correspondent à des restes d'ombre (NRd = 20) et de truite (NRd = 19). Les éléments restants sont attribuables à du Salmonidae indéterminé (Tableau 8).

Les anguilles correspondent à des spécimens compris entre 200 et 500 g ; ceux d'ombres ont des poids compris entre 500 et 700 g tandis que les truites ont un spectre de poids assez large, compris entre 30 g et plus de 1,5 kg. La majorité des restes se rapportent à des spécimens de 400-800 g.

Espèces	E28	F27	F28	F29	F33	F34	G29	G30	Total	Estimation poids (g)
<i>Anguilla anguilla</i>	-	-	-	-	4	-	-	-	4	200-500
<i>Salmo trutta</i>	2	3	2	4	2	2	2	-	17	30-1 500
<i>Thymallus thymallus</i>	1	1	3	6	-	-	4	5	20	500-700
Salmonidae	-	1	-	-	1	-	1	-	3	-
Total	3	5	5	10	7	2	7	5	44	

Tableau 8 : Nombre de restes et estimation de poids par taxons pour la zone « Talus ouest » du site de La Piscine.

➤ Cavit 

Parmi les vestiges appartenant   la zone « Cavit  », des restes ont     retrouv  s dans les carr  s   proximit   de la zone fouill  e, notamment en G17-16 et H17. La majorit   des vestiges se r  partissent sur les carr  s G14-15 (Tableau 9). Les restes de truite (NR = 50) sont majoritaires dans cet assemblage, suivis par les ombres (NR = 29). Il ne semble pas y avoir eu de s  lection de taille puisque les estimations de poids indiquent que les truites p  sent de quelques grammes   plus de 1,5 kg. Les restes d'ombre ont un spectre de poids plus restreint puisqu'ils correspondent   des sp  cimens compris entre 500 et 900 g.

Esp��ces	G14	G15	G16	G17	H15	H17	Total	Estimation poids (g)
<i>Anguilla anguilla</i>	4	-	2	1	-	-	7	100-200
Cyprinidae	-	2	-	-	-	-	2	-
<i>Salmo salar</i>	-	1	-	-	-	-	1	5 500
<i>Salmo trutta</i>	11	23	7	3	2	4	50	10-1500
<i>Thymallus thymallus</i>	12	15	1	-	-	1	29	500-900
<i>Coregonus</i> sp.	2	1	1	-	-	-	4	-
Salmonidae	2	5	-	1	-	-	7	-
Ind��termin��	3	1	2	3	-	3	12	-
Total	34	48	13	8	2	8	113	

Tableau 9 : Nombre de restes et estimation de poids par taxons pour la zone « Cavit   » du site de La Piscine.

➤ Abri-sous-roche

Dans ce secteur se retrouve la plus forte concentration de restes de poissons. Les carr  s F17 et F12 comportent la plus grosse densit   de restes (Tableau 10).

Le carr   F17 est situ     l'aplomb de la grotte, comme l'ensemble de la rang  e 17.

D'apr  s les observations de Pierre Marcel (1975), le carr   E17 est constitu   de restes de microfaune provenant de pelotes de rejection. Seuls 9 restes de poissons ont     retrouv  s sur ce carr  . Lors de la constitution du corpus d'  tude, il a     remarqu   que de la microfaune se trouvait en nombre dans la majorit   des carr  s contenant des restes de poissons.

Dans cette zone, l'ensemble des sp  cimens a une classe de poids large. L'anguille p  se majoritairement 100-200 g, 2 des 3 restes de saumon appartiennent   des individus d'environ 8 kg. Les 33 vert  bres de truite appartiennent   des sp  cimens de moins de 50 g. Les autres restes se rapportent   des sp  cimens compris entre 200 et 800 g et pouvant plus exceptionnellement atteindre 1   2 kg.

Espèces	D18	E12	E13	E14	E15	E16	E17	E18	F12	F13	F14	F15	F16	F17	Total	Estimation poids (g)
<i>A. Anguilla</i>	-	-	-	4	-	-	-	1	4	4	-	1	1	2	17	40-400
Cyprinidae	-	-	1	-	1	-	-	1	1	-	1	-	-	5	10	-
<i>S. salar</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	3	8 000
<i>S. trutta</i>	-	16	3	2	7	5	6	7	42	23	14	12	10	40	187	5-2 000
<i>T. thymallus</i>	2	5	7	1	8	8	-	-	12	16	11	15	2	11	98	30-1 000
<i>Coregonus</i> sp.	-	-	-	-	-	2	-	-	6	1	1	1	-	1	12	-
Salmonidae	-	-	1	-	1	-	-	1	-	1	-	3	1	7	15	-
Indéterminé	-	1	-	1	-	1	3	-	2	1	1	-	-	6	16	-
Total	2	22	12	8	18	16	9	10	68	46	29	32	14	72	358	

Tableau 10 : Nombre de restes et estimation de poids par taxons pour la zone « Abri-sous-roche » du site de La Piscine.

➤ Les sondages

Cette zone correspond au sondage de 1968 ainsi que ses extensions. La majorité des vestiges appartient à la truite et à l'ombre (Tableau 11). Il ne semble pas y avoir eu de sélection des spécimens car les estimations indiquent des truites pouvant peser quelques grammes jusqu'à plus de 2 000 g. Les restes d'ombre ont un spectre de poids plus restreint puisqu'ils correspondent à des spécimens compris entre 500 et 700 g. Le reste de chevaîne appartient à un spécimen de 200 g.

Espèces	A15	C11	C13	C14	C15	D10	D11	D12	D13	D14	D15	D9	E10	E11	Total	Estimation poids (g)
<i>S. cephalus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	200
Cyprinidae	-	-	-	-	-	-	2	1	-	2	-	-	-	1	6	-
<i>S. salar</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	8 000
<i>S. trutta</i>	1	-	-	2	4	2	8	1	1	6	3	1	2	2	33	20-2 000
<i>T. thymallus</i>	-	-	1	1	9	1	-	1	-	1	1	-	3	1	19	500-700
<i>Coregonus</i> sp.	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Salmonidae	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1	-	1	-	-	6	-
Indéterminé	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	-	1	-	3	-
Total	1	2	1	3	17	3	12	3	3	12	5	2	6	4	74	

Tableau 11 : Nombre de restes et estimation de poids par taxons pour la zone « Sondages » du site de La Piscine.

L'étude du site de La Piscine permet d'appréhender l'exploitation des ressources aquatiques dans le bassin de la Gartempe. Les espèces déterminées sont pour la plupart inféodées à des eaux relativement courantes et fraîches correspondant à la « zone à ombre » de la typologie de Huet (1949).

L'absence d'études concernant la répartition spatiale des oiseaux, de la microfaune et des objets d'origine anthropique ne permet pas de déterminer les origines de l'accumulation.

Quant à la taille des poissons capturés, il est difficile de mettre en évidence une sélection opérée dans le choix des spécimens.

5.3. LE TAILLIS DES COTEAUX

Le matériel recouvre l'ensemble de la stratigraphie du site.

Comme pour le site de La Piscine, les restes ont été identifiés à l'aide de la collection de comparaison du Muséum national d'Histoire naturelle. L'analyse quantitative a été réalisée avec les unités de dénombrement classiques (Poplin 1976a ; 1976b).

5.3.1. Le spectre faunique

Une partie du matériel ichthyofaunique (NR = 1 162 ; écailles = 380) a été étudiée une première fois par Delphine Rambaud dans le cadre de son mémoire de Master 2 (Rambaud 2005).

Le matériel comporte 8 167 restes osseux et 9 887 restes d'écailles (Tableau 12). Parmi les restes osseux, 4 577 (56,04 %) ont été déterminés. Le taux d'indétermination élevé résulte principalement de la part importante des arcs hémaux et neuraux et d'esquilles osseuses.

Cinq familles de téléostéens sont représentées avec neuf taxons identifiés : l'anguille (*Anguilla anguilla*), le chevaine (*Squalius cephalus*), la vandoise (*Leuciscus* sp.), le gardon (*Rutilus rutilus*), la truite (*Salmo trutta*), le saumon (*Salmo salar*), l'ombre commun (*Thymallus thymallus*), le flet (*Platichthys flesus*) et un corégone indéterminé (*Coregonus* sp.). On retrouve aussi quelques Cyprinidae et Salmonidae indéterminés (Tableau 12 : Nombre de restes d'écailles par couche sur le site du Taillis des Coteaux.

Tableau 13).

On observe dans l'assemblage une nette prédominance des restes d'ombre (NRd = 2 664) et de truites (NRd = 1 590). L'ensemble des poissons représente un NMI de 358.

La famille la plus représentée est celle des Salmonidae avec 5 019 restes correspondant à 325 individus minimum. Dans cet assemblage, les truites s'échelonnent de quelques grammes à plus d'un kilogramme. La majorité des spécimens oscillent entre 700 et 900 g. Les restes de saumon appartiennent à de gros spécimens pouvant aller jusqu'à plus de 8 kg. La majorité des spécimens d'ombre pèsent entre 700 et 900 g avec des spécimens plus gros, pouvant dépasser le kilogramme. Viennent ensuite les Cyprinidae avec 161 restes soit 24 individus. Concernant l'estimation du poids des spécimens présents, le chevaine et la vandoise pèsent aux alentours de 200-400 g et le gardon, entre 60 et 200 g. Les Anguillidae sont présents avec 13 restes, ce qui représente environ 6 individus ayant des poids compris entre 100 et 400 g. Enfin, les Pleuronectidae, avec 9 restes appartenant à du flet, représentent 3 individus d'environ 200 g.

Couche	Ile	IIf	Ilg	III	IIIa	IIIb	IIIc	IIId	IIIe	III-GF	IIIj	VIa	VIb	VIc	VId-e	VIe	VIg	VII	Total
NR	248	2	107	302	3 984	2 360	2 109	33	230	392	60	4	2	1	1	10	38	4	9887

Tableau 12 : Nombre de restes d'écailles par couche sur le site du Taillis des Coteaux.

Tableau 13 (page suivante) : Nombre de restes osseux et minimum d'individus par couche et par taxon sur le site du Taillis des Coteaux.

5-Résultats

	Anguilla		Squalius		Leiscus sp.		Rutilus		Cyprinidae		Salmo trutta		Salmo salar		Thymallus		Coregonus		Salmonidae		Platichthys		Indeterminate		Total	
	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI
Sondage	IIb															1	1			1					2	1
	IIe	2	2			2	2		1		44	5	2	1	137	10	11	1	9		491			699	21	
	IIf										2	2			3	2			1		1			7	4	
	IIg					2	2				14	3	8	3	36	2	2	2	11			47		120	12	
	III										58	5	16	4	97	9	1	1	40	3		3		220	20	
	III-GF										15	3	2	2	57	5		9		1			85	11		
	IIIa	1	1		1	1	1		5		223	11	35	5	596	30	13	1	131		987		1992	49		
	IIIb	3	2	5	3	4	3	1	1	7	295	16	21	5	430	24	3	2	65		658		1492	56		
	IIIc			2	2	3	1	1	1	70	619	32	42	6	803	41	52	5	191		639		2422	88		
	IIId					1	1		1		1	1			14	4			1		1		24	6		
	IIIe			4	3				27		171	10	14	4	275	16	9	3	19		18		537	36		
	IIIff										1	1			1	1							2	2		
	IIIg										1	1			1	1							17	19		
	IIIi										3	1	5	1									7	15		
	IIIj								1		6	1	2	1	11	1							1	21		
	Va																							5	0	
	Vd											1	1	1	1	1	1							8	12	
	Vla									1		9	1			11	1	2	1	1				3	27	
	Vlb									1		7	1	1	1	6	1								15	
Vlc					1	1					11	1	2	1	20	1	1	1	1				8	44		
Vlc-d											1	1	1	1	4	1							4	10		
Vld											6	1	3	1	10	1	2	1	3		1		25	4		
Vld-e											3	1	1	1			1	1					5	3		
Vle					1	1			2		46	1	1	1	81	1	9	1	1		2		143	5		
Vle-f															3	1							3	1		
Vlg									7		32	1	2	1	35	1	6	1	8		1	57	148	5		
Vlh											1	1			3	1							5	3		
Vli									3		15	1	1	1	22	1	1	1	5		7	6	67	6		
VIIa	7	1													1	1							1	1		
Total NR	13	-	12	-	15	-	3	-	131	-	1590	-	155	-	2664	-	113	-	497	-	9	-	2965	-	8167	-
% NR	0,16	-	0,15	-	0,18	-	0,04	-	1,60	-	19,47	-	1,90	-	32,62	-	6,09	-	1,38	-	0,11	-	36,30	-	100	-
Total NMI	-	6	-	9	-	12	-	3	-	-	-	103	-	41	-	159	-	22	-	-	-	-	-	-	-	358

5.3.2. Estimation de l'âge

L'étude scalimétrique des écailles a permis d'avoir un aperçu de l'âge des spécimens d'ombre provenant de certaines couches archéologiques (IIIa, IIIb et IIIc).

L'âge des spécimens est assez homogène entre les couches. Les individus étudiés ont entre 6 et 9 ans (Tableau 14).

Référence archéologique	Référence TNPC	Âge estimé (années)
386B-TDC12-IIIa-F12-2	AR_0041	7
379A-TDC08-IIIa-E11-3	AR_0032	6
387C-TDC08-IIIa-E11-2	AR_0043	7
377B-TDC09-IIIa-D11-3	AR_0030	7
379J-TDC08-IIIa-E11-1	AR_0035	8
378B-TDC11-IIIa-E12-3	AR_0031	6
383G-TDC12-IIIa-F12-4	AR_0040	8
378-TDC11-IIIa-E12-3	AR_0009	6
190-TDC09-IIIb-E11-3	AR_0004	8
162B-TDC09-IIIb-F11-4	AR_0016	7
166B-TDC09-IIIb-F11-4	AR_0017	6
46C-TDC09-IIIc-G9-2	AR_0048	8
230B-TDC09-IIIc-G9-1	AR_0023	9
80C-TDC11-IIIc-E10	AR_0049	6
223B-TDC09-IIIc-G9-1	AR_0021	6

Tableau 14 : Estimation de l'âge des spécimens archéologiques du Taillis des Coteaux.

5.3.3. Estimation de la taille et du poids

Comme nous l'avons vu dans le paragraphe 3.3.2, il y a une corrélation significative entre la taille, le poids et l'âge du poisson. En se basant sur les données métriques des spécimens de référence dont la taille et le poids du poisson sont connus, il est possible d'estimer la longueur totale et le poids du spécimen archéologique au moment de sa capture (Figure 55 ; Tableau 15).

En se référant aux mêmes écailles que précédemment, nous pouvons observer que nos individus ont des tailles comprises entre 324 et 405 mm en longueur totale pour un poids estimé entre 256 et 558 g.

Il ne faut toutefois pas oublier que le poids est reconstitué en fonction de spécimens finlandais, l'information n'étant pas disponible pour les autres régions. Le poids de nos spécimens archéologiques peut être sous-estimé car, comme nous l'avons vu précédemment, la croissance est différente entre ces deux groupes.

Référence archéologique	Référence TNPC	Lt recalculée	W recalculé
386B-TDC12-IIIa-F12-2	AR_0041	323,67	256,68
379A-TDC08-IIIa-E11-3	AR_0032	349,44	334,03
387C-TDC08-IIIa-E11-2	AR_0043	396,63	516,36
377B-TDC09-IIIa-D11-3	AR_0030	334,07	286,17
379J-TDC08-IIIa-E11-1	AR_0035	398,60	525,26
378B-TDC11-IIIa-E12-3	AR_0031	371,92	413,90
383G-TDC12-IIIa-F12-4	AR_0040	369,85	406,02
378-TDC11-IIIa-E12-3	AR_0009	325,13	260,69
190-TDC09-IIIb-E11-3	AR_0004	386,53	472,54
162B-TDC09-IIIb-F11-4	AR_0016	359,94	369,83
166B-TDC09-IIIb-F11-4	AR_0017	405,77	558,45
46C-TDC09-IIIc-G9-2	AR_0048	361,06	373,80
230B-TDC09-IIIc-G9-1	AR_0023	357,68	361,92
80C-TDC11-IIIc-E10	AR_0049	343,08	313,59
223B-TDC09-IIIc-G9-1	AR_0021	376,40	431,31

Tableau 15 : Estimation de la taille et du poids des spécimens archéologiques du Taillis des Coteaux.

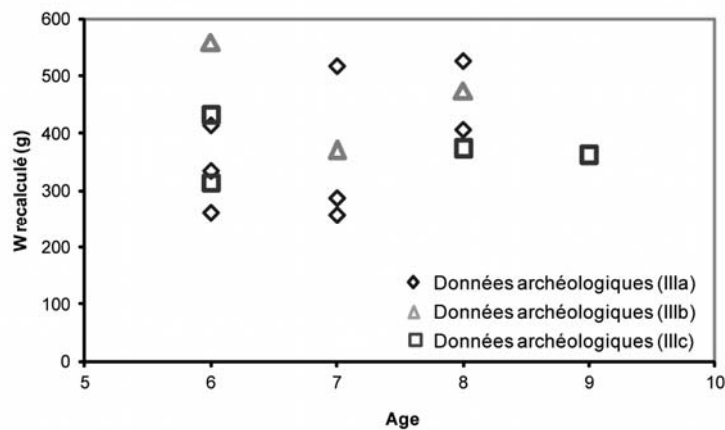


Figure 55 : Poids des spécimens archéologiques recalculés en fonction de l'âge sur le site du Taillis des Coteaux.

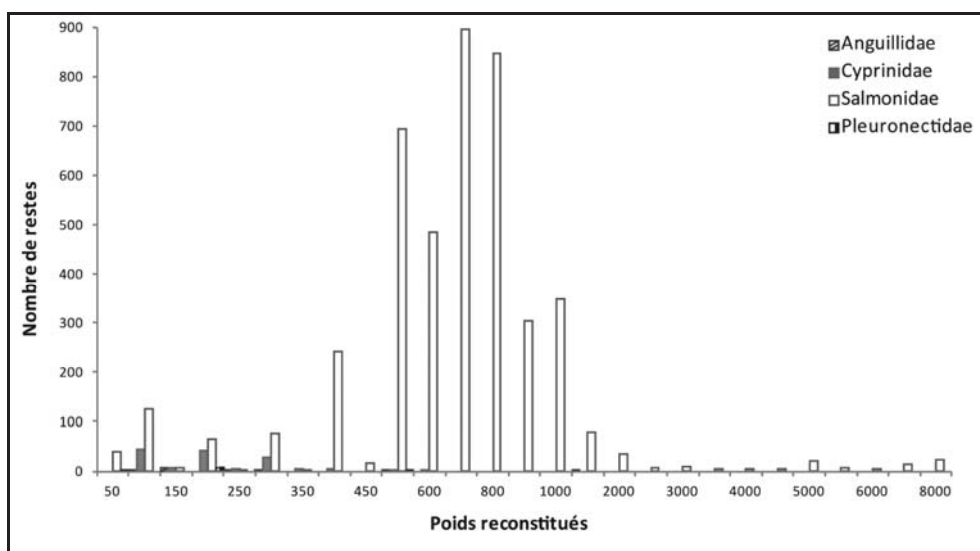


Figure 56 : Reconstitution du poids des individus archéologiques du site du Taillis des Coteaux.

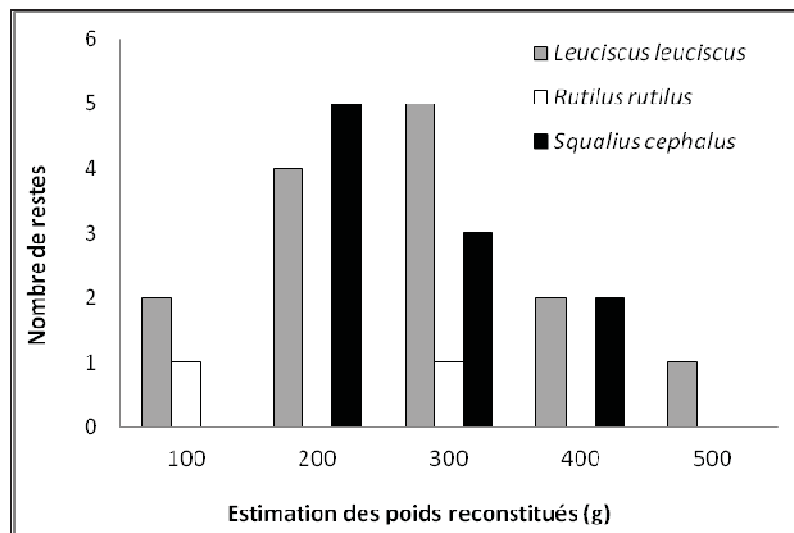


Figure 57: Détail de la reconstitution du poids des Cyprinidae archéologique du site du Taillis des Coteaux.

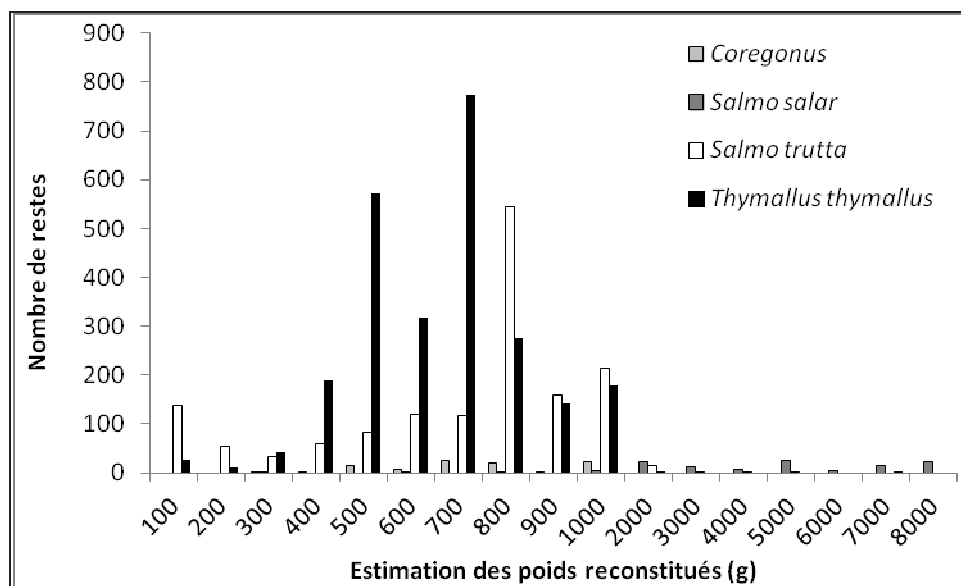


Figure 58: Détail de la reconstitution du poids des Salmonidae archéologique du site du Taillis des Coteaux.

Comme pour le site de La Piscine, on s'aperçoit qu'aucune sélection de poids ne semble avoir été effectuée lors de la capture. Il n'y a pas de différences notables dans la reconstitution des poids par unités stratigraphiques. On remarque cependant une prédominance des restes provenant d'individus compris entre 500 et 1 000 g, notamment chez les Salmonidae (Figure 56 & 58). La distinction entre de potentiels prédateurs est plus difficile à observer car le principal apport provient de spécimens de plus de 500 g.

5.3.4. La conservation osseuse

L'assemblage du Taillis des Coteaux est constitué d'une forte proportion de vertèbres (NR = 4 633), et seulement 901 éléments crâniens ont été identifiés. Parmi les vertèbres, les caudales sont majoritaires avec 2 217 restes (27 %). Les précaudales avec 2 013 restes correspondent à 24 % de l'ensemble du matériel ichtyofaunique. Les restes crâniens rassemblent seulement 11 % du matériel osseux. L'ombre commun, avec 290 restes crâniens (32 %) identifiés, représente la principale accumulation de ce type de restes.

La fragmentation des ossements est plutôt faible. Seul 18 % du matériel est fragmenté à plus de 50 %. Cette fragmentation touche principalement les os les plus fragiles comme les os crâniens. De nombreuses vertèbres ont aussi leur bord abîmé. Quelques cassures sur os frais ont été identifiées. Les ossements complets représentent 40 % du matériel total.

Le pourcentage de survie des éléments squelettiques est relativement élevé (32 %). Une quarantaine de types d'ossements ont été préservés sur les quelque 200 ossements composant le squelette du poisson entier (Figure 59). Le pourcentage de survie a été calculé selon la méthode de Dodson & Wexlar (1979). Les ossements les mieux conservés sont les éléments axiaux (vertèbres précaudales et caudales), notamment les premières et deuxième vertèbres. Pour les os crâniens, la meilleure représentation concerne les operculaires ainsi que les arcs pharyngiens de Cyprinidae.

Durant cette étude, les traces liées aux actions de consommation ont aussi été recherchées. Malheureusement, aucune trace de découpe n'a été distinguée. L'absence de trace de découpe et la présence de restes crâniens indiquent que les poissons ont été rapportés entiers sur le site. L'étêtage n'a pas été pratiqué, et la présence d'os du complexe urophore confirme l'absence d'équeutage. L'ensemble de ces indices indique l'absence de préparation ou de traitement des carcasses de poissons par l'Homme.

La coloration des ossements par le sédiment n'a pas permis d'observer si des informations liées à la combustion pouvaient être conservées. Avoir un aperçu des actions ayant impacté l'assemblage osseux est donc complexe en l'absence de traces sur les ossements.

Il a été observé un petit lustré sur quelques vertèbres, mais il est difficile de dire si ces traces proviennent d'une action digestive ou bien du ruissellement de l'eau entre les couches.

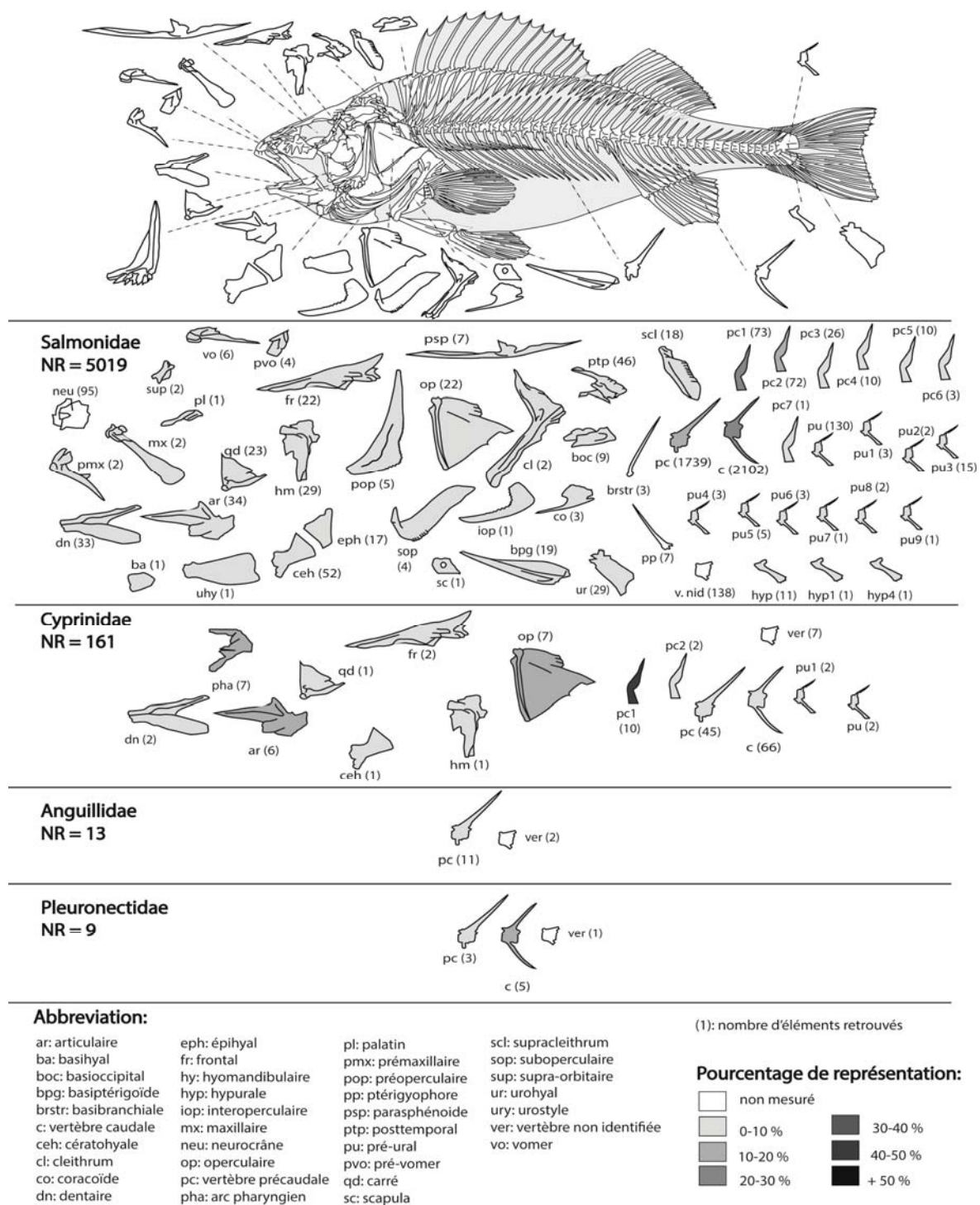


Figure 59 : Eléments squelettiques conservés et retrouvés après enfouissement (squelette de perche modifié de Coutureau & Clavel 2005).

5.3.5. Pourcentage de poisson sur l'ensemble du matériel faunique

Nous nous sommes aussi intéressée à la part relative des poissons au sein de la faune présente sur le site (Tableau 16). L'ensemble des données numériques concernant les autres types de faunes a été fourni par les spécialistes eux-mêmes. Nous nous sommes intéressée aux couches de l'ensemble II et à la couche IIIa. Les autres couches n'ont pas été étudiées en l'absence de données concernant la microfaune.

	Macrofaune	Ichtyofaune	Microfaune	Avifaune	Total faune	% poisson
II	1	0	0	0	1	0,00
II a	1	0	18	0	19	0,00
II b	62	2	20	5	89	2,25
II c	5	0	109	2	116	0,00
II d	8	0	35	2	45	0,00
II e	1 050	699	304	133	2 186	31,98
II f	118	7	1 121	15	1 261	0,56
II g	483	120	6 690	100	7 393	1,62
III a	1 613	1 992	7 617	402	11 624	17,14

Tableau 16 : Pourcentage de poissons retrouvés au sein du matériel faunique du Taillis des Coteaux.

Les couches II, IIa, IIc et IId ne contenaient pas de vestiges de poisson. Toutefois, nous pouvons observer que quelques restes de microfaunes y étaient présents.

Sur l'ensemble de ces couches, nous pouvons observer des assemblages fauniques assez variables. Les couches IIb, IIc et IIg montrent un pourcentage de poisson relativement faible, pouvant correspondre à une alimentation par un prédateur non anthropique. Concernant les couches IIe et IIIa, en revanche, le pourcentage de poisson est relativement élevé, ce qui laisse penser à une accumulation mixte.

Sur l'ensemble de ces couches, un tableau de présence/absence permet d'observer la diversité taxonomique des poissons (Tableau 17).

Pour la couche IIb, seul l'ombre est identifié. Pour la couche IIc, on retrouve de l'ombre commun associé à des ossements de truites. La couche IIg a une plus grande diversité faunique avec la présence de l'ensemble des Salmonidae identifiés (ombre, truite, saumon, corégone). La vandoise est aussi attestée.

Pour l'ensemble de ces couches, les spécimens archéologiques appartiennent à des Salmonidae de poids reconstitué entre 500 et 800 g. La vandoise semble correspondre à un individu d'environ 150-200 g.

	IIb	Ile	IIf	Ilg	IIIa
<i>Anguilla anguilla</i>		x			x
<i>Leuciscus leuciscus</i>		x		x	x
Cyprinidae		x			x
<i>Thymallus thymallus</i>	x	x	x	x	x
<i>Salmo trutta</i>		x	x	x	x
<i>Salmo salar</i>		x		x	x
<i>Coregonus</i> sp.		x		x	x
Salmonidae	x	x	x	x	x

Tableau 17 : Présence/absence des spécimens ichtyofauniques sur le site du Taillis des Coteaux.

Pour les couches Ile et IIIa, le spectre faunique est similaire. Nous retrouvons l'ensemble des Salmonidae identifiés mais aussi des Cyprinidae et de l'anguille. Les Salmonidae sont compris pour l'essentiel entre 600 et 800 g. La vandoise et l'anguille correspondent à des individus d'environ 200 g.

Les éléments qui semblent provenir, à première vue, d'une accumulation humaine concernent les restes de saumon. Celui-ci se retrouve dans les couches Ile (NR = 2) et IIIa (NR = 35), mais aussi dans la couche IIg avec 8 restes qui lui sont attribués.

Hormis une plus grande diversité dans les espèces présentes, qui pourra s'expliquer par une diversification de l'alimentation, les spécimens capturés sont sensiblement identiques. Il n'est donc pas aisé de distinguer un apport venant d'un prédateur plus que d'un autre.

5.3.6. Répartition spatiale

Les couches appartenant au sondage ne sont pas prises en compte dans cette partie.

➤ Ensemble II

L'essentiel du matériel de cet ensemble se trouve dans la zone « Entrée grotte » (Figure 60).

- La couche Ile a fourni le plus de matériel ichtyofaunique. La répartition principale se concentre autour des carrés D-E-F 11 et plus particulièrement en E11 avec 441 restes comptabilisés. Sur ce même carré, on retrouve 111 écailles. Le matériel se localise principalement au niveau de l'aplomb de la grotte.
- Pour ce qui est de la répartition au sein de la couche IIg, aucune forte accumulation n'est visible. L'ensemble des restes se répartissent sur l'intégralité de la zone fouillée. Sur 107 restes étudiés, 90 écailles proviennent du carré F12.

Pour les couches IIb et IIf, la faible quantité de restes découverts ne permet pas de distinguer de répartition préférentielle du matériel.

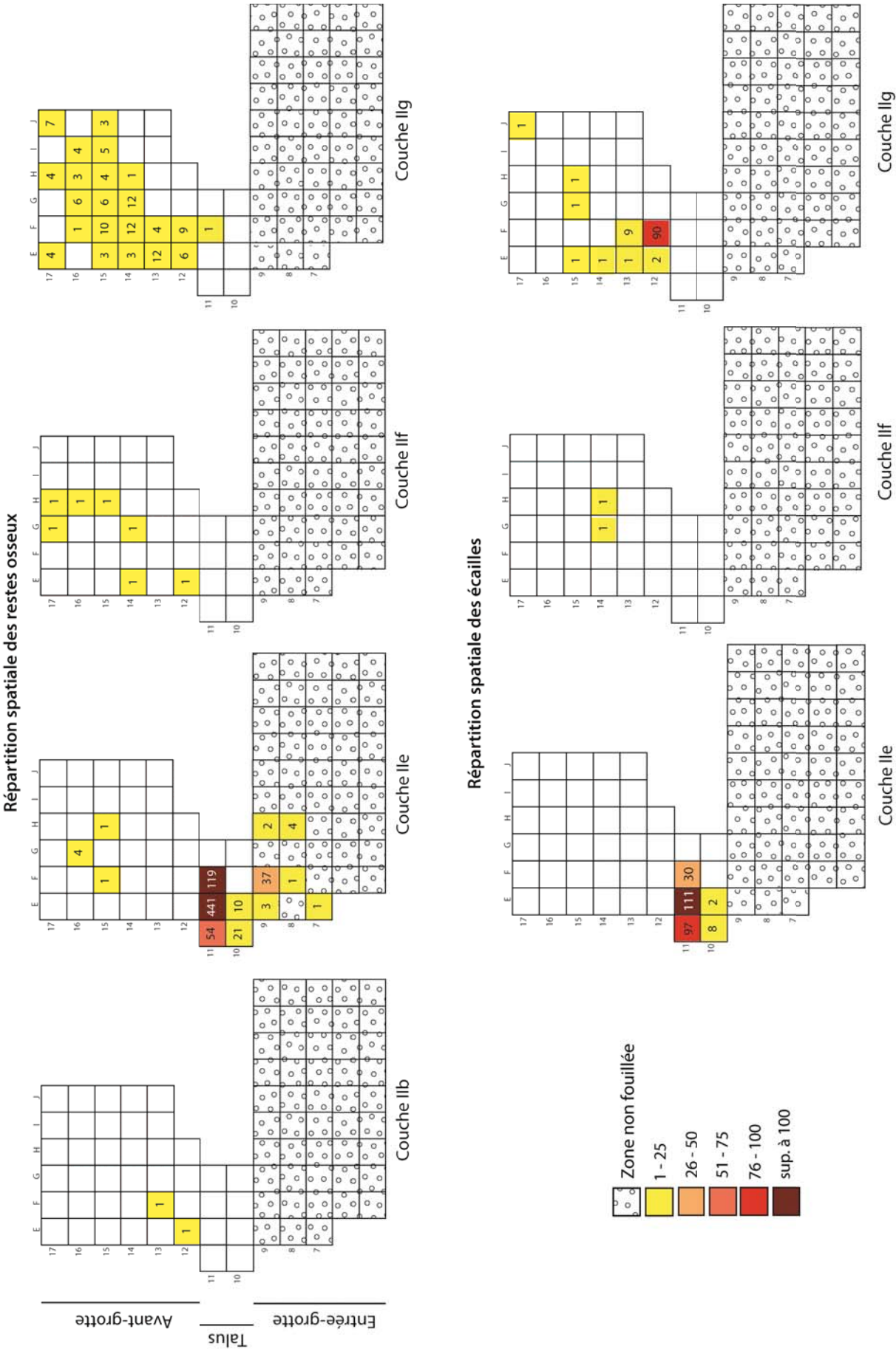


Figure 60 : Répartition spatiale de l'ichtyofaune (ensemble I) sur le site du Taillis des Coteaux.

➤ Ensemble III

La plus grande densité de restes est visible dans les couches IIIa, IIIb et IIIc. Cela s'explique par une plus grande extension de la fouille sur ces niveaux par rapport aux autres couches.

Il est aussi intéressant de noter que parmi les niveaux archéologiquement stériles (IIId, IIIf et IIIh), seuls les niveaux IIId (NR = 24) et IIIf (NR = 2) ont fourni du poisson (Figure 62).

- Couche III : une plus forte accumulation de matériel se trouve dans les carrés G16 et I16 avec respectivement 39 et 55 restes comptabilisés sur un ensemble de 220 restes découverts. Concernant la répartition spatiale des écailles, on en retrouve sur l'ensemble de la zone fouillée. Le carré E14 comprend la plus forte accumulation d'écailles avec 94 restes.
- Couche III-GF : sur les 85 restes mis au jour, une accumulation est particulièrement visible en F12 (NR = 63 restes osseux et 112 écailles). De nombreuses écailles sont aussi visibles en F13 (NR = 79).
- Couche IIIa : avec 1 992 restes osseux et plus de 3 984 écailles, une répartition spatiale du matériel commence à se dessiner. Pour les restes osseux, dans la zone « Entrée-grotte », une accumulation se situe au niveau du carré G14 (NR = 80). Toutefois, l'essentiel du matériel se répartit sur quelques mètres carrés, notamment en E11 (NR = 621). Peu de restes se répartissent dans la zone de l'avant-grotte. La répartition des écailles reprend le même schéma que les restes osseux. La principale accumulation se retrouve en E11 (NR = 1 567) ainsi qu'en E12 (NR = 706).

Pour les couches suivantes, l'absence de vestiges dans les carrés appartenant à l'entrée de grotte s'explique par les perturbations du sol (ondulations dues au gel/dégel). L'ensemble de cette zone correspond à la couche III sans distinction particulière. On peut toutefois remarquer qu'une faible quantité de restes est attribuée à cette zone.

- Couche IIIb : les 1 492 restes se répartissent sur 11 m². Comme précédemment, la majorité de l'accumulation de l'ensemble du matériel se situe à l'aplomb de la grotte et notamment au sein des carrés E-F 11-10-9.
- Couche IIIc : par rapport à la couche IIIb, l'accumulation du matériel s'est déplacée vers l'avant-grotte. Une forte accumulation est toujours visible dans les carrés E-F 11. La plus grosse accumulation de matériel revient au carré G9 avec 815 restes. Contrairement au matériel osseux, l'accumulation principale d'écailles se situe au niveau du carré D10 avec 943 restes.
- Couche IIId : bien que le niveau soit stérile, 24 restes de poissons et 33 écailles ont été retrouvés.
- Couche IIIe : comme pour la couche IIIc, l'essentiel de l'accumulation se retrouve au niveau du carré G9 (NR = 156). Une forte densité de restes est, là aussi, visible dans les carrés F9 et F8. Pour les écailles, aucune n'a été retrouvée en G9. L'accumulation principale se situe en G8 avec 70 restes.

Concernant les couches IIIf, IIIg, IIIi et IIIj, trop peu de restes ont été étudiés pour pouvoir en tirer une information fiable.

Comme nous l'avons vu précédemment dans le chapitre 1.2.7.1, trois foyers ont été découverts.

Le foyer GF1 se situe au niveau des carrés G8-9 et H8-9 de la couche IIIa. Seuls 12 restes de poissons et 1 écaille ont été retrouvés dans les carrés qui le composent.

Pour le foyer GF3 compris entre les carrés H8-9 et I8-9 de la couche IIIc, 69 restes osseux et 32 écailles ont été comptabilisés. Notons néanmoins que la forte accumulation de restes osseux (NR = 815) se situe à proximité du foyer, en G9.

Enfin, dans le foyer GF4, localisé dans les carrés E13-14-15 et F14 de la couche III, peu de restes de poissons ont été découverts (NR = 42). Une forte accumulation d'écailles est toutefois visible en E14.

Si l'on considère l'intégralité des deux ensembles étudiés, on observe une distribution du matériel ichtyofaunique du fond de la grotte vers l'aplomb. Une forte concentration est visible dans les carrés E-F 10-11.

• *Salmo salar*

Dans le but de déterminer l'origine de l'accumulateur, il est aussi intéressant d'observer la répartition des gros spécimens, c'est-à-dire des restes de saumon.

Au sein de l'ensemble II, 10 vertèbres de saumon ont été identifiées. Deux restes ont été localisés en E11 pour la couche IIe. La couche IIg comprend donc 8 restes de saumon répartis sur l'ensemble de l'entrée de la grotte. On retrouve des restes en E14, G15-16, J15 et J17 (Figure 61).

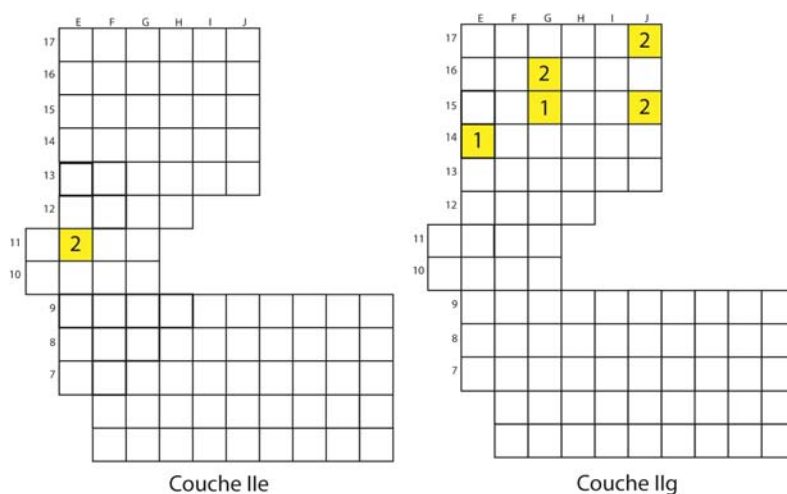


Figure 61 : Répartition spatiale des restes de saumon dans l'ensemble II sur le site du Taillis des Coteaux.

Dans l'ensemble III, 132 restes de saumons ont été dénombrés. La couche IIIc représente la plus grande accumulation (NR = 42), suivie par la couche IIIa (NR = 35) puis la couche IIIb (NR = 21) (Figure 63).

Pour la couche III, 9 restes ont été retrouvés au sein du foyer GF4. Le foyer GF3 a livré 2 vertèbres de saumon tandis que le foyer GF1 n'en contient aucune.

L'essentiel du matériel de la couche IIIa provient de l'avant-grotte. Ce schéma semble se modifier quelque peu dans les autres couches de cet ensemble.

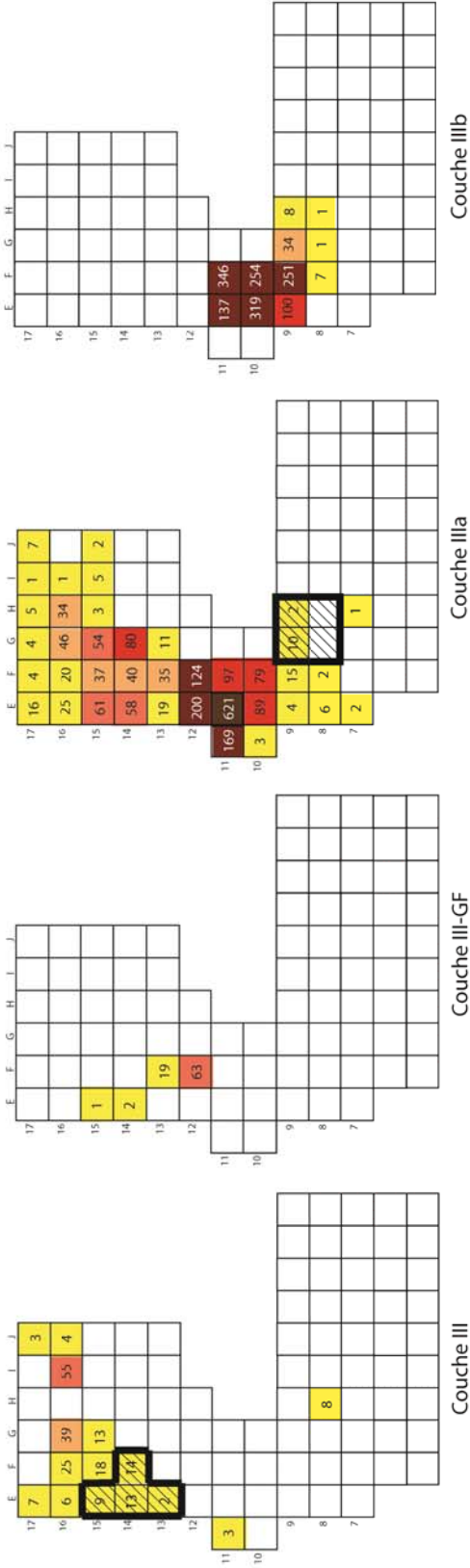
Pour la couche IIIb, les restes se situent au niveau de l'aplomb de la grotte. Les plus fortes accumulations se retrouvent toutefois dans les carrés E9 et F9-10.

Les restes de la couche IIIc sont dispersés à la fois au niveau de la grotte et de l'avant-grotte. Les carrés G9 et E10 comportent le plus d'ossements de saumon.

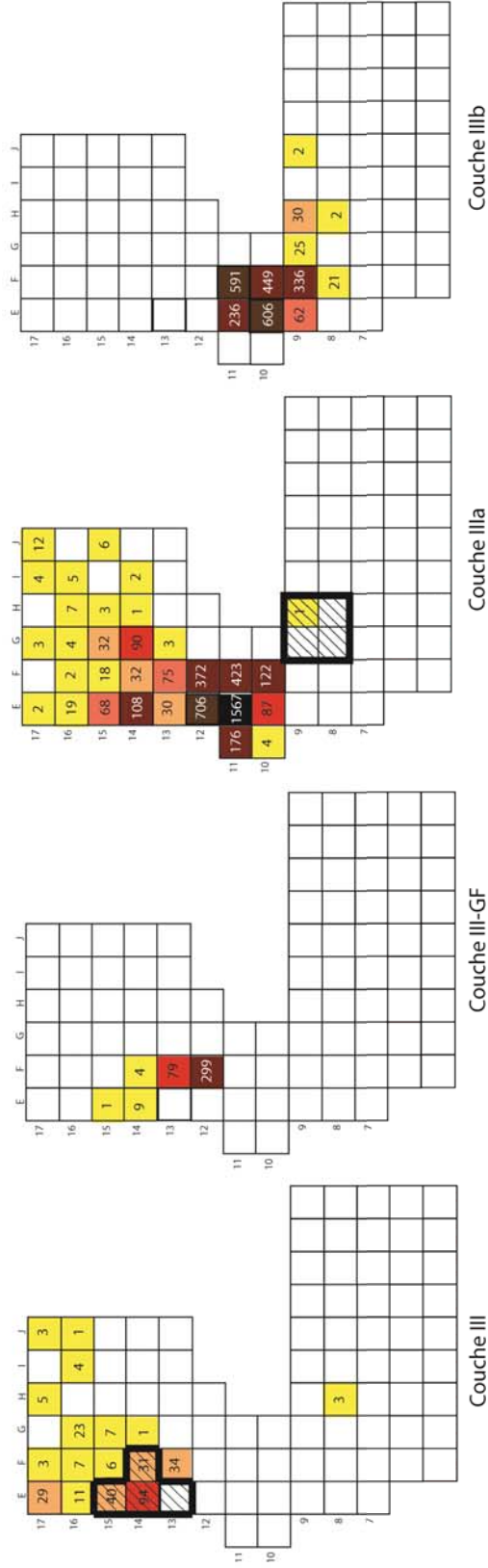
Au sein de la couche IIIe, pour le moment, les seuls restes de saumon ont été retrouvés au niveau de l'avant-grotte.

Dans le sondage S.2000, 13 vertèbres ont été comptabilisées. Les couches Vd, VIc-d, VId-e, VIb et VIe ont chacune fourni 1 vertèbre de saumon. Les couches VIc et Vid contenaient respectivement 2 et 3 restes de saumon.

Répartition spatiale des restes osseux



Répartition spatiale des écailles



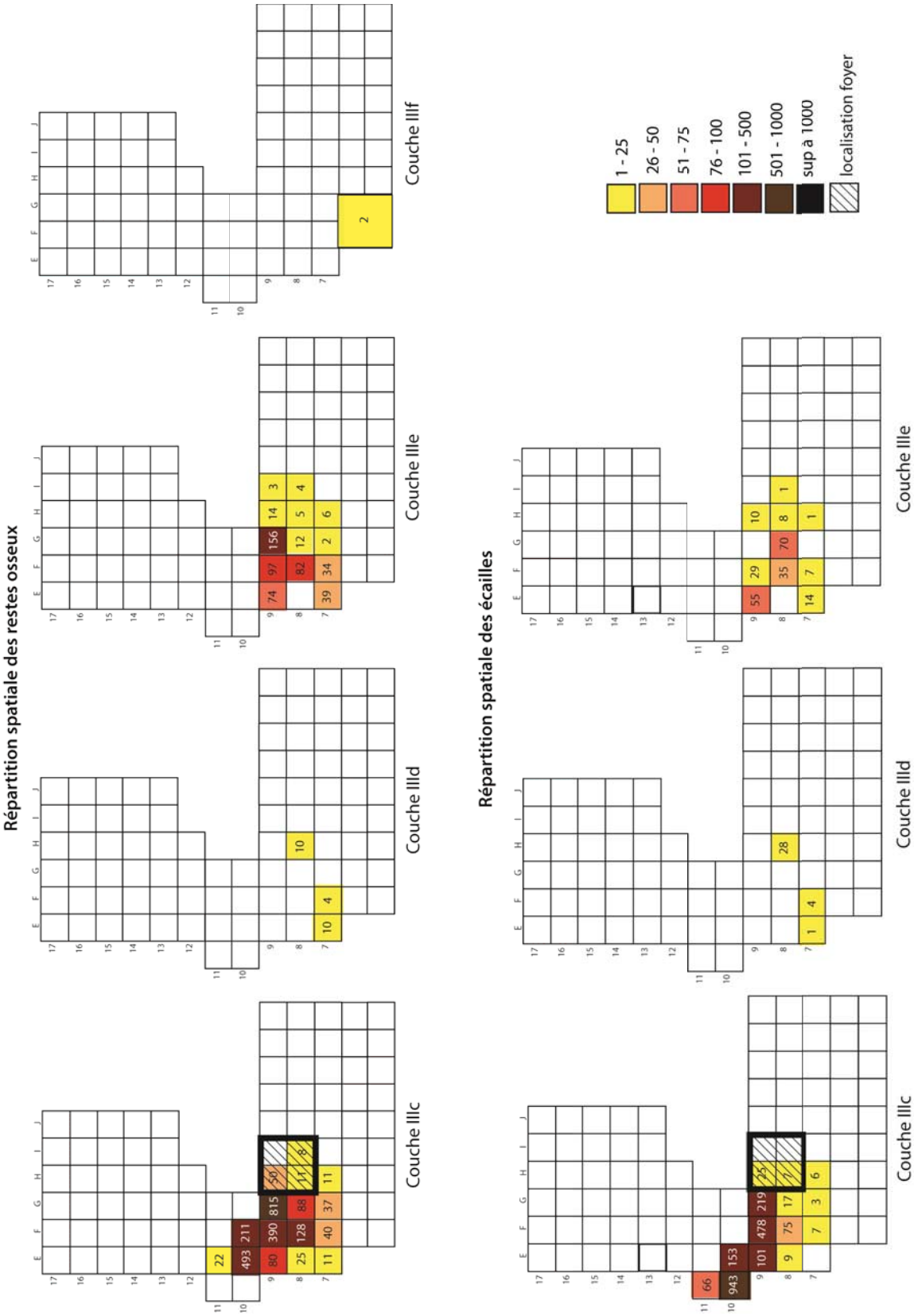


Figure 62 : Répartition spatiale de l'ichthyofaune (ensemble IIJ) sur le site du Taillis des Coteaux.

Répartition spatiale des restes de *Salmo salar*

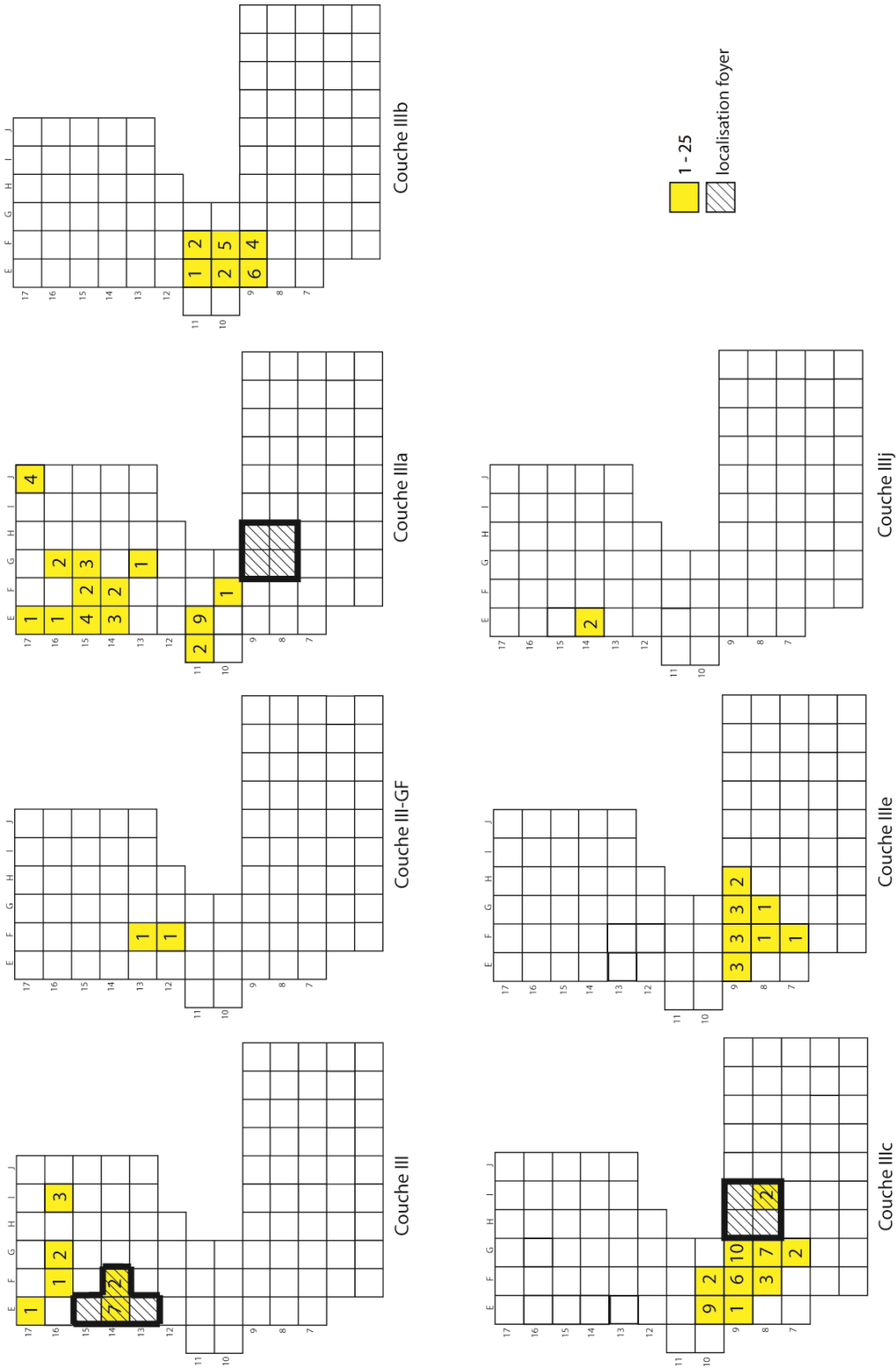


Figure 63 : Répartition spatiale des restes de *Salmo salar* dans l'ensemble III sur le site du Taillais des Coteaux.

La répartition spatiale de l'ichtyofaune reste difficile à interpréter. Nous nous sommes alors tournée vers les analyses factorielles discriminantes (AFC). Par ce biais, nous avons cherché à observer les relations entre les couches, la localisation sur le site et les espèces des ensembles II (ou AG/EG_moy) et III (ou AG/EG_inf).

Une première analyse cherche à déterminer s'il y a des liens entre les couches et les espèces présentes (Figure 64).

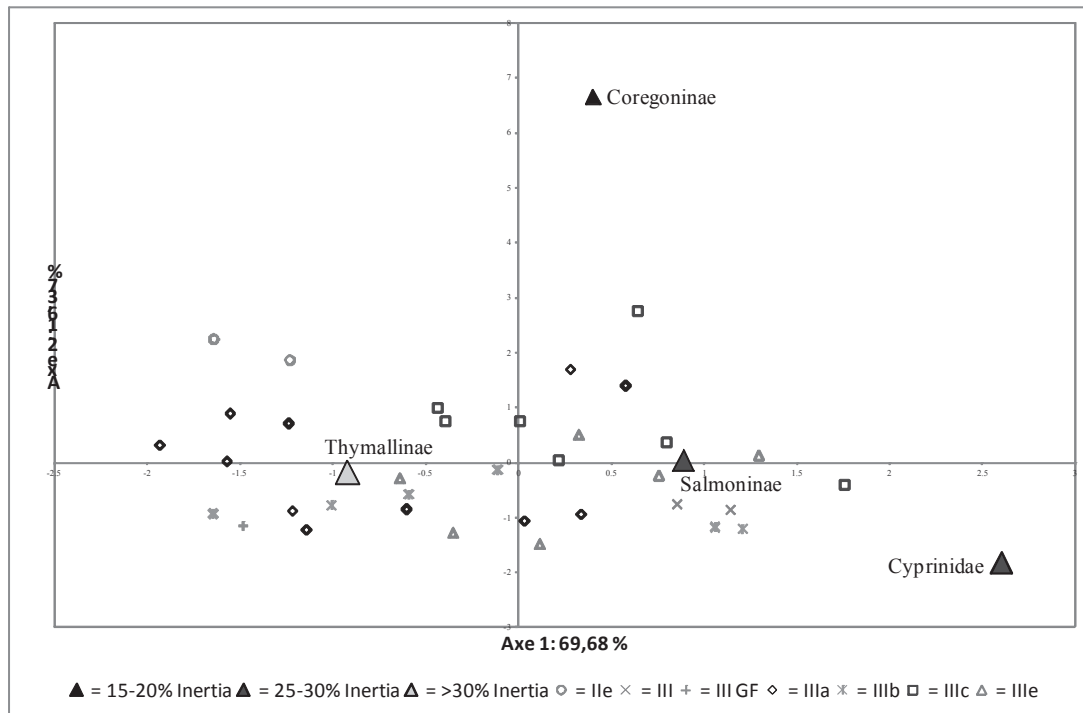


Figure 64 : AFC - Relation entre les couches de l'ensemble III (III, III GF, IIIa, IIIb, IIIc, IIIe) et l'ichtyofaune identifiée sur le site du Taillis des Coteaux.

Les couches observées sont IIe, III, III-GF, IIIa, IIIb, IIIc et IIIe. Selon les axes 1 et 2, structurés par les Thymallinae et les Salmoninae, aucune structuration dans le matériel ichthyofaunique n'est visible lorsque l'on cherche des relations entre les couches et les espèces identifiées. Une seconde analyse permet de rechercher s'il y a des liens entre les accumulations de l'« avant-grotte » et de l'« entrée-grotte » (Figure 65).

Un test de Chi2 a permis de confirmer l'indépendance de ces couches les unes par rapport aux autres ($\chi^2 = 183,44$; ddl = 24 ; $p = 1,6124 \times 10^{-26}$).

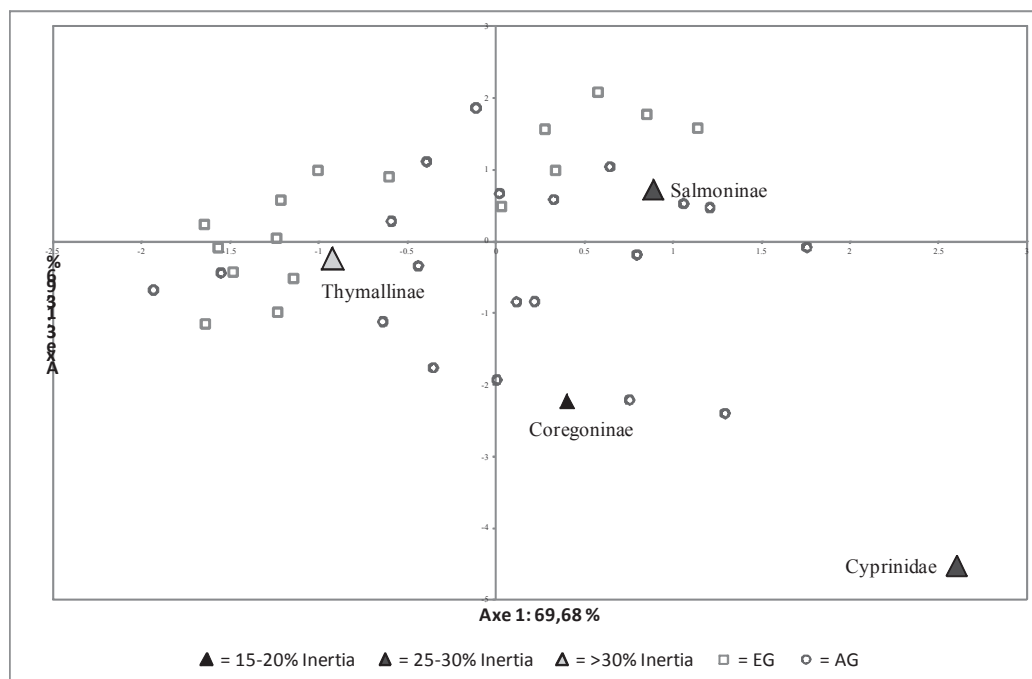


Figure 65 : AFC - répartition spatiale de l'ichtyofaune sur le site du Taillis des Coteaux selon les zones « avant-grotte » et « entrée-grotte ».

En considérant les axes 1 et 3 de l'ensemble des couches de l'« entrée-grotte », nous pouvons remarquer que ces dernières sont structurées par la présence de Thymallinae. Les couches appartenant à l'« avant-grotte » sont quant à elles caractérisées par une présence plus importante de restes de Cyprinidae et de Coregoninae.

Une différence étant observable entre les niveaux « avant-grotte » et « entrée-grotte », il est intéressant de vérifier si ces données sont dépendantes de la chronologie (Figure 66).

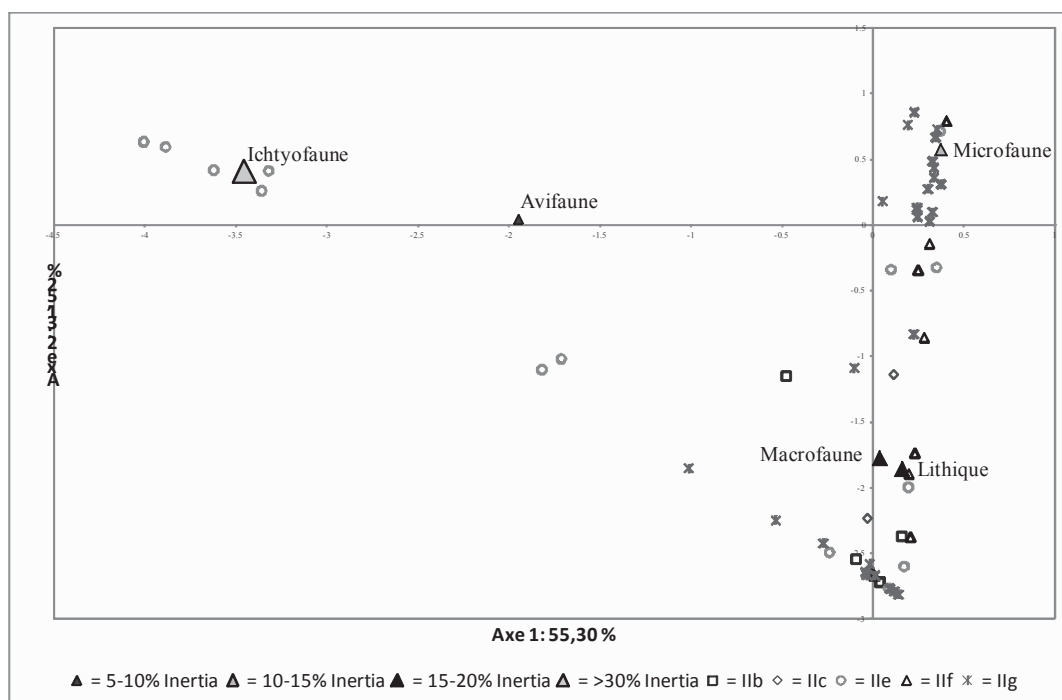


Figure 66 : AFC - Répartition chronologique de l'ichtyofaune sur le site du Taillis des Coteaux en fonction des couches de l'ensemble II (IIb, IIc, IId, IIe, IIg).

Pour l'ensemble II, les niveaux appartenant à l'« avant-grotte » se comportent de la même manière. En confrontant ces données avec celles appartenant au niveau « entrée-grotte », une structuration différente entre les deux niveaux est observable. Pour l'ensemble III, peu d'informations sont fournies. Cependant, l'« avant-grotte_inf » semble se caractériser par une faune plus diversifiée, mais en l'absence de données complémentaires, il n'est pas possible de conclure.

Après avoir observé la répartition spatiale de l'ichtyofaune, il est intéressant de regarder s'il y a des similitudes ou non avec les autres artefacts (Figure 67 ; Figure 68, annexe 5).

Au sein de l'ensemble II, les poissons sont peu présents sur l'ensemble des couches.

Pour la couche IIb, la plus grosse accumulation de vestiges se situe en F13. On y retrouve de nombreux restes de microfaune et de lithique tandis que la présence d'oiseau et de poisson est anecdotique.

Pour la couche IIe, les poissons dominant l'assemblage et se répartissent essentiellement en E11. Ce carré est aussi composé de restes d'oiseaux. La microfaune et le lithique vont surtout se répartir sur les carrés localisés dans l'avant de la grotte.

Les couches II f et II g sont quant à elles composées quasi exclusivement de restes de microfaune.

Pour le niveau IIIa, les vestiges lithiques se répartissent sur l'ensemble de la zone fouillée et plus principalement au niveau des carrés I16 et H9. On retrouve les restes de macrofaune en majorité dans la grotte. Ces répartitions s'opposent à celles des restes de poissons et d'oiseaux. Ces derniers se répartissent dans et aux abords du carré E11.

La dominance des restes de poissons au niveau de l'aplomb de la grotte se retrouve aussi dans les couches IIIb et IIIc.

S'agissant de la couche IIIc, hormis les poissons, peu de vestiges ont été retrouvés au niveau de l'aplomb de la grotte. La plus forte concentration de restes de poisson est visible en G9.

La couche IIIe se compose principalement de restes lithiques et de macrofaune.

Il est intéressant d'observer que les accumulations de lithiques et de macrofaune semblent liées, tandis que les restes d'avifaune et d'ichtyofaunes sont mêlés. Ces concentrations de vestiges indiquent donc une nette dichotomie entre les vestiges d'origine anthropique et ceux dont l'origine est discutable.

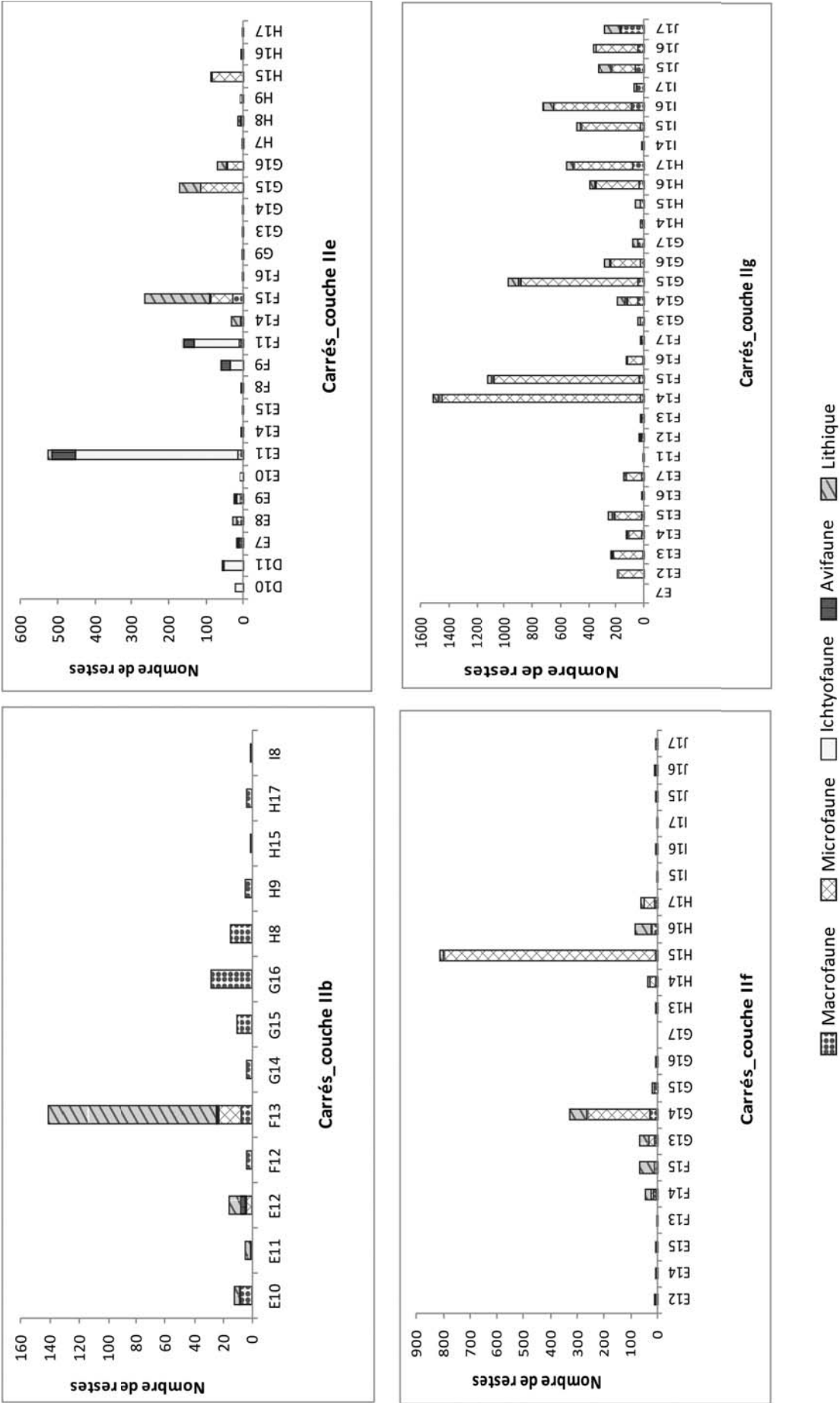


Figure 67 : Répartition spatiale des vestiges de l'ensemble II du site du Tailis des Coteaux.

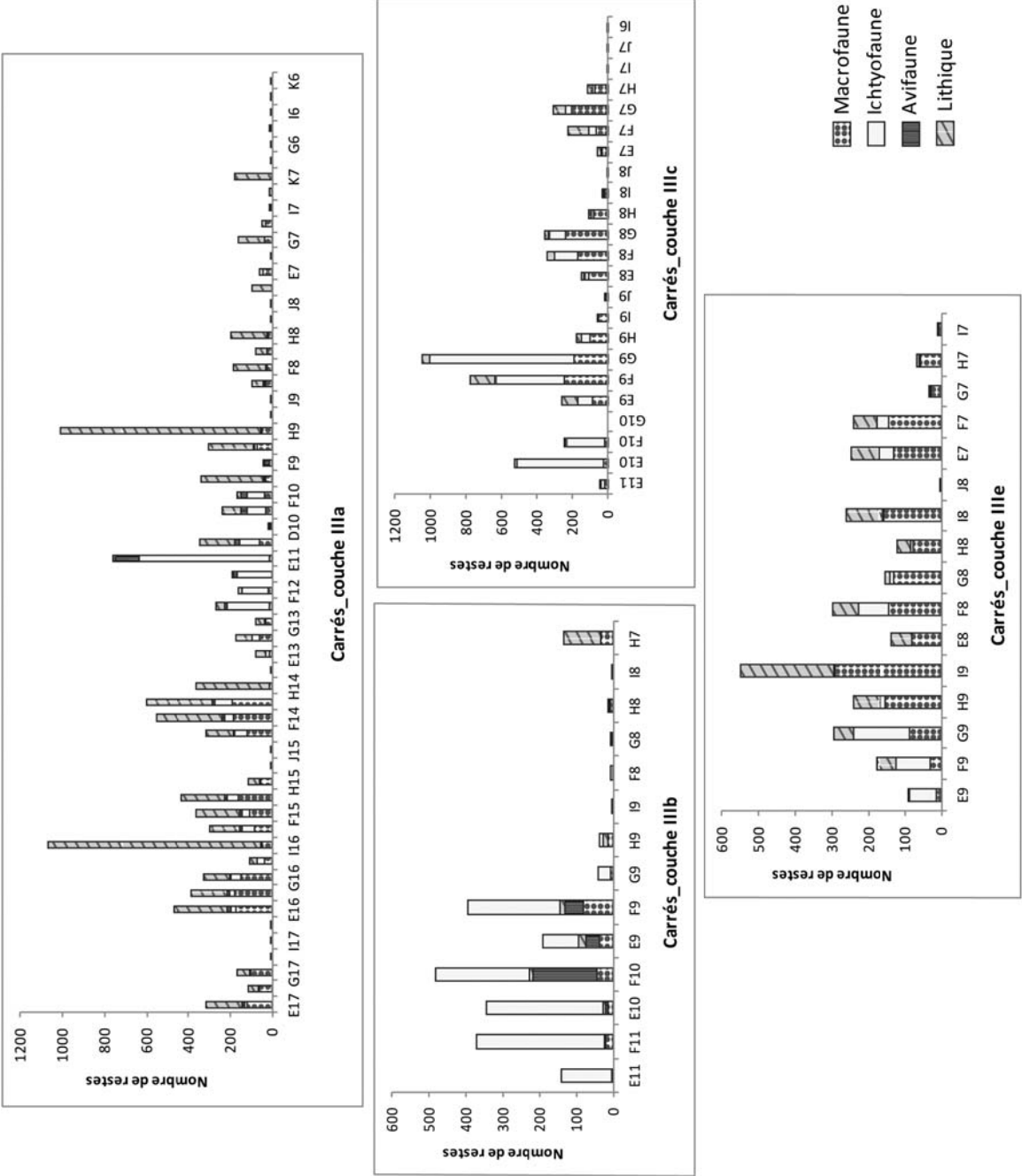


Figure 68 : Répartition spatiale des vestiges de l'ensemble III du site du Taillis des Coteaux.

5.3.7. Analyses scalimétriques

Parmi les 9 987 écailles comptabilisées, 5 342 appartiennent à de l'ombre (Figure 69). Majoritairement dans un état fragmentaire, il n'a pas été aisé d'isoler des écailles complètes en vue de l'étude.

Un échantillon de 50 écailles archéologiques d'ombre a été sélectionné pour ce travail. Après un examen des photographies prises en lumière transmise, les écailles dont le bord externe n'est pas conservé dans son intégralité ainsi que celles qui ont été régénérées⁷ ont été exclues de l'étude. Seules 15 écailles exploitables ont été retenues, elles proviennent des couches IIIa (NR = 8), IIIb (NR = 3) et IIIc (NR = 4).

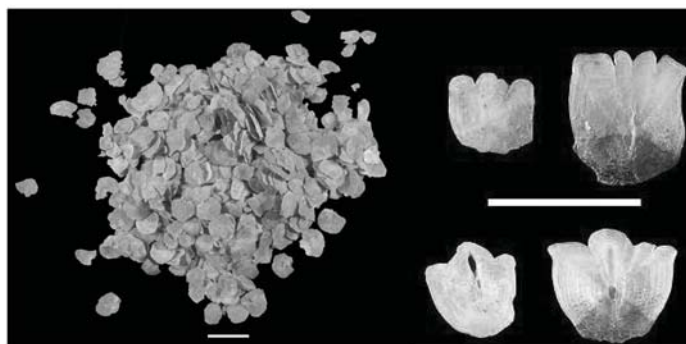


Figure 69 : Amas d'écailles provenant d'un quart de m² (IIIa-E10.sc.1) sur le site du Taillis des Coteaux (à gauche) et comparaison d'écailles archéologiques et actuelles (à droite) d'ombre commun.

5.3.7.1. Vitesse de croissance

À partir du référentiel obtenu, nous avons essayé d'estimer la vitesse de croissance de nos spécimens archéologiques (cf. chapitre 3.3.2.3.2).

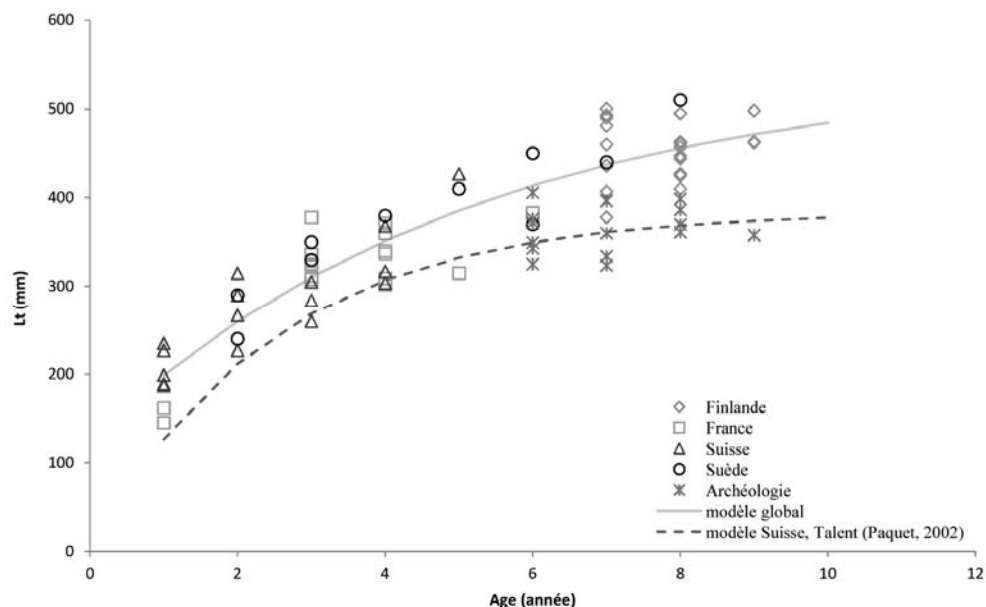


Figure 70 : Reconstitution de la vitesse de croissance des spécimens archéologiques d'ombre commun du Taillis des Coteaux.

⁷ Ecaille formée après la perte de l'écaille originelle. Elle est décelable par l'absence d'anneaux concentriques près du *focus*.

Observons qu'il y a 17 000 ans BP, l'ombre avait une croissance similaire à celle que l'on retrouve dans les cours d'eau français et suisses (Figure 70). L'ombre archéologique semble avoir vécu dans des conditions thermiques assez proches de celles que nous trouvons sous nos latitudes aujourd'hui.

5.3.7.2. Saisonnalité

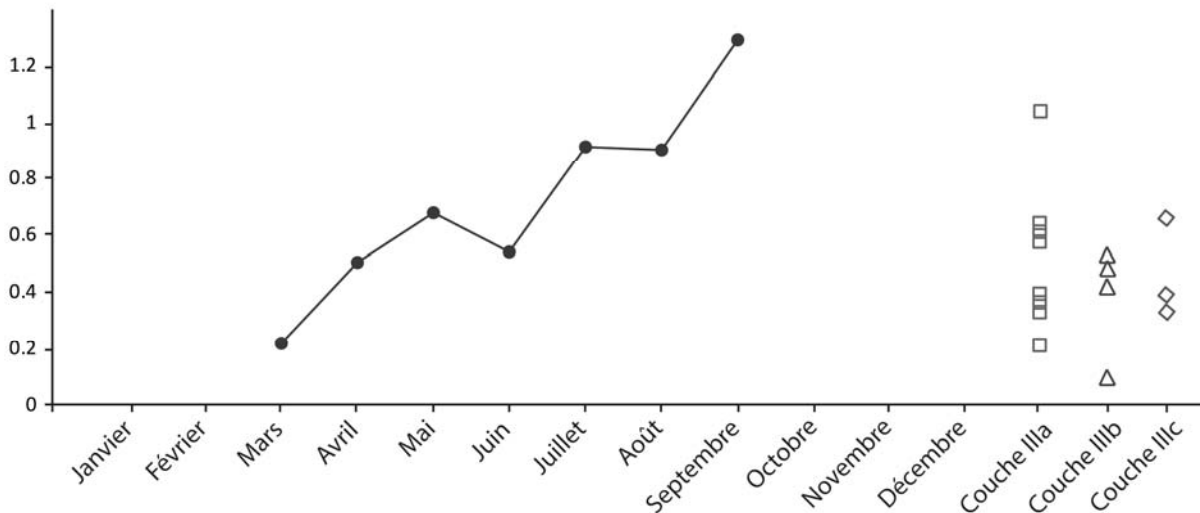


Figure 71 : Reconstitution de la saisonnalité de capture des spécimens archéologiques d'ombre commun du Taillis des Coteaux selon la saisonnalité des spécimens actuels.

Lorsque les données archéologiques sont replacées sur l'allongement marginal actuel, on peut observer les périodes de capture préférentielles (Figure 71).

La majorité des écailles analysées (NR = 12) suggère que la capture des ombres s'est déroulée au premier semestre, entre les mois de mars et juin. Trois écailles (2 appartenant à la couche IIIa et 1 à la couche IIIb) semblent quant à elles provenir d'une capture plus hivernale, entre septembre et février.

En conclusion de notre étude, l'identification des différentes structures de croissance présentes sur les écailles d'ombre du Taillis des Coteaux a permis d'estimer la période de capture de ces poissons. Comme nous avons pu le remarquer, l'état de conservation des vestiges archéologiques a restreint le nombre d'écailles analysables au sein de notre échantillon.

Durant la phase d'occupation attribuée au Magdalénien inférieur, il semble que la pêche se soit principalement déroulée durant la période printanière.

5.4. L'AGENT ACCUMULATEUR : L'EXEMPLE DE LA LOUTRE

L'origine de l'accumulation de la microfaune et de l'ichtyofaune est un problème récurrent durant le Paléolithique. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 4 (p. 80), Erlandson & Moss (2001) ont identifié plusieurs accumulateurs potentiels. Parmi les carnivores, Nicholson (1991), Le Gall (1999a) et Russ (2010) désignent la loutre comme potentiel accumulateur (annexe 6).

La loutre est un Mustelidae semi-aquatique, probablement le principal consommateur de poissons parmi les mammifères continentaux européens. Son régime alimentaire varie selon la saison et le biotope. Elle peut ainsi consommer des écrevisses, des amphibiens, des reptiles ou encore des oiseaux.

Initialement présente dans toute l'Europe et jusqu'à l'Afrique du Nord, elle est actuellement considérée comme une espèce menacée en Europe occidentale (Kuhn & Jacques 2011). Elle colonise tous les habitats aquatiques : rivières, lacs, étangs, marais ou encore les bords de mer (Nicholson 2000).

La loutre utilise ses épreintes⁸ pour marquer son territoire en les déposant le long des berges ou sur des points hauts comme des rochers ou des souches d'arbre (Moors 1980 ; Bouchardy 1986 ; Rosoux 1995).

Au total, 29 épreintes de loutre ont été collectées par Stéphane Raimond sur les rives de la Petite-Vézère (Bugeat, Corrèze) entre le 15/12/2011 et le 25/01/2012. Les épreintes ont été nettoyées à l'eau claire à travers un tamis de maille 0,5 mm, puis séchées à l'air sur du papier filtre. Les modifications de surface ont été classées suivant la méthode de Nicholson (2000) et le pourcentage de la surface visible a été adapté à partir de la méthode de Villa & Mahieu (1991).

5.4.1. Le spectre de faune

Au total, 9 775 restes osseux ont été étudiés et, outre du poisson, des restes d'oiseaux (Passeriformes), d'amphibiens (Ranidae), d'insectes (Trichopteridae et Carabidae) et des plantes (Caprifoliaceae et Betulaceae) ont aussi été retrouvés. Les ossements de poissons représentent 82 % des restes identifiés répartis entre neuf espèces : truite (*Salmo trutta*), perche (*Perca fluviatilis*), perche-soleil (*Lepomis gibbosus*), rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*), vairon (*Phoxinus phoxinus*), chabot (*Cottus gobio*) et les indifférenciés chevaine (*Squalius cephalus*)/vandoise (*Leuciscus leuciscus*).

La famille la plus représentée est celle des Percidae (NR = 2 142 ; NMI = 29), suivie par les Salmonidae (NR = 1 191 ; NMI = 56), les Cyprinidae (NR = 501, NMI = 29) et les Centrarchidae (NR = 8 ; NMI = 3). Les estimations de poids révèlent des spécimens compris entre 10 et 200 g (Tableau 18).

La loutre semble être un carnivore opportuniste qui s'adapte à la disponibilité alimentaire de son milieu. De nombreuses études de son régime alimentaire ont été réalisées en France, mais aucune ne portait sur l'impact de sa digestion sur les ossements de poisson.

⁸ Terme utilisé pour désigner les fèces produits par la loutre.

Epreintes	NR	Identifié (%)	Indéterminé (%)	NR Salmonidae	NR Cyprinidae	NR Percidae	NR Centrarchidae
1	97	14 (14)	83 (86)	14	-	-	-
2	186	80 (43)	106 (57)	48	2	-	-
3	778	605 (78)	173 (22)	4	48	553	-
4	199	72 (36)	127 (64)	57	12	-	-
5	138	37 (27)	101 (73)	37	-	-	-
6	202	56 (28)	146 (72)	36	-	1	-
7	1420	1111 (78)	309 (22)	124	102	880	3
8	162	23 (14)	139 (86)	20	-	3	-
9	69	12 (17)	57 (83)	12	-	-	-
10	78	10 (13)	68 (87)	9	-	1	-
11	75	73 (97)	2 (3)	-	18	-	-
12	205	74 (36)	131 (64)	38	25	2	-
13	662	453 (68)	209 (32)	56	19	374	-
14	287	129 (45)	158 (55)	18	82	28	-
15	108	27 (25)	81 (75)	19	7	-	-
16	247	21 (9)	226 (91)	20	1	-	-
17	77	19 (25)	58 (75)	18	1	-	-
18	399	99 (25)	300 (75)	68	31	-	-
19	655	77 (12)	578 (88)	77	-	-	-
20	145	38 (26)	107 (74)	9	9	20	-
21	1011	188 (19)	823 (81)	164	1	22	-
22	64	12 (19)	52 (81)	7	3	2	-
23	52	4 (8)	48 (92)	4	-	-	-
24	222	64 (29)	158 (71)	47	17	-	-
25	380	78 (21)	302 (79)	78	-	-	-
26	272	73 (27)	199 (73)	69	2	-	2
27	258	32 (12)	226 (88)	30	2	-	-
28	1206	434 (36)	772 (64)	108	106	213	3
29	121	66 (55)	55 (45)	-	12	43	-
Total	9 775	3 981 (41)	5 794 (59)	1 191	500	2 142	8

Tableau 18 : Détermination et nombre de restes contenus dans les épreintes de loutre.

5.4.2. Les modifications osseuses

Sur l'ensemble des restes ichthyofauniques étudiés, certaines vertèbres portent des stigmates de compression (2,32 %) ou des marques de dents (0,63 %) (Figure 72). Cette déformation est due à la pression des dents sur la vertèbre, qui compriment l'os de manière à modifier sa forme. Ces stigmates sont plus souvent visibles sur les vertèbres que sur les restes crâniens.

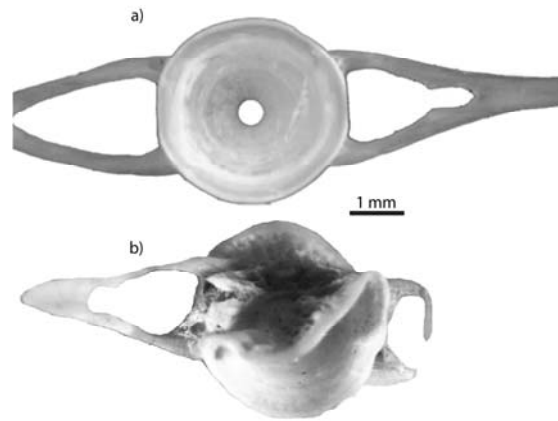


Figure 72 : Déformation d'une vertèbre de truite par la loutre (© E. Guillaud) :

a) Vertèbre caudale de truite provenant de la collection de référence : sans modification

b) Vertèbre caudale de *Salmo* sp. provenant d'une épreinte : avec modification (compression).

5.4.3. Digestion : l'arrondissement et le polissage des ossements

L'impact de la digestion sur le squelette varie en fonction des enzymes et de l'acidité (pH) de l'appareil digestif du prédateur (Denys *et al.* 1995). Son âge ainsi que les déjections, le type d'os et la durée d'exposition aux acides et enzymes peuvent modifier cet impact. L'action des sucs gastriques peut conduire à l'arrondissement et au polissage d'un ossement (Figure 73). Dans nos épreintes de loutre, le matériel non digéré représentait 9,8 % du total. La majorité des restes sont soit modérément (56 %) soit fortement (34 %) modifiés par les sucs gastriques. Et la surface polie est présente sur 90 % des ossements. Les restes crâniens semblent plus sensibles aux attaques acides que les vertèbres.

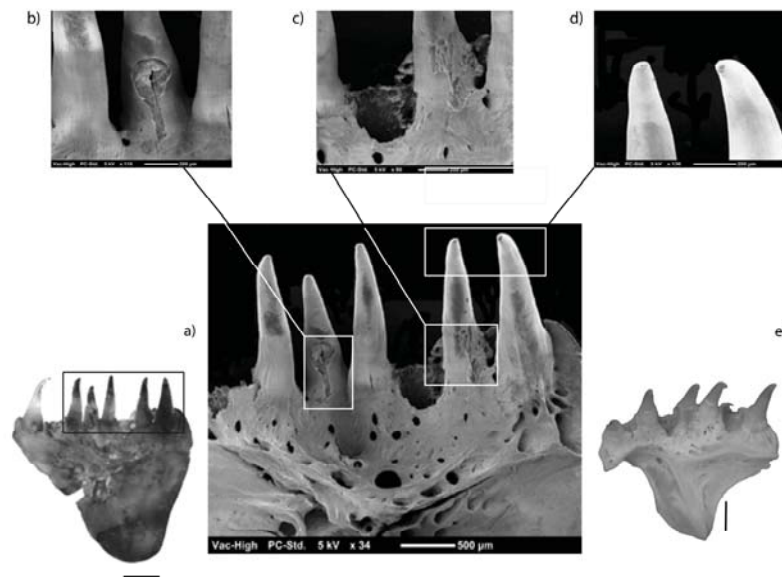


Figure 73 : Modification d'un prémaxillaire de truite (MEB, échelle : 1mm) après digestion par la loutre (© E. Guillaud & M. Lemoine) :

a) Ossement après digestion

b) Perforation due aux sucs gastriques

c) Modification de l'énaméloïde

d) Arrondissement de la surface dentaire

e) Prémaxillaire de la collection de comparaison : sans modification.

5.4.4. Fragmentation et perte osseuse

Les accumulations de loutre sont caractérisées par la présence simultanée d'os complets (9,7 %) et d'os fragmentés dans la même épreinte (90,3 %) (Figure 74).

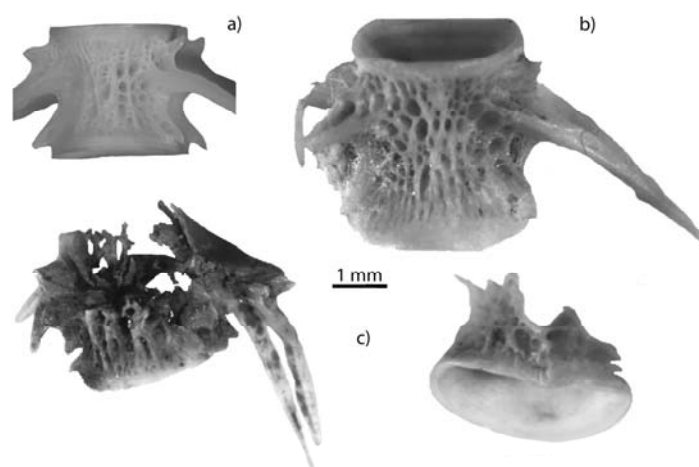


Figure 74 : Fragmentation et perte osseuse sur des vertèbres de truite après digestion par une loutre (© E. Guillaud) :
 a) Vertèbre de truite provenant de la collection de comparaison
 b) Vertèbre presque complète après digestion
 c) Modification de la vertèbre (50 % de perte à gauche et 75 % à droite).

5.4.5. Pourcentage de survie

Le taux de survie des éléments squelettiques est relativement faible (19 %). Quelque 39 types d'ossements ont survécu sur les 200 qui composent le squelette du poisson entier (Figure 75). Le pourcentage de survie a été calculé selon la méthode de Dodson & Wexlar (1979). Les ossements les mieux conservés sont : le parasphénoïde chez les Centrarchidae (PS = 33,33 %) ; le dentaire et le carré (PS = 23,33 %) pour les Percidae ; l'os pharyngien et la première vertèbre (PS = 44,82 %) pour les Cyprinidae ; le dentaire (PS = 28,57 %) pour les Salmonidae. Au total, le squelette axial représente 54 % du matériel étudié. En termes de conservation osseuse, les éléments crâniens et le squelette axial sont les mieux préservés chez les Salmonidae (respectivement 69 et 44 %) tandis que les Centrarchidae ont une conservation moindre (respectivement 0,3 et 0,7 %).

La loutre apparaît comme un prédateur opportuniste. Dans son étude, Erlinge (1968) indique que les poissons consommés par la loutre mesurent entre 15 et 17 cm. Cependant, à l'état sauvage, la loutre ne semble pas faire de sélection de taille pour ses proies. Elle consomme le poisson en commençant par la tête. Pour les plus gros spécimens, seules les parties les plus charnues sont ingérées, et les ossements ne sont donc pas retrouvés dans les épreintes.

La représentation des éléments anatomiques, la fragmentation et l'état de surface des ossements dépendent du type de prédateur. Cela a conduit à distinguer cinq catégories prenant en compte l'intensité de la digestion et le type de prédateur (Dodson & Wexlar 1979 ; Andrews 1990). Plusieurs expériences sur la survie du poisson durant la digestion chez le chien, le porc et l'Homme ont été menées par Jones (1986) et Nicholson (1993). Ces études ont montré que 85 à 100 % des éléments du squelette de poisson avaient été détruits lors de la digestion par ces mammifères. Les os qui ont survécu montrent des stigmates de compression, de dissolution et d'arrondissement. Dans notre étude, nous avons observé quelques-unes des modifications mentionnées par Nicholson (manducation et broyage). L'examen des os au moyen du MEB (Figure 73) montre des traces de dissolution, mais

aucune *puncture* n'a été observée ou, si elles existent, elles sont difficilement différenciables de l'aspect naturellement poreux des vertèbres de Salmonidae.

En résumé, l'étude des 29 épreintes actuelles de loutre européenne nous a permis de caractériser les dommages causés aux ossements durant la digestion. Sur 3 842 restes identifiés, la majorité de l'assemblage est constitué de vertèbres. Les espèces identifiées sont globalement de petite taille et dominées par la présence de la truite. La plupart de ces restes osseux (90 %) présentent des signes caractéristiques de modifications biochimiques comme le polissage de l'os ou encore sa fragmentation et sa perte osseuse.

Selon les études faites par Dodson & Wexlar (1979) et Andrews (1990), la représentation des éléments anatomiques, la fragmentation, l'état de surface des os etc. sont caractéristiques d'une catégorie de prédateur. Ce constat les a conduit à détailler cinq grandes catégories de modifications, et donc de prédateurs, en fonction de l'intensité des traces visibles sur les ossements. Nous-même avons pu remarquer que la loutre a un impact relativement fort sur les ossements. Ces stigmates sont similaires à ce qui peut être retrouvé chez d'autres accumulateurs carnivores, qu'ils soient piscivores ou non.

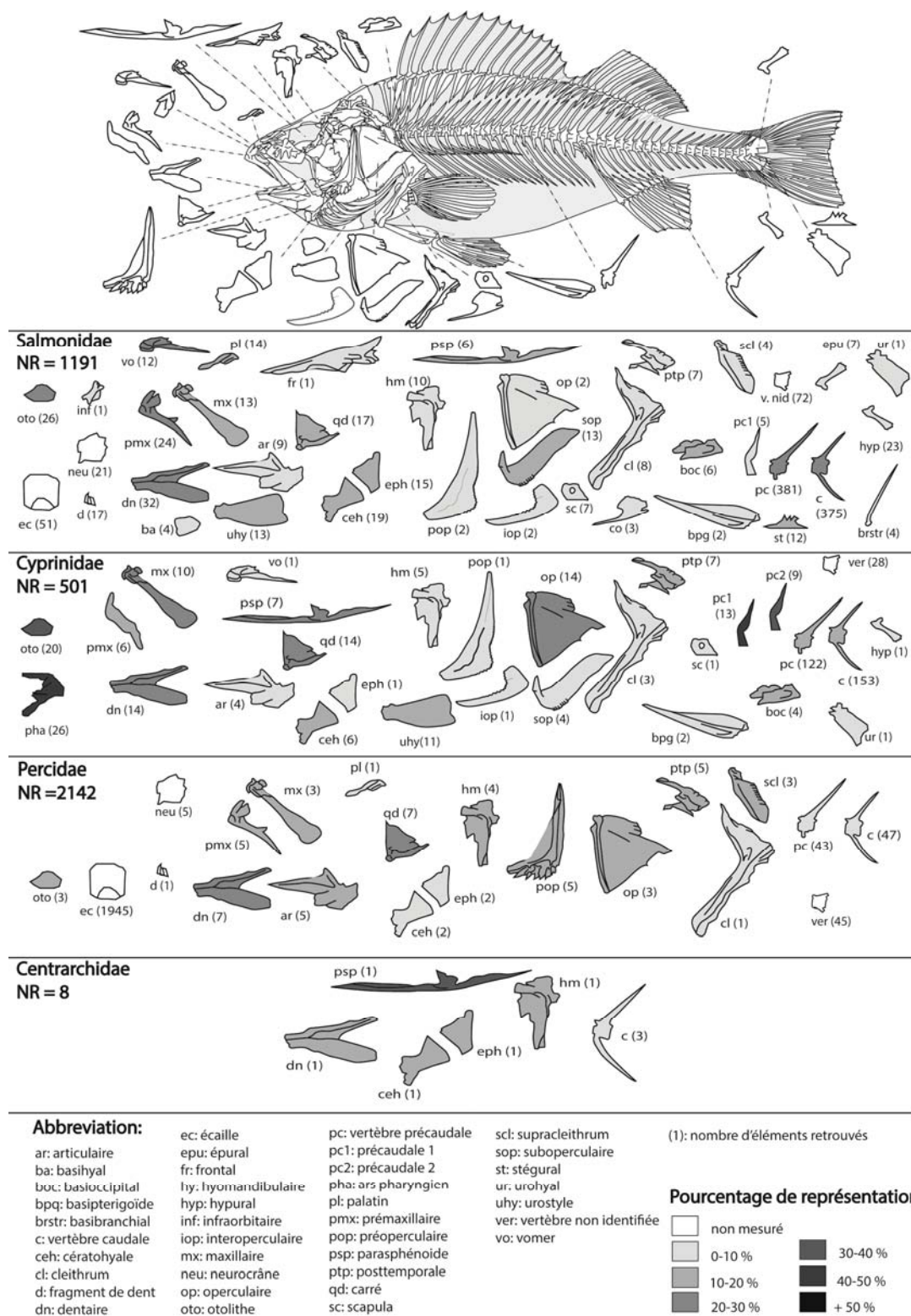


Figure 75 : Eléments squelettiques avant et après digestion par la loutre (squelette de perche modifié de Coutureau & Clavel 2005).

6. DISCUSSION

6.1. ECONOMIE DE SUBSISTANCE AU PALÉOLITHIQUE SUPÉRIEUR : L'ICHTYOFAUNE

Au Paléolithique inférieur, peu de gisements ont livré des restes de poissons. Au Paléolithique moyen, là aussi, les gisements ayant fourni de l'ichtyofaune sont relativement peu nombreux, contrairement à ceux datés du Paléolithique supérieur. Sur les nombreux sites européens étudiés, la faible diversité taxinomique dans les assemblages est à relever. Ceux-ci sont quasi exclusivement constitués d'espèces provenant d'eau douce. En raison de la submersion des sites côtiers, les espèces marines sont rarement retrouvées. Au Paléolithique supérieur, le Magdalénien est la culture la mieux connue d'Europe occidentale en raison du grand nombre de gisements découverts. La grande majorité des sites à ichtyofaune se répartissent entre les bassins atlantique, méditerranéen ainsi que sur la péninsule Ibérique du bassin atlantique. Sur l'ensemble de ces sites, les salmonidés sont présents. Les cyprinidés sont, la plupart du temps, représentés par le chevaine ou la vandoise. Des restes d'anguille et de brochet peuvent aussi être identifiés dans certains assemblages.

Quelques sites d'Europe de l'Ouest permettent d'évaluer l'importance et l'évolution des ressources halieutiques au Paléolithique supérieur. Il s'agit ici d'un inventaire général mais non exhaustif des sites ayant fourni de l'ichtyofaune en France et dans les pays limitrophes (Figure 77, annexe 7).

- Allemagne

Pour les sites d'Allemagne, les Magdaléniens ont capturé non seulement des Salmonidae, dont de l'ombre commun, mais aussi du huchon et de la lotte (Torke 1978 in Le Gall 2009). Des restes osseux de brochet et de chevaine ont aussi été découverts (Street *et al.* 2006).

- Belgique

Peu de sites belges ont livré du poisson. Les Salmonidae restent nombreux dans les assemblages. Au côté des saumons et des truites (de rivière et de mer), les restes d'ombre commun sont retrouvés en nombre. La lotte apparaît aussi dans les assemblages. On retrouve aussi des restes de Cyprinidae, de barbeau (*Barbus barbus*) et de la vandoise. Du hotu (*Chondrostoma nasus*) a été identifié sur le site du Trou de Chaleux (Van Neer *et al.* 2007). Ponctuellement, de l'anguille, du brochet, de la loche franche (*Barbatula barbatula*) et du chabot (*Cottus gobio*) ont aussi été identifiés dans les assemblages de trou de Chaleux, Trou du Frontal ou encore à la grotte Walou (Van Neer *et al.* 2007 ; Van Neer & Wouters 2007). Plus exceptionnellement, des restes de poisson-chat (*Silurus glanis*) ont été retrouvés sur le site de Néviau (Giltay 1931), mais cette attribution pour cette période est remise en cause par Van Neer & Ervynck (2009).

Les deux espèces dominantes des assemblages belges sont donc l'ombre commun et la lotte.

- Suisse

En Suisse, le spectre faunique est principalement composé d'ombre commun ; viennent ensuite des Salmonidae indéterminés et de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*). Des restes de lotte et de gardon sont aussi présents (Morel & Müller 1997 ; Leesch *et al.* 2004 ; Müller 2006). Les restes de lotte dominent l'assemblage sur le site de Champréveyres. Une grande quantité d'écailles d'ombre commun a été retrouvée sur le site de Monruz.

Comme en Belgique, les deux espèces dominantes sont donc l'ombre commun et la lotte.

- France

Les sites français ayant livré du poisson sont nombreux, plus particulièrement dans la moitié sud. Les Salmonidae restent la principale ressource aquatique capturée. On retrouve notamment de la truite, du saumon et de l'ombre. La diversité des Cyprinidae est plus importante que dans les autres régions, avec de la vandoise, de l'aloise, du chevaine, du gardon et du barbeau (grotte de Pégourié, grotte de l'Esquicho-Crapaou, la Gare de Couze, grotte de Bourouilla, grotte des Harpons, etc.). Des espèces plus secondaires comme le brochet, la lotte, la perche ou encore un corégone indéterminé sont identifiées dans les assemblages archéologiques comme à la grotte du Rond-du-Barry (Haute-Loire), à Bois des Brousses (Hérault) ou encore la grotte de Romains de Pierre-Châtel (Ain). L'exploitation d'espèces marines est mise en évidence à l'abri-sous-roche de la Pointe de Rozel, dans la Manche, avec la présence de restes de Labridae (Cleyet-Merle 1990).

Comme pour les autres régions européennes, les Salmonidae font partie des taxons les plus fréquemment capturés.

Une comparaison peut être faite avec les sites étudiés en Espagne et en Italie.

Dans sa thèse, Russ (2010) a comptabilisé 58 sites en Espagne, 1 au Portugal et 1 à Gibraltar. Sur l'ensemble de ces sites, 22 ont fait l'objet d'études ichtyofauniques. En termes de fréquence, les Salmonidae sont dominants dans les assemblages. Viennent ensuite les Cyprinidae avec le chevaine, le gardon et le barbeau. Quelques rares Pleuronectiformes (*Solea* sp.) sont aussi présents sur les sites de La Riera ou de Bricia A dans les Asturies. Plus exceptionnellement, des restes de Sparidae et de Labridae ont été retrouvés sur les sites côtiers de La Riera et de Mazaculos (Adán *et al.* 2009).

En Italie, les Salmonidae sont encore dominants dans les assemblages. Des restes de brochet, de Cyprinidae, d'anguille, d'ombre commun et de Sparidae sont aussi ponctuellement identifiés, notamment sur les sites de Riparo Dalmeri et de Riparo Cogola (Albertini & Tagliacozzo 2004a ; 2004b). Pour ce dernier site, l'apport en ichtyofaune semble non-anthropique.

Pour la partie ibérique et italienne, les Salmonidae sont donc dominants dans l'ensemble des assemblages.

On observe une gradation dans la répartition des espèces au cours du Magdalénien. Cette différence entre le Sud et le Nord peut s'expliquer par des variations de température entre ces deux zones géographiques. Cet écart de température entre zones est dû à l'apparition, durant le Pléistocène, de l'inlandsis scandinave (Figure 76). La Scandinavie est sous la glace et le nord de l'Europe se trouve recouvert d'un permafrost qui s'étend jusqu'au Massif central. Le paysage de toundra qui en dérive s'étendra jusqu'en Espagne (Bradley 1999). Plus les sites seront éloignés de cet inlandsis, plus les conditions climatiques seront clémentes (Rognon & Miskovsky 2002). Les espèces qui ne sont pas adaptées à ces conditions climatiques migrent vers des zones refuges comme en péninsule Ibérique, en Italie ou encore dans les Balkans. C'est à partir de ces zones que se feront les recolonisations postglaciaires (Kettle & Morales-Muñiz 2011). La répartition des espèces piscicoles dans les cours d'eau dépend donc des paramètres biologiques propres à chacune.

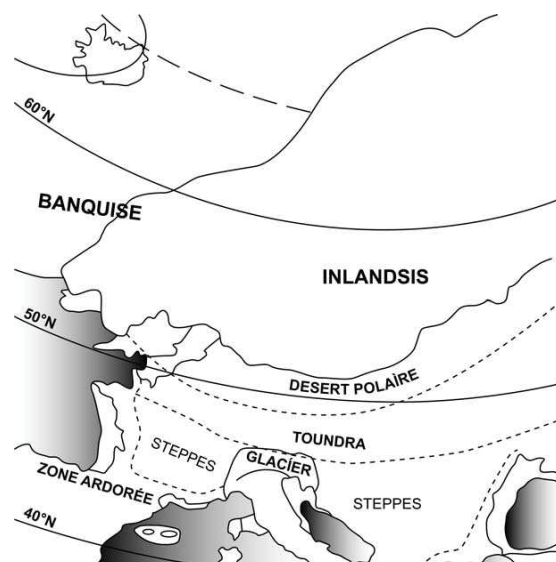


Figure 76 : Paléoclimat en Europe pendant la dernière grande glaciation (Labeyrie 2006).

Un ensemble de poissons adaptés à ces conditions climatiques peuple l'Europe durant l'ensemble du cycle glaciaire :

- Les Salmonidae dominent l'ensemble de la zone géographique.
- Dans les sites localisés en Allemagne, en Suisse, en Belgique et plus ponctuellement en France, l'ombre commun devient l'espèce dominante.

L'exploitation des espèces marines semble peu recherchée. L'élévation du niveau marin et la submersion de sites côtiers peuvent aussi être une explication de la rareté des espèces marines découvertes dans les sites paléolithiques.

Actuellement, les inventaires de répartition de faune et flore (Spillmann 1961 ; Keith *et al.* 2011) permettent de faire un bilan des répartitions géographiques mais aussi de mettre en évidence les régressions ou extensions d'espèces (annexe 8).

Si l'on examine l'aire de répartition actuelle de l'ombre commun, on le retrouve à l'état naturel dans certains cours d'eau des bassins du Rhin, du Rhône et natif du bassin de l'Allier. Il reste absent des bassins de la Seine et de la Garonne (Persat 1977). Il a été introduit avec succès en Dordogne, Basse-Normandie, Béarn, Côte-d'Or ou encore en Haute-Marne (Keith *et al.* 2011).

Du point de vue des découvertes archéo-ichtyologiques, la présence de l'ombre commun est attestée dans différentes régions d'Europe durant le Magdalénien. On retrouve des restes fossiles dans le bassin du Rhin ainsi que le Haut-Danube (Le Gall 2010). Après le maximum glaciaire, sa présence est attestée dans le bassin Loire-Allier et celui du Rhône. Des restes fossiles sont aussi mentionnés en Allemagne (site d'Andernach 1), Suisse (sites de Hauterive-Champréveyres 1 & 2, site de Monruz à Neuchâtel) ou encore Belgique (sites de Trou de Chaleux, Trou du Frontal, Trou du Sureau, du Boid laiterie à Namur et la grotte Walou à Liège) ((Morel & Müller 1997 ; Street *et al.* 2006 ; Van Neer *et al.* 2007 ; Van Neer & Wouters 2007). Seul le bassin de la Garonne ne semble que faiblement colonisé.

Notons que l'ombre commun était présent dans le bassin de la Loire, ce qui n'est plus le cas de nos jours.

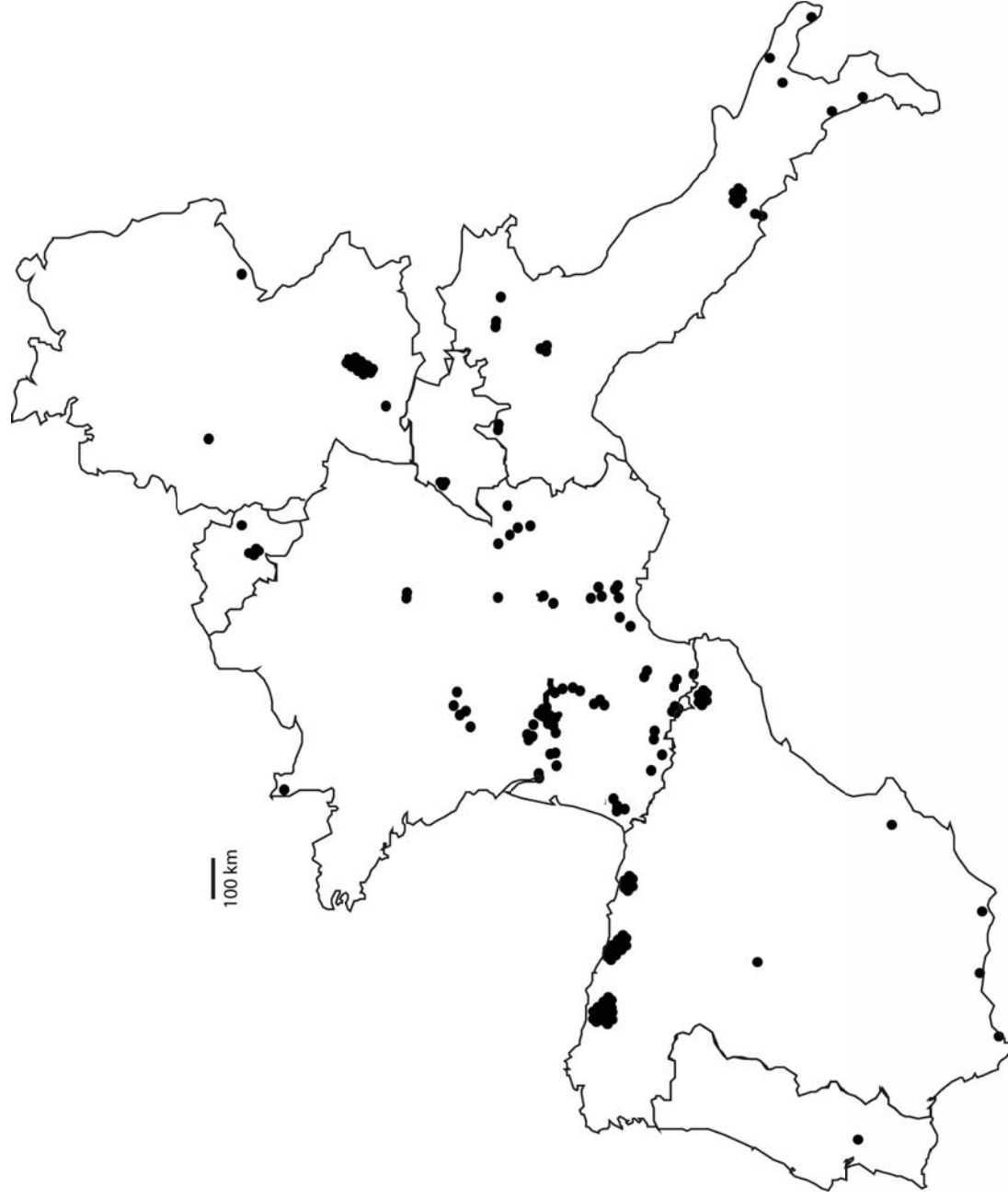


Figure 77 : Inventaire des sites du Paléolithique supérieur d'Europe de l'Ouest ayant livré des restes ichtyofauniques [carte modifiée de cmap.com].

Au Taillis des Coteaux, l'ombre commun est l'espèce dominante. Durant la fin du Würm, il profite des contacts entre rivières pour agrandir son territoire (Le Gall 2010). Lors de la recolonisation postglaciaire, le retrait de l'inlandsis conduit les espèces à se déplacer vers de nouvelles zones plus septentrionales (Parmesan 2006 ; Thomas 2010). Les cours d'eau français se réchauffent et voient l'apparition de cyprinidés thermophiles. Les espèces cryophiles comme l'ombre commun se déplacent vers les cours d'eau d'altitude où les conditions thermiques sont plus favorables. Notons toutefois la présence de cette espèce sur les sites magdaléniens de Bois des Brousses (Hérault) et de la Cauna de Belvis (Aude) (Cravinho 2009 ; Bazile & Bazile 2010). La présence de l'ombre est aussi signalée jusqu'à l'époque médiévale sur le site de Montsoreau (Maine-et-Loire) (Borvon 2012).

Nous tenons à signaler que d'un point de vue archéologique, il ne semble pas s'agir d'ombre arctique car actuellement, cette espèce est inféodée à la Sibérie tandis que l'ombre commun a toujours été présent dans nos cours d'eau.

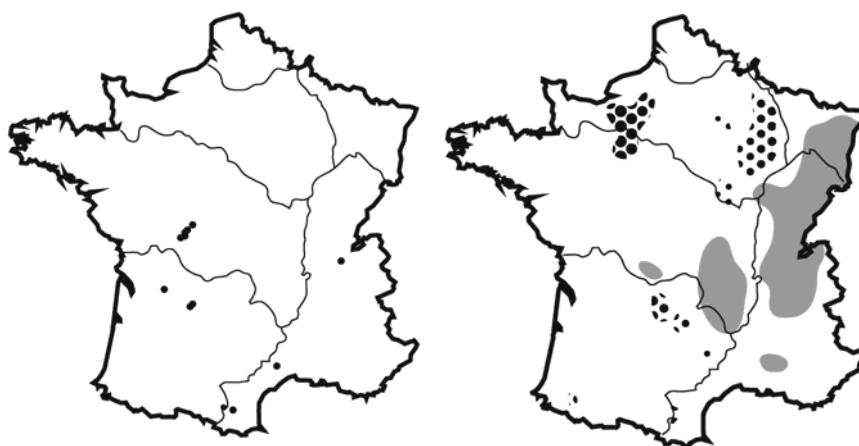


Figure 78: Découvertes de restes archéologiques de *Thymallus thymallus* et répartition actuelle de l'espèce en France.

Actuellement on retrouve la truite dans de nombreux cours d'eau d'Europe. En raison de sa grande capacité d'adaptation, de nombreuses introductions ont permis son établissement dans plusieurs pays (Baglinière & Maisse 2002). Durant le Magdalénien, son aire de répartition comprend l'Allemagne (sites de Gönnersdorf et d'Andernach 1) et la Belgique (sites de Trou de Chaleux, Trou du Frontal, Trou du Sureau, du Bois laiterie à Namur et grotte Walou à Liège) (Street *et al.* 2006 ; Van Neer *et al.* 2007 ; Van Neer & Wouters 2007). En France, elle peuple les bassins de la Loire, de la Garonne et du Rhône.

La truite est l'espèce dominante sur le site de La Piscine. On la retrouve en seconde position au Taillis des Coteaux. Cette différence peut s'expliquer par la position géographique des sites : La Piscine (Montmorillon) est situé plus en amont que Le Taillis des Coteaux (Antigny). La Piscine peut donc être considérée comme une zone à truite et Le Taillis des Coteaux, comme une zone à ombre selon la zonation de Huet (1954).

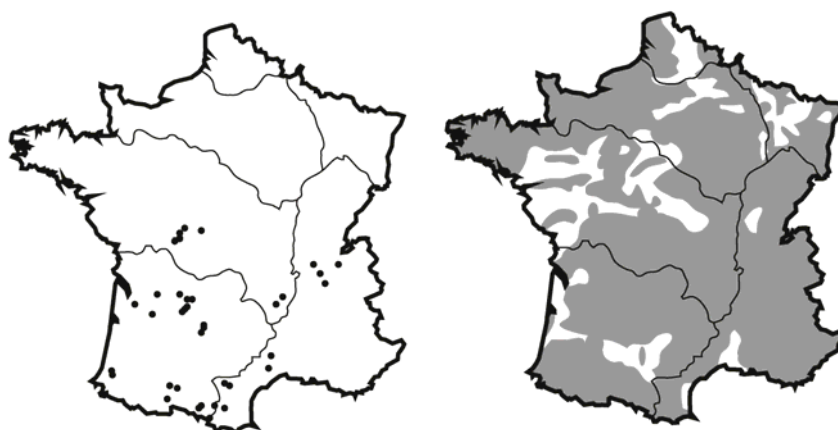


Figure 79: Découvertes de restes archéologiques de *Salmo trutta* et répartition actuelle de l'espèce en France.

Le saumon actuel s'établit le long des côtes atlantiques ainsi que le long de l'axe Loire-Allier (Keith & Allardi 2001). Il a quasiment disparu des autres cours d'eau français malgré les tentatives de réintroduction. Les restes fossiles permettent d'avoir un aperçu de sa répartition originelle : le saumon fréquentait l'ensemble des cours d'eau de la façade atlantique, de la Manche et de la mer du Nord. La dégradation des cours d'eau et l'édification de barrages au cours du XIX^e siècle ont affecté l'accès aux frayères, les adultes devant alors trouver d'autres lieux de reproduction (Thibault & Billard 1987). Bien que sa répartition soit bien attestée pour le nord de la France, l'identification d'espèces sur les côtes méditerranéennes est sujette à caution. Dans le Sud, l'origine des saumons identifiés demeure incertaine. Selon Le Gall (2010), il s'agit d'une espèce appartenant au pôle « froid » de l'Europe du Nord et notamment au Bassin atlantique.

Des sites français, italiens (Barma Grande Cave à Vintimille) et espagnols (Arbreda Cave, Tito Bustillo, la Riera dans les Asturies ou encore la Cueva Ambrosio en Almería) ont révélé la présence d'ossements pouvant appartenir au saumon, ce qui signifierait la présence d'une population résidente dans le Bassin méditerranéen. Plusieurs hypothèses sont évoquées pour justifier cette présence. La première concerne la colonisation des cours d'eau. Pour que le saumon puisse être présent dans cette zone, il faudrait qu'il ait passé le détroit de Gibraltar durant le maximum glaciaire. Les températures du sud de l'Espagne auraient alors été similaires à celles connues actuellement dans le nord de l'Europe (Kettle & Morales-Muñiz 2011). Une autre hypothèse est en lien avec les mouvements des populations de chasseurs-collecteurs. Dans les sites méridionaux se trouvant à proximité du Bassin atlantique, il n'est pas exclu que les saumons aient été capturés dans ce bassin puis transportés sur les côtes méditerranéennes (Le Gall 1984a). Actuellement, de nombreuses identifications ont été révisées de manière à aboutir à un consensus, et les ossements appartenant à *Salmo salar* ont été modifiés en *Salmo trutta*. La bonne identification du *Salmo* en présence sur ces sites permettrait non seulement d'identifier des zones refuges, mais aussi d'obtenir des compléments d'informations concernant les paléoenvironnements de ces régions.

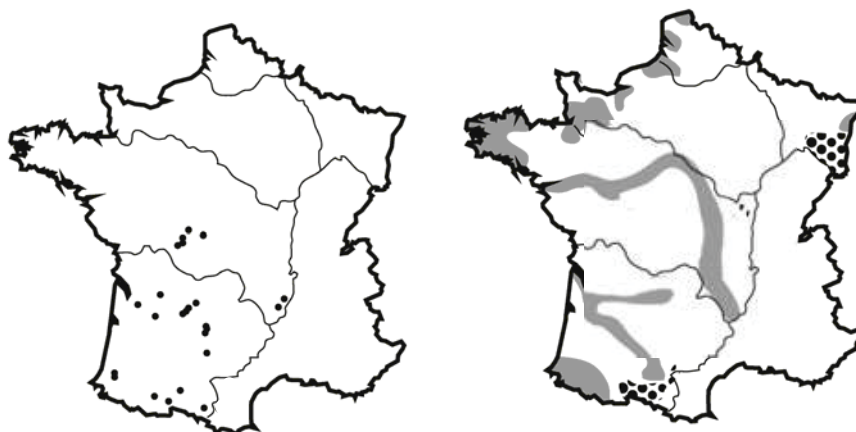


Figure 80: Découvertes de restes archéologiques de *Salmo salar* et répartition actuelle de l'espèce en France.

Pour ce qui est du corégone indéterminé, en France, l'espèce autochtone est le corégone lavaret (*Coregonus lavaretus*) que l'on retrouve dans les lacs alpins (lac Léman et lac du Bourget) (Gerdeaux 2011). Une diversification des espèces s'est faite par les nombreuses introductions des XIX-XX^e siècles.

Les restes fossiles identifiés (Figure 81) semblent appartenir à un corégone de rivière et non à un corégone de lac comme le lavaret. La présence d'os crâniens appartenant à ce genre nous a permis d'affiner notre identification. L'anatomie comparée laisse penser que nos ossements appartiennent à *Coregonus oxyrinchus*, ou une espèce proche, mais des analyses complémentaires sont nécessaires pour le confirmer. Actuellement, cette espèce se retrouve dans les pays de l'Atlantique Nord (Irlande, Pays-Bas, Allemagne, côte Baltique) ainsi qu'en Europe centrale et orientale. Il s'agit principalement de populations d'eau douce vivant dans les cours d'eau principaux (Kottelat & Freyhof 2007).

L'identification spécifique n'est pas aisée en raison non seulement des ressemblances entre les différentes espèces de coregonidés mais aussi de l'incertitude de leur statut taxonomique (Kottelat & Freyhof 2007). Il est donc important de souligner la disparition de nos cours d'eau d'un corégone d'eau vive non identifié. Il est possible que le réchauffement climatique et l'activité humaine aient conduit cette espèce à migrer vers des milieux plus favorables dans la partie nord de l'Europe.



Figure 81 : Cératohyal de corégone (© E. Guillaud) (échelle : 2cm) :

a) Spécimen archéologique (1059-TDC04-AG-Ile-E11)

b) Spécimen de comparaison (spécimen 00552).

Les cyprinidés identifiés sont la vandoise, le chevaine et le gardon.

Actuellement, la vandoise commune se répartit dans les bassins du Rhin, de la Seine ainsi que celui d'Artois-Picardie. La vandoise rostrée, quant à elle, est présente notamment dans les bassins Adour-Garonne et celui de la Loire. Le chevaine et le gardon sont, eux, répandus sur l'ensemble du territoire français (Keith *et al.* 2011).

L'Allemagne, la Belgique ou encore la Suisse sont quasi dépourvus de cyprinidés fossiles dans leurs assemblages alors qu'ils sont répandus dans les sites plus hispaniques (sites de Riparo Dalmeri, de Riparo Cogola en Italie ou encore Arbreda Cave en Espagne). En France, on en retrouve au niveau des bassins de la Loire, de la Garonne et du Rhône (annexe 8).

Plus ponctuellement, la présence de l'anguille est avérée (Figure 82) sur le site du Taillis des Coteaux. Présente dans les bassins hydrographiques atlantiques, elle disparaît du territoire durant le Badegoulien et le Magdalénien inférieur. À ces périodes, l'anguille s'est probablement réfugiée sur les côtes du Portugal et du Maroc (Kettle *et al.* 2008). Elle est de nouveau identifiée au Magdalénien moyen, dans les rivières du bassin versant méditerranéen. Sa présence est ensuite régulièrement confirmée au Magdalénien supérieur, notamment dans le bassin de la Loire (Le Gall 2010). Sur nos sites, l'anguille est attestée dans les couches attribuées au Magdalénien inférieur et moyen pour le Taillis des Coteaux et au Magdalénien indifférencié pour La Piscine. On la retrouve aussi dans les niveaux datés du Gravettien moyen au Taillis des Coteaux. Elle n'aurait donc pas totalement disparu des cours d'eau français mais serait présente de manière relictuelle, et peut s'être accommodée des conditions thermiques des eaux de l'époque (annexe 8).

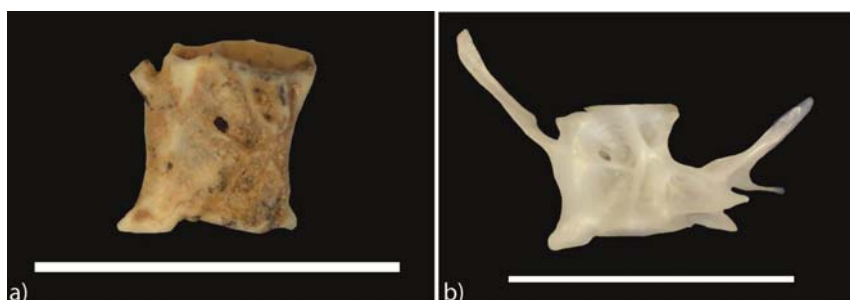


Figure 82 : Vertèbres caudales d'anguille (© E. Guillaud) (échelle : 1 cm) :

a) Spécimen archéologique (945-TDC04-S2000-Vii)

b) Spécimen de comparaison (spécimen D-10).

Bien que visible sur l'ensemble des bassins hydrographiques de France, la répartition de l'anguille européenne est en déclin depuis les années 1980 (Durif 2003).

On retrouve le flet principalement sur les côtes atlantique et de la Manche. Il est visible au niveau des embouchures de la Seine, de la Loire et de la Garonne. La découverte de restes archéologiques de flet sur le site du Taillis des Coteaux laisse penser qu'il remontait plus haut dans les bassins versants que ce que l'on observe actuellement.

La présence du flet est attestée sur le site du Taillis des Coteaux par 9 restes issus des couches datées du Gravettien moyen (Figure 83). La découverte de vertèbres de flet sur le site est assez surprenante car actuellement, on retrouve ce poisson essentiellement le long des côtes françaises. Pour le bassin de la Loire, la répartition actuelle du flet n'a pas réellement été étudiée, mais elle concerne uniquement l'estuaire et la partie aval du bassin.

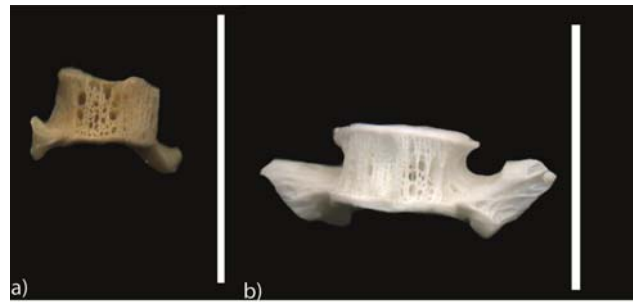


Figure 83 : Vertèbres précaudales de flet (© E.Guillaud) (échelle : 1 cm) :

a) Spécimen archéologique (1314-TDC04-S2000-VII)

b) Spécimen de comparaison (Icos 00583).

La présence du flet durant le Magdalénien est donc significative d'une répartition géographique beaucoup plus vaste que celle que nous lui connaissons actuellement. Il a pu ponctuellement s'accommoder de l'ensemble des facteurs intervenant dans la distribution des poissons. Le fait qu'on le retrouve uniquement dans les couches gravettiennes peut aussi s'expliquer par un climat plus tempéré à cette période. Le climat devenant plus froid par la suite, il aurait alors disparu de l'environnement local, d'où son absence dans les assemblages (annexe 8).

En résumé, lors des phases glaciaires, de nombreux espèces piscicoles se sont retirées vers les zones refuges et plus particulièrement celle du Danube. Durant les phases interglaciaires, les espèces les plus thermophiles, et provenant de cette zone refuge, ont pu recoloniser l'ouest et le nord de l'Europe en fonction des connexions entre les bassins hydrographiques. Le bassin de la Loire, situé à l'opposé de cette zone refuge, pourrait par conséquent être un bassin naturellement pauvre en espèces piscicoles en comparaison avec les bassins dont les conditions climatiques sont plus clémentes.

Dès le X^e siècle, la pisciculture d'étang est développée par les ordres religieux. Cela conduit à la propagation et l'introduction d'espèces commerciales dans les cours d'eau, comme c'est le cas pour la carpe (Clavel 2001). Les essais d'acclimatation d'espèces exotiques se multiplient notamment à partir du XIX^e siècle. Ces nouvelles espèces entrent en compétition avec les espèces autochtones et peuvent ainsi étendre leur aire de distribution.

C'est notamment à cette époque que les hydrosystèmes sont aménagés : canaux de navigation qui mettent plusieurs bassins en relation et favorisent donc la dispersion des espèces, ou encore implantation de système de barrages qui deviennent un obstacle à la migration (difficulté d'accéder aux zones de frayères ou de grossissement situé en amont) (Keith 1998). L'effet négatif de ces obstacles est aussi cumulé avec la part croissante des rejets domestiques et industriels dans les cours d'eau. Une prise de conscience sur les méfaits de ces aménagements mène, à partir de 1998, au début des destructions de barrages sur la Loire et ses affluents (Rode 2010). Des programmes de protection des poissons migrateurs (Conservatoire National du Saumon sauvage, Association Loire Grands Migrateurs), visant à la réintroduction et au maintien des espèces dans leurs habitats naturels, se mettent aussi en place. Ces actions ont notamment permis aux frayères à saumons d'être réactivées (annexe 9).

Les restes de salmonidés et notamment d'ombre commun nous permettent donc de reconsidérer leur distribution depuis la période glaciaire. L'ensemble de ces espèces a connu des modifications de leur aire de répartition ; l'Homme est l'un des principaux facteurs de ces changements. Si la pêche a une part de responsabilité dans ce déclin, les causes demeurent multiples : disparition des zones humides, fragmentation des habitats, pollution des milieux ou encore introduction d'espèces invasives (Mason 1998).

Cette comparaison est un bon indicateur de l'état général d'eutrophisation et d'anthropisation des cours d'eau français.

La dominance des Salmonidae permet d'avoir une idée de la température des cours d'eau, notamment de la Gartempe, durant le Magdalénien. En se référant aux *preferenda* thermiques des espèces dominant notre spectre de faune, la température des eaux devait être aux alentours de 6-10 °C. Une température inférieure à 4 °C et supérieure à 20 °C peut mener à un ralentissement de leurs activités et inhiber leurs mouvements migratoires (Crisp 1996). Des températures supérieures à 24 et 28 °C, selon les Salmonidae, peuvent même devenir létales (Tissot & Souchon 2010).

Les espèces continentales sont sensibles aux différences de températures et se répartissent le long de la rivière de manière à satisfaire leurs besoins. Ces poissons seront donc de bons marqueurs paléoclimatiques. Les rivières abritent des habitats variés influant sur la répartition spatiale des peuplements piscicoles. L'ensemble des espèces salmonicoles peut se retrouver dans le chenal principal où le courant est vif avec une bonne oxygénation. Les cyprinidés, eux, peuvent aussi se retrouver dans les bras secondaires, caractérisés par un courant plus faible et une oxygénation moindre. Selon leur activité, ces espèces ne séjournent pas aux mêmes profondeurs.

D'un point de vue plus archéologique et régional, la comparaison des spectres de faunes provenant des sites du Taillis des Coteaux et de La Piscine permet de constater que ces sites sont localisés sur les parties hautes des cours d'eau : zone à truite pour La Piscine et zone à ombre pour Le Taillis des Coteaux. Dans ces parties de cours d'eau, les cyprinidés les plus couramment rencontrés sont les cyprinidés d'eau vive comme le chevaine et la vandoise. Les petites espèces, plus dépendantes des conditions de l'environnement, sont peu représentées dans nos assemblages fossiles. Ceci peut être à mettre en parallèle avec les pratiques de pêche de l'époque mais aussi avec une conservation différentielle moindre.

Le peuplement piscicole d'une rivière résulte de divers facteurs comme la qualité de l'eau, la morphologie du cours d'eau, les habitats disponibles ou encore les relations entre les espèces présentes (Oberdorff *et al.* 2002).

L'analyse des résultats fauniques de nos sites archéologiques a permis l'identification de groupes d'espèces particuliers :

- Les espèces indicatrices, qui caractérisent la qualité globale de l'écosystème, sont les salmonidés.
- Les espèces accompagnatrices, qui jouent un rôle secondaire dans l'écosystème, sont les cyprinidés d'eau vive.
- Les espèces ubiquistes capables de coloniser le milieu sont notamment caractérisées par la présence de l'anguille.

Les espèces indicatrices et accompagnatrices sont dites sténobiontes, car elles ont des exigences particulières vis-à-vis du milieu.

L'association ombre commun-truite, couplée à la présence du saumon et du corégone, correspond à un environnement frais à substrat majoritairement sableux avec des zones de graviers.

Ces associations d'espèces sont cohérentes avec celles identifiées archéologiquement dans les cours d'eau du nord de la France.

6.2. ORIGINE DES ACCUMULATIONS

En raison des faibles informations dont nous disposons sur le site de La Piscine, les interprétations suivantes ne concerneront que le site du Taillis des Coteaux.

L'ensemble des études archéozoologiques effectuées sur ce site nous permet d'avoir une image de l'environnement qui l'entourait. Le paysage aux abords de la grotte peut se comparer au biome steppique, les espèces chassées étant représentatives d'un environnement froid et ouvert. L'identification du renne, du cheval, de lagopèdes ou encore de salmonidés confirme cet environnement.

Les études de saisonnalité réalisées sur les dents de renne indiquent une occupation principalement durant la bonne saison. De la même manière, les études des écailles d'ombre commun laissent supposer une capture durant les mois correspondant actuellement au printemps. En conséquence, l'occupation de la grotte est attestée essentiellement durant les mois les plus cléments.

S'agissant plus particulièrement des restes de poissons, le nombre de restes décomptés sur le site est assez élevé. L'assemblage se compose majoritairement de vertèbres et d'écailles. La diversité taxonomique est faible et représentée quasi exclusivement par des salmonidés. Il est important de noter l'extrême abondance de l'ombre commun parmi les poissons capturés. L'ensemble des espèces identifiées a un spectre de taille/poids très diversifié allant de quelques grammes à plusieurs kilogrammes.

Pour avoir un aperçu du potentiel accumulateur, il faut alors se demander qui est le plus à même de diversifier son choix de capture.

Les ossements de poissons retrouvés en contexte archéologique peuvent avoir été accumulés par l'Homme mais aussi par d'autres prédateurs non-anthropiques.

Afin de distinguer les différentes origines, il faut prendre en compte l'ensemble des modifications pouvant impacter le matériel archéologique. D'une manière générale, il ne faut pas oublier que les méthodes de fouilles et le conditionnement peuvent être également responsables de nouvelles modifications plus ou moins importantes sur les ossements.

Plusieurs outils ont été utilisés dans le cadre de cette thèse :

- La représentation squelettique peut être affectée à la fois par les méthodes de fouille (absence de tamisage) et les accumulateurs. Ce critère n'est donc pas suffisant et doit être associé à d'autres analyses taphonomiques.
- Les traces de digestion peuvent donner des informations concernant les accumulateurs.

De nombreux auteurs se sont intéressés aux rapaces diurnes et nocturnes (*e.g.* Mayhew 1977 ; Dodson & Wexlar 1979 ; Andrews 1990 ; Laroulandie 2002) et aux carnivores (Andrews & Evans 1983 ; Andrews 1990 ; Mondini 2001 ; Campmas & Beauval 2008). Pour cette dernière catégorie, il a été prouvé que les taux de digestion et les dommages sur l'os étaient importants. Les blaireaux (Mallye *et al.* 2008 ; Mallye 2011) et les martres (Andrews 1990) ont été étudiés d'un point de vue taphonomique, ce qui n'est guère le cas d'un autre Mustelidae à tendance piscivore : la mise en place d'une étude des traces laissées par la loutre nous a permis de caractériser l'impact de ce carnivore sur du matériel osseux. La plupart des vestiges montrent des stigmates de modifications biochimiques, notamment l'arrondissement, le polissage, la fragmentation et la perte osseuse. On retrouve un pourcentage élevé d'os altérés.

Comme nous l'avons vu, outre l'Homme et les carnivores, les rapaces peuvent être de potentiels accumulateurs d'assemblages osseux.

Ils ont un taux de fragmentation plus faible que pour les carnivores et une tendance à régurgiter leurs pelotes à proximité des zones de nidage (Nicholson 1991). Parmi ces rapaces, le hibou grand-duc a été identifié comme un agent d'accumulation sur plusieurs sites archéologiques

(Andrews 1990 ; Laroulandie 2002). Les poissons sont capturés du printemps à l'automne et le taux de digestion est inférieur à celui des carnivores (Russ & Jones 2011). Toutefois, d'un point de vue archéologique, les phénomènes post-dépositionnels sont susceptibles d'atténuer ces traces.

- Le taux de fragmentation peut permettre de séparer les accumulations humaines de celles des autres prédateurs. Ce critère reste difficile à appliquer en raison des phénomènes post-dépositionnels (gel/dégel, piétinement) pouvant conduire à une sur-fragmentation du matériel.

Si l'on prend en compte l'ensemble des informations fournies par ces trois outils analytiques, nous pouvons raisonnablement douter de l'implication des carnivores dans l'assemblage osseux de nos sites d'étude. On peut notamment observer que le taux de survie est assez élevé (32 %) par rapport à l'impact que peuvent avoir les carnivores sur les assemblages osseux. Pour les traces de digestion, seul un léger lustré se retrouve sur nos vertèbres. Il est d'ailleurs difficile de déterminer s'il s'agit d'un effet dû à une digestion faible ou bien au ruissellement de l'eau. Quoi qu'il en soit, les faibles traces visibles ne peuvent pas être imputées aux dommages causés par les carnivores.

- L'éthologie permet aussi d'obtenir des informations sur l'origine des accumulateurs. Le Magdalénien et, plus généralement, le Paléolithique supérieur se caractérisent par un climat changeant ; les potentiels accumulateurs doivent donc pouvoir évoluer dans un environnement climatique qui se modifie régulièrement.

L'étude d'Erlanson & Moss (2001) permet de s'apercevoir que la liste des prédateurs est longue et non exhaustive. D'après leur alimentation et leur biotope, certains peuvent être privilégiés par rapport à d'autres. Parmi les rapaces, le hibou grand-duc est considéré comme un sérieux concurrent de l'Homme. Nous pouvons aussi émettre l'hypothèse d'une accumulation par le biais de la chouette harfang, ses ossements ayant été retrouvés sur le site du Taillis des Coteaux (Rambaud *et al.* 2008).

- L'étude des répartitions spatiales peut aussi donner des indications concernant les accumulateurs.

La répartition spatiale des restes de poisson ne permet pas de mettre en avant des zones préférentielles de dépôts. Les vestiges se répartissent sur l'ensemble des couches et des secteurs fouillés, avec une accumulation plus importante au niveau de l'aplomb de la grotte. Dans ce secteur, de nombreux restes de microfaune ont été retrouvés et peuvent faire penser aux reliefs de repas d'oiseaux nicheurs.

L'un des inconvénients des études fauniques est que les différents types de faune sont souvent identifiés et interprétés séparément les uns des autres. Afin d'identifier le potentiel prédateur, il est intéressant d'observer s'il y a des liens entre les poissons et les autres restes fauniques et lithiques. Pour cela, nous avons réalisé d'autres analyses AFC (Figure 84). Seul l'ensemble II a été étudié car l'absence de données sur la microfaune pour l'ensemble III ne permettait pas de faire ces analyses. Il faut néanmoins ne pas oublier que l'ensemble II se trouve quasi exclusivement dans la zone « Entrée-grotte ».

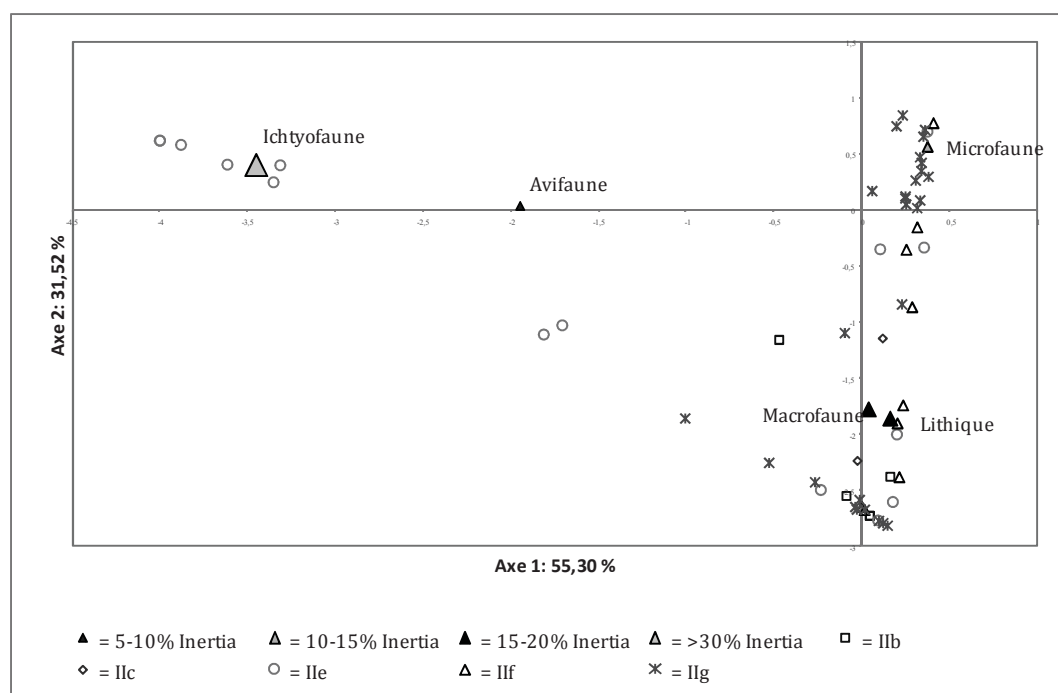


Figure 84 : AFC - relations entre les différents vestiges fauniques et lithiques de l'ensemble II du Taillis des Coteaux.

Les couches I Ib et I Ic sont caractérisées par une accumulation qui semble plus anthropique. Du point de vue de sa composition, la couche I Ib se compose essentiellement de macrofaune (NR = 62) et la couche I Ic par de la microfaune (NR = 109).

La couche I Ile est plutôt caractérisée par la présence de l'ichtyofaune mais ce n'est pas le matériel le plus présent (NR = 699). La macrofaune domine l'assemblage avec 1 050 restes.

Dans la couche I If, la microfaune est dominante en nombre de restes (1 121) mais aucune relation ne se dessine avec les autres groupes.

La couche I Ig donne le plus d'informations. Deux groupes sont visibles, l'un à proximité de la microfaune et l'autre à proximité de la macrofaune.

Dans l'ensemble, l'ichtyofaune ne paraît pas liée à la macrofaune. L'accumulateur anthropique semble donc avoir un faible impact sur l'ensemble des relations fauniques. L'ichtyofaune est plus proche de la microfaune mais leur lien n'est pas concret.

Il ne faut pas oublier que les accumulations mixtes sont possibles : ce n'est pas parce qu'une accumulation ne semble pas provenir d'un agent en particulier que ce dernier n'a pas pu y contribuer, même modérément.

Cette AFC nous indique qu'il pourrait y avoir plusieurs accumulateurs, l'un anthropique et deux autres non-anthropiques. Parmi les accumulateurs non-anthropiques, les petits carnivores peuvent être soupçonnés (Jeannet 2008) ainsi que les rapaces comme le hibou grand-duc et/ou la chouette harfang (Mistrot 2005 ; Rambaud *et al.* 2008). Un test de Chi2 confirme l'indépendance des vestiges les uns par rapport aux autres (Chi2 = 6281,3 ; ddl = 16 ; p = 0,0001).

La présence de l'Homme est attestée par l'industrie lithique et les structures de foyer.

Au niveau de l'outillage, les études ethnographiques peuvent nous aider à identifier de quelle manière les poissons ont été capturés (cf. chapitre 4.5.2). Le harpon semble être le principal outil utilisé, bien qu'il semble aussi avoir servi à la capture de grands mammifères. Les outils barbelés ou encore les hameçons peuvent aussi être intervenus, mais leur conservation reste exceptionnelle (cf. site de Wustermark 22).

Sur le site du Taillis des Coteaux, en 2004, un contour osseux à deux perforations a été dans un premier temps identifié comme un leurre de pêche (Airvaux 2004) (Figure 85) ; les études tracéologiques ne confirment malheureusement pas cette hypothèse.



Figure 85 : Contour osseux à deux perforations du niveau I du Taillis des Coteaux (© J. Airvaux).

Une pointe de sagaie fine, d'environ 30 cm, a été retrouvée au sein du niveau AG-IIIc. Faite en bois de renne, il est possible qu'elle ait servi à pêcher, mais aucune preuve ne permet de l'attester. L'indice le plus probant concernant la capture de poisson par l'Homme reste la reconstitution des poids des spécimens pêchés, notamment le saumon. Les spécimens capturés lors de la remontée vers les frayères ont un poids supérieur à 2 kg, ce qui va au-delà des capacités de capture de la majorité des autres types de prédateurs.

Quoi qu'il en soit, l'utilisation de ces outils impliquerait que la pêche se soit déroulée près des rives de la Gartempe. Pour ce faire, les poissons doivent se trouver près des berges. Parmi les espèces présentes sur le site, l'ombre fraie durant le printemps et se rapproche du bord des cours d'eau. C'est aussi la période pendant laquelle les premiers saumons remontent les rivières et, ne s'alimentant plus, s'épuisent plus rapidement. Dans ces conditions, il devient plus aisé d'harponner le poisson.

Dans les bras peu profonds de la rivière, on a pu aussi pêcher les truites à la main. Le Gall (1997) parle de construction de gué pour capturer les saumons migrants vers les frayères. En rabattant les poissons vers un endroit déterminé, cela permettrait de faciliter le harponnage. Cette technique est encore utilisée de nos jours dans l'ouest du Canada (Stewart 1977).

Les nasses et filets peuvent aussi avoir été utilisés, puisque nous avons vu que l'on savait tresser des cordes au Paléolithique supérieur (cf. chapitre 4.5.2). Ces techniques expliqueraient la présence de restes de petites espèces sur le site.

Au niveau de la préparation culinaire, aucune trace de découpe ou de brûlure n'est visible sur les ossements. Pourtant, des traces d'acides aminés pouvant appartenir à du poisson ont été retrouvées dans le foyer GF1 mais l'absence de molécule spécifique ne permet pas de conclure à la cuisson du poisson sur le site. Par comparaison, une structure de fumage a été identifiée sur le site de l'abri du Bois des Brousses (Hérault) (Bazile & Bazile 2010). Le niveau daté du Magdalénien moyen plaide en faveur d'un site spécialisé dans les activités liées au traitement de poissons. L'absence des ossements de la tête et de la queue laisse penser à un étêtage et un équeutage pratiqués avant l'arrivée des spécimens sur le site. L'accumulation osseuse se caractérise par une faible densité de matériel archéologique (lithique, macrofaune) et une forte accumulation de restes de poissons autour d'une structure en pierre. Cette structure, de forme quadrangulaire, est constituée d'un amas pierreux portant des traces de combustion. Les analyses effectuées sur ces traces ont indiqué une forte teneur en phosphore. La faible présence d'ossements de grande faune laisse penser que ces traces proviennent de

l'exsudation des graisses de poisson. L'hypothèse serait alors de considérer cette structure comme un système de séchage ou de fumage (Bazile & Bazile 2010).

Au vu du nombre de poissons déterminés sur le site du Taillis des Coteaux, il est possible qu'une méthode de conservation ait aussi été utilisée, les ressources aquatiques n'étant pas la principale denrée consommée. Il est plausible de penser que le fumage ou le séchage des chairs de poissons aient été pratiqués bien qu'aucune structure n'étayant cette hypothèse n'ait été retrouvée. Les foyers auraient pu jouer ce rôle mais aucun indice ne permet de le confirmer ; bien que ces pratiques ne laissent pas de traces sur les ossements, aucune zone de rejet préférentielle n'a été décelée dans leur périphérie et peu d'ossements ont été retrouvés dans les remplissages.

Ce mode de conservation aurait pu conduire à la réalisation de stocks alimentaires lors des périodes de débâcles.

La présence d'écaillés permet de dire que celles-ci n'ont pas été ôtées sur le lieu de capture et leur répartition spatiale sur le site est similaire à celle des restes osseux. De la même manière, la présence des os crâniens, de vertèbres ainsi que d'éléments de la nageoire caudale indique que les spécimens n'ont pas été étêtés, équeutés ou encore filetés à l'extérieur de la zone d'habitat. La faible représentation des os crâniens peut donc se justifier par des différences de conservation taphonomique.

S'agissant des prédateurs, il est important de prendre en compte la taille et le poids de la proie par rapport au prédateur concerné. Le poids de la proie va modifier les facultés de transport du prédateur. La capacité de capture puis de transport du poisson va être limitée par les aptitudes physiques du prédateur. Le prédateur sélectionnera préférentiellement les proies qui lui offrent la meilleure rentabilité énergétique, ce qui peut expliquer pourquoi une espèce est préférentiellement consommée par rapport à une autre (Stephens & Krebs 1986). Les spécimens déplacés seront les plus facilement transportables, tandis que les individus non transportables seront décharnés sur le lieu de capture. L'accumulation osseuse des poissons peut provenir soit du transport de proies non décharnées suivi de l'abandon des parties non consommées, soit du rejet d'éléments ingérés (Cochard 2008). Il peut donc y avoir un biais entre les restes retrouvés sur le site et le spectre faunique réellement consommé par le prédateur.

Dans notre assemblage, les éléments du squelette axial sont surreprésentés par rapport aux autres parties du poisson. Toutefois, comme nous l'avons remarqué précédemment, les poissons semblent avoir été emportés entiers sur le site et la différence de fréquence des parties squelettiques peut s'expliquer par de la conservation différentielle. Comme l'indique l'étude concernant la loutre (cf. chapitre 5.4), les différences de conservation des éléments osseux peuvent s'expliquer par la robustesse de ces éléments. L'impact de la digestion dépend donc de la taille de l'individu consommé, de la densité de l'élément ingéré mais aussi du degré de digestion et de l'âge du prédateur.

Chez les carnivores, parmi les restes découverts sur le site du Taillis des Coteaux, l'ours brun, le loup et le renard peuvent être de potentiels prédateurs. Jeannet (2008) signale aussi la présence de coprolithes de Mustelidae sur le site. Les études néotaphonomiques faites sur les mustélidés (Mallye 2011 ; cette étude) attestent d'une digestion forte avec des modifications des ossements.

Ces stigmates n'ont pas été vus sur le matériel osseux. Un léger lustré a été observé à la surface des vertèbres mais il n'est, pour l'heure, pas possible d'indiquer s'il s'agit de traces de digestion ou de traces liées à l'écoulement de l'eau après enfouissement.

Les études sur les habitudes alimentaires des carnivores permettent de mettre en évidence la répartition spatiale des restes ; plusieurs zones d'accumulations osseuses peuvent être identifiées : au sein du terrier, hors du terrier, ainsi que la dispersion causée par le déplacement du prédateur, ce qui peut conduire à des accumulations d'ossements différentes en fonction des zones identifiées (Sanchiz Serra 2000). Cette répartition peut varier au sein d'une même espèce mais aussi entre ces espèces. Il

est aussi possible que plusieurs prédateurs cohabitent ensemble et ne permettent pas de distinguer lequel est à l'origine de l'accumulation (Mallye 2007).

Certains prédateurs aviaires peuvent cohabiter avec l'Homme.

Les rapaces diurnes ont une digestion forte mais le taux de fragmentation osseuse reste secondaire par rapport à celui des carnivores. Les études effectuées sur la microfaune (Andrews 1990) indiquent que les sucs gastriques attaquent l'os au point de le rendre difficilement reconnaissable. Les rapaces nocturnes, eux, ont une digestion plus faible et donc moins destructrice. La présence d'ossements de chouette harfang sur le site indique que cet oiseau devait se trouver dans le paysage au moment où l'Homme occupait la grotte. Avec le hibou grand-duc (Russ & Jones 2011), ces rapaces peuvent être considérés comme des accumulateurs de microfaune. Les stigmates laissés sur les os sont minimes. Le poisson est consommé entier, la tête en premier. Les spécimens peuvent mesurer jusqu'à 40 cm de longueur totale et, dans le milieu naturel, ils seront capturés entre le printemps et l'automne. Ils ont l'habitude de régurgiter leur pelote sur leur lieu de nidification créant ainsi une seule zone d'accumulation osseuse. Cette répartition spatiale est en opposition avec ce que l'on peut observer pour les carnivores.

Des indices de saisonnalité signalent la présence d'oiseaux nichant au-dessus de l'aplomb de la grotte durant les saisons les plus clémentes : une coquille d'œuf et des ossements de jeunes individus (Figure 86) le confirment. Ces naissances sont aussi synonymes d'une alimentation quantitativement plus importante et donc d'une multiplication des pelotes de rejection autour du nid, c'est-à-dire à l'aplomb de la grotte. Cela pourrait justifier le nombre de restes présents à cet endroit.

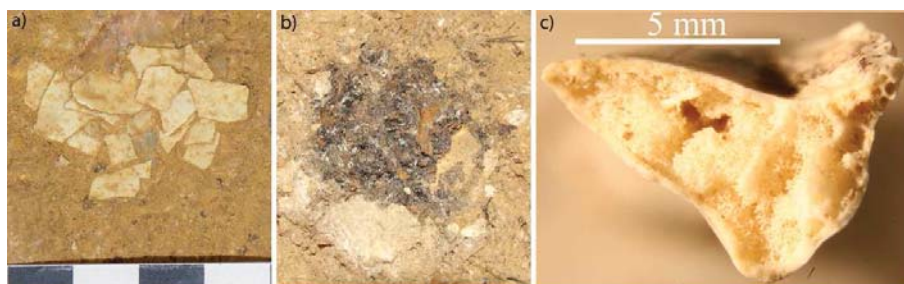


Figure 86 : Traces aviaires découvertes sur le site du Taillis des Coteaux :

- a) Coquille d'œuf (AG-IIIa-D11) (© V. Laroulandie)
- b) Pelote de rejection (AG-IIIa-E12) (© J. Primault)
- c) Os médullaire (© V. Laroulandie).

Dans un essai de synthèse, et considérant les représentants les plus courants, nous proposons un tableau récapitulatif des potentiels accumulateurs en annexe (2). En résumé, plusieurs espèces vont pouvoir transporter leur proie et/ou disperser les restes présents dans la zone d'habitat. Il est donc théoriquement possible de confondre les restes de repas d'un prédateur non-anthropique avec ceux d'un prédateur anthropique.

Sur les restes osseux de poissons retrouvés au Taillis des Coteaux, les stries anthropiques, les traces de digestion ou encore celles de dents ne sont pas visibles. En se référant aux impacts laissés sur les ossements lors de la digestion (cf. chapitre 4), il est possible d'exclure les carnivores et les rapaces diurnes comme agents principaux d'accumulation. La fréquence des parties squelettiques et le spectre de poids des taxons représentés ne permettent pas la mise en évidence d'une sélection des spécimens consommés. On pourrait alors penser que l'agent d'accumulation est l'Homme, si ce n'est qu'une majorité des vestiges se trouve au niveau de l'aplomb de la grotte, soit dans la zone de rejet des rapaces nocturnes. En se référant aux altérations de surface, à la modification osseuse, à la

reconstitution de la taille des spécimens et à la répartition spatiale, l'origine anthropique des vestiges de saumon semble être clairement établie, ce qui n'est pas le cas pour les autres taxons.

L'abondance des restes d'ombres sur le site nous amène à chercher quel prédateur peut le pêcher. Pour l'Homme, des outils composites ou des pointes bien affûtées pourraient avoir servi à la pêche. Si le poisson est immobile près des berges ou remonte en surface, il devient plus simple à harponner. Pour les prédateurs aviaires, comme nous l'avons déjà mentionné (cf. chapitre 4.3.1.2), Kruse (1959) indique que le balbuzard pêcheur est l'un des rares prédateurs actuels de l'ombre arctique (*Thymallus arcticus*). Qu'en est-il de l'ombre commun ? Des études effectuées sur le cormoran (*Phalacrocorax carbo*) indiquent qu'il s'agit d'un des principaux prédateurs de ce poisson (Suter 1995 ; Suter & Morel 1996). Toutefois, il consomme des spécimens aux alentours de 500 g mais ne dédaigne pas quelques spécimens de plus de 800 g (Suter 1995). Cet oiseau plongeur serait un accumulateur idéal pour nos poissons, mais bien qu'il puisse être présent sur le continent, il est surtout inféodé au milieu côtier (Orta 1992). La rareté de l'ombre actuellement ne permet pas d'avoir de bonnes connaissances sur ces prédateurs.

Nous pouvons donc conclure que le rôle des carnivores dans cet assemblage semble négligeable. Par contre, parmi les rapaces, deux espèces ne doivent pas être négligées : la chouette harfang, dont la présence est attestée sur le site par des ossements, et le hibou grand-duc dont le caractère opportuniste dans la consommation de poisson est attesté (cf. chapitre 4.3.4). Les prédateurs les plus à même d'avoir accumulé du poisson sont donc l'Homme et les rapaces.

Les restes de poissons découverts en contexte archéologique sont généralement considérés comme le résultat d'activités humaines. Quand les cavités ne sont pas occupées par l'Homme, nous avons vu que d'autres espèces peuvent s'y installer et donc jouer un rôle dans l'accumulation des restes. L'agent accumulateur peut, en théorie, être identifié grâce à sa signature taphonomique. Mais cette étude s'est révélée dans notre cas insuffisante pour identifier le prédateur avec précision. D'autres critères doivent être pris en compte, comme la représentation osseuse, la modification des restes, la fragmentation, la taille des spécimens, la distribution spatiale... Un des inconvénients dans ce type d'étude est que bien souvent, les restes de poissons sont étudiés séparément des autres restes fauniques (notamment microfaune). Afin d'avoir un meilleur aperçu du potentiel accumulateur, il faut donc étudier de manière combinée les restes d'ichtyofaunes et de microfaunes.

Il n'est donc pas possible, pour l'heure, de discerner les accumulations provenant d'un rapace nocturne de celles issues des activités anthropiques. Tant que les caractéristiques des assemblages actuels créés par un prédateur particulier sont mal cernées, il est difficile d'apporter des éléments de réponse fiables. Par la suite, il sera important de multiplier les études taphonomiques portant sur les prédateurs-consommateurs de poissons.

D'autres études restent encore à effectuer. Il serait primordial de mieux définir les techniques de pêche employées, notamment pour capturer l'ombre commun. L'extension des études sclérochronologiques serait aussi nécessaire afin d'avoir une meilleure vision des saisons de capture. Il sera aussi important de continuer les travaux expérimentaux portant sur les traces taphonomiques laissées par l'ensemble des potentiels accumulateurs.

La compréhension des sites à ichtyofaune est nécessaire pour mieux cerner le rôle de cette ressource dans l'alimentation des sociétés paléolithiques. Grâce à la prise en compte de l'ensemble des critères que nous avons évoqués et au développement de nouveaux critères, il sera probablement possible de mieux appréhender la place de chacun des prédateurs dans l'accumulation, mais aussi celle de l'ichtyofaune dans les pratiques de subsistance.

6.3. LES DONNÉES DE SAISONNALITÉS

L'étude de la saisonnalité en archéologie permet d'apporter des informations sur l'occupation d'un site. Différentes méthodes sont utilisées pour estimer la période de capture des poissons.

La première méthode porte sur les données éco-éthologiques.

Avec l'exemple de l'abri-sous-roche magdalénien des Peyrugues, Le Gall (2009) indique que la présence d'espèces migratrices, comme les Salmonidae, suggère que les restes ichtyofauniques ont été capturés durant la période estivale.

La même méthode est utilisée sur le site mésolithique de Beg-An-Dorchenn (Finistère). La présence de requins hô (*Galeorhinus galeus*) – poisson côtier et épipélagique qui s'approche du rivage lors des périodes les plus chaudes – et celle de dorades royales (*Sparus aurata*) – qui s'approchent des côtes pour consommer des coquillages durant l'été – ont permis à Desse-Berset (2010) de montrer que les activités de pêche se déroulaient durant la période estivale.

La seconde méthode repose sur la reconnaissance d'événements physiologiques sur les pièces calcifiées.

Casteel (1972), à partir de l'observation des marques provenant d'espèces californiennes, définit trois catégories représentant la période de capture :

- mars-juin : vertèbres avec un anneau étroit sur le bord externe ;
- juillet-octobre : vertèbres avec une petite reprise de croissance après un anneau étroit ;
- novembre-février : vertèbres avec beaucoup de croissance après un anneau étroit.

Cette méthode a toutefois des limites : le référentiel ayant été réalisé à partir d'individus californiens, il doit être adapté à nos latitudes. Le Gall (1984b) réalise donc le même type de classement sur des espèces européennes, mais en établissant seulement deux catégories :

- avril-novembre : capture à la « bonne saison » ; le bord externe correspond à une zone de croissance active ;
- décembre-mars : capture à la « mauvaise saison » ; le bord externe correspond à un ralentissement de croissance.

Comme nous l'avons vu précédemment, les pièces osseuses de poisson sont donc des structures particulières permettant de préciser la période de capture, car elles sont corrélées, pour l'Europe tempérée, avec les cycles saisonniers (Lea 1913 ; Meunier 2002).

Une troisième méthode porte sur l'étude des otolithes. Retrouvés en nombre sur les sites côtiers, l'attrait pour cette pièce calcifiée est grandissant notamment pour l'étude des saisonnalités. Van Neer *et al.* (2004), en examinant les otolithes du site côtier médiéval de Raversijde (Belgique), ont pu démontrer que les plies (*Pleuronectes platessa*) ont été capturées au printemps tandis que les églefins (*Melanogrammus aeglefinus*) l'ont été à la fin de l'hiver ou au début du printemps.

Leur méthode consistait à relever la concentration en ¹⁸O des différentes structures de croissance des otolithes. Les variations isotopiques de l'oxygène permettent aussi d'obtenir des indices sur la température de l'eau.

Les otolithes ayant rarement été découverts pour nos périodes d'étude, il a été décidé de tester les écailles. Ce type d'approche a été réalisé pour la première fois sur de l'ombre commun.

Dans l'état actuel des recherches, l'importance des ressources aquatiques dans les comportements de subsistance des Paléolithiques est encore mal connue. L'étude de la saisonnalité de capture devrait nous permettre d'approcher le rôle de la pêche au sein des populations magdaléniennes. En se basant sur la méthodologie appliquée (cf. chapitre 3.3.2.3.2), les écailles d'ombre commun ont révélé une capture préférentiellement durant les mois printaniers. Cette

information est corrélée par les études de saisonnalité menées par Rambaud (2005) sur les écailles de truite (NR = 3).

Du point de vue de l'éthologie des espèces, ces résultats sont compatibles avec la période de frai des ombres ou encore avec la remontée des rivières par les saumons. La confrontation de ces résultats avec l'écologie et l'éthologie permet d'avoir un aperçu des stratégies de capture de l'ombre. Pour cela, il faut partir du postulat que l'ombre actuel est une espèce similaire à l'ombre archéologique. L'ombre est un poisson qui vit dans les rivières courantes salmonicoles. Les âges estimés indiquent que les individus étudiés sont des adultes. Ceux-ci vivent dans des zones rapides et profondes. Ils se maintiennent à quelques centimètres du fond sableux et en plein courant. Durant le frai, qui a lieu au printemps d'aujourd'hui (mars-mai), les populations migrent vers les zones de frayères, de faible profondeur mais avec un courant vif. Les frayères sont généralement situées en tête de radier. Pour les saumons, il est plausible d'exclure la pratique d'une pêche annuelle, leur croissance se déroulant en mer. Néanmoins, il n'est pas possible d'affirmer qu'aucune capture n'est intervenue en période hivernale, le frai en rivière des saumons ayant lieu dès la fin de l'automne.

Il ne faut cependant pas perdre de vue que selon les conditions climatiques et la saison, le cours d'eau peut être inaccessible. Les périodes de débâcles peuvent contraindre à la recherche d'un autre approvisionnement en nourriture. L'estimation des captures réalisées durant la bonne saison est donc cohérente avec une occupation multiple du territoire.

Ces résultats demanderaient à être étendus à d'autres taxons. Cela permettrait de savoir si les captures sont intervenues de manière saisonnière ou tout au long de l'année.

Des études similaires, en cémento-chronologie, ont été réalisées sur la grande faune du Taillis des Coteaux, notamment le renne. Il s'agit là aussi de l'étude des marques de croissance mais issues cette fois-ci des tissus dentaires de l'animal. Gay & Griggo (2013) ont étudié 14 premières molaires de renne et ont obtenu des saisonnalités de capture différentes en fonction des niveaux archéologiques testés. Pour la couche IIIc, la chasse semble se dérouler durant la bonne saison tandis que pour la couche IIIa, elle paraît débiter à la fin de la bonne saison et perdurer jusqu'à la mauvaise.

Les études scalimétriques permettent aussi d'avoir un aperçu du paléoenvironnement par le rythme de croissance des individus. Comme nous avons pu le remarquer au chapitre 5.3.7, la croissance des ombres varie selon le pays où ils ont évolué. Les écailles provenant de spécimens suédois et finlandais montrent des croissances plus lentes que celles de spécimens provenant de Suisse et de France.

A quoi sont dues ces différences ?

De nombreuses études interrogent les paramètres pouvant influencer cette croissance. Hellawell (1969), par l'étude d'une population d'ombres provenant de la rivière Lugg (Herefordshire, Angleterre), observe les taux de croissance relatifs d'un spécimen au cours de sa vie. La croissance n'est pas linéaire, elle subit des variations saisonnières. Les juvéniles se développent rapidement durant les premiers mois suivant la naissance alors que les poissons plus âgés croissent surtout entre avril et juin. Une faible croissance est observable après novembre. Celle-ci est donc plus rapide durant les périodes favorables comme le printemps et l'été. Néanmoins, le changement climatique, en impactant le régime thermique des cours d'eau, peut avoir des répercussions sur la vitesse de croissance des juvéniles. Les modélisations effectuées par Mallet *et al.* (1999) permettent de mettre en évidence que la température de l'eau et la densité de population dans l'habitat physique des juvéniles ont un impact sur leur croissance. La pression exercée par le prédateur ainsi que la compétition inter- et intraspécifique peuvent aussi jouer un rôle dans le développement des poissons. Lorsque le taux d'occupation de l'habitat est trop élevé, la population peut se réguler par des arrêts de croissance (Elliott 1994). Paquet (2002) complète ces informations en observant des différences de croissance

entre les adultes mâles et femelles. Ces différences pourraient être liées à l'énergie investie par la femelle lors de la période de reproduction et de développement des œufs. En outre, plus la croissance est rapide, plus la période de reproduction est précoce (~ 2 ans), et inversement pour une période de croissance lente (~ 5 ans) (Peterson 1968 ; Haugen 2000).

Les différences de croissance observées peuvent donc être liées non seulement aux conditions thermiques de l'eau, mais aussi à d'autres facteurs biotiques et abiotiques (taille de la rivière, densité de la végétation, sexe de l'individu...).

Dans un premier temps, nous allons observer si des différences de croissance sont visibles au sein d'une population provenant d'une même zone géographique. Comme il existe une relation taille/poids pour les ombres communs (cf. chapitre 3.3.2.3), cette comparaison est possible.

Cette relation permet aussi de mettre en avant des allométries entre les populations, c'est-à-dire des spécimens d'une même rivière qui vont avoir tendance à grossir (changer de forme) davantage en grandissant que d'autres (Grimardias & Cattaneo 2011).

En prenant pour exemple les études effectuées en vallée de Joux, il est possible de comparer des populations provenant de l'Orbe (en pointillé) et de Talent/VD (en tiret). Il est ainsi possible d'observer une croissance plus rapide pour les spécimens de Talent/VD par rapport à ceux de l'Orbe (Figure 87).

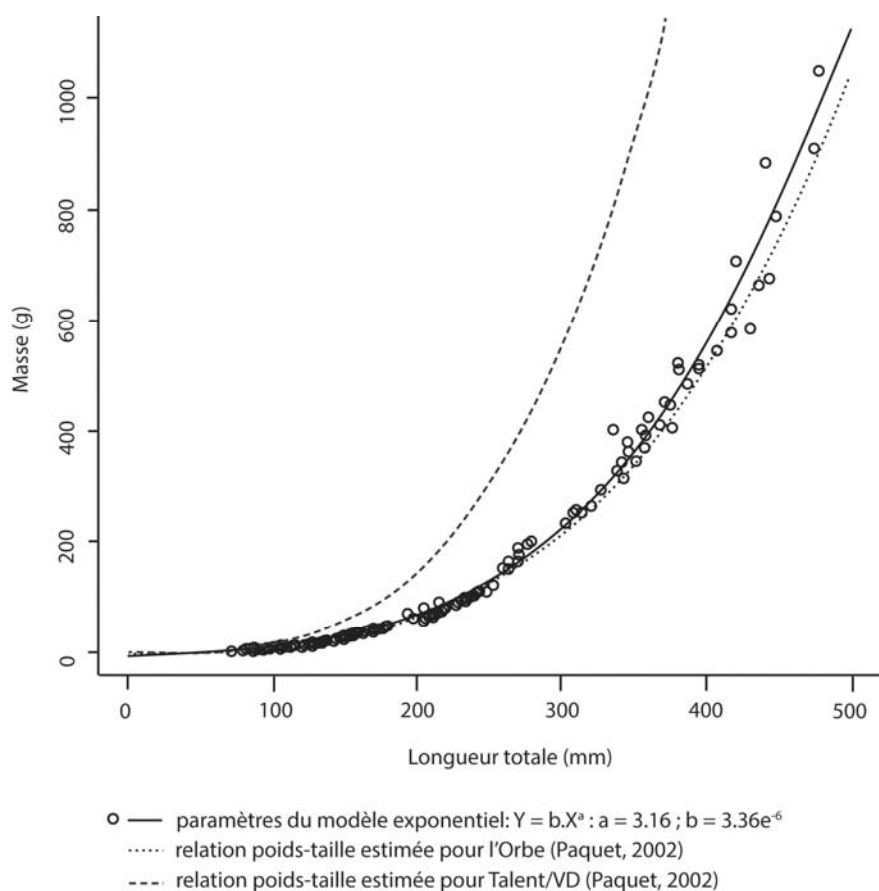


Figure 87 : Relation poids/taille de l'ombre commun en vallée de Joux entre 2009 et 2011 (Grimardias & Cattaneo 2011).

Suivant le même principe, Grimardias & Cattaneo (2011) comparent la croissance de populations provenant de divers cours d'eau suisses (Orbe, Mentue/VD, Talent/VD, Tessin/TI (Figure 88).

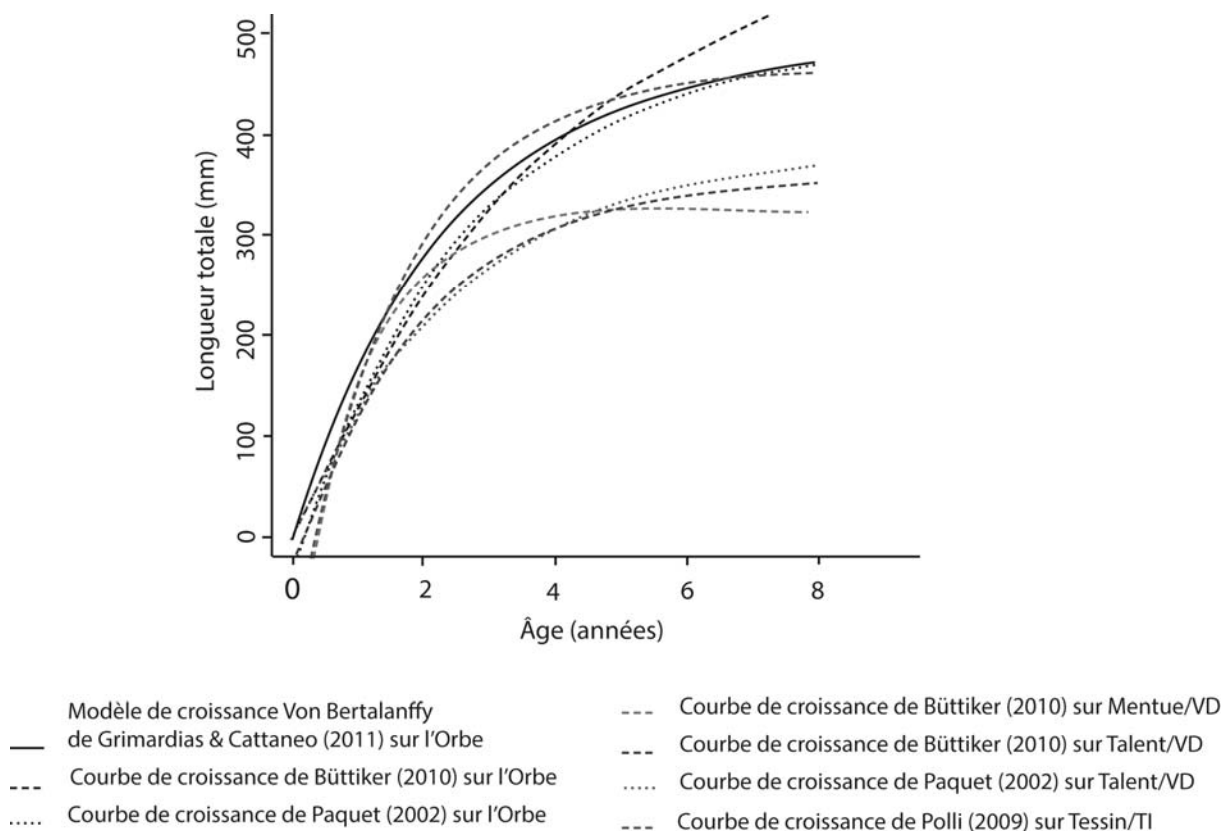


Figure 88 : Courbes de croissance d'ombres communs issus de différentes populations (Grimardias & Cattaneo 2011).

Il est à noter que des différences de croissance sont observables selon les cours d'eau, et ceci au sein d'une même zone géographique. Les populations de l'Orbe ont une croissance supérieure à celle des populations des autres cours d'eau du canton du Vaud. Les données fournies à propos de la rivière Tessin indiquent une courbe croissance proche de l'Orbe même si celle-ci reste plus lente. Ces différences de croissance pourraient s'expliquer par les températures journalières estivales pouvant dépasser les 27 °C, ce qui est au-delà du seuil de tolérance des ombres (cf. chapitre 1.3.1.1 ; Persat 1977), cette espèce préférant les zones plus fraîches.

Une étude similaire a été réalisée dans le nord de la Finlande (Laponie) (Keränen & Savikko 2009). Les ombres ont une croissance plus rapide les premières années en vivant dans les rivières qui se jettent dans l'océan Arctique plutôt que dans la mer Baltique (Figure 89).

Wedeking & Kung (2010) indiquent que le réchauffement global des cours d'eau peut entraîner une date de reproduction plus précoce afin que le développement des embryons et des larves puisse se faire dans des cours d'eau relativement frais tandis que la phase juvénile se déroulera durant les périodes plus chaudes. Ces conditions peuvent donc altérer les paramètres biologiques de croissance de ces populations.

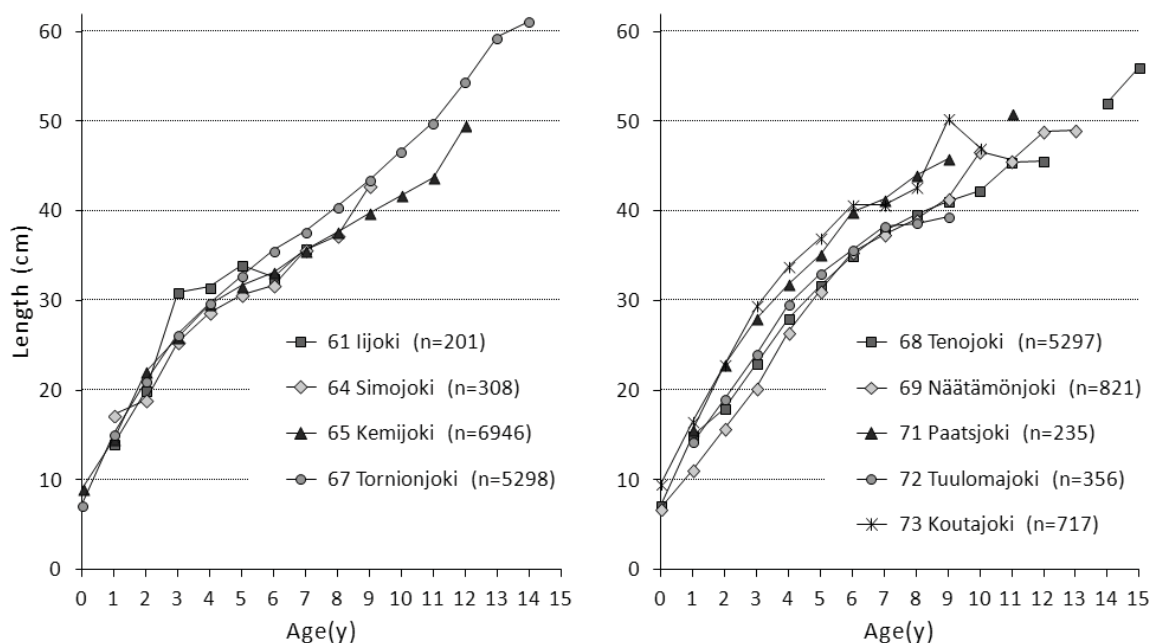


Figure 89 : Croissance moyenne de l'ombre commun dans neuf bassins hydrographiques du nord de la Finlande (Keränen & Savikko 2009).

Il est aussi possible d'observer des variations mensuelles de la croissance. Pour les spécimens de l'Orbe, la croissance est maximale au printemps puis se ralentit entre la fin de l'été et le début de l'automne (Paquet 2002).

Nous pouvons remarquer que les poissons de notre référentiel actuel (Figure 90) ont une croissance saisonnière un peu différente. Elle est plus faible au mois de juillet par rapport aux autres mois, mais il ne faut pas oublier que les données utilisées sont peu nombreuses.

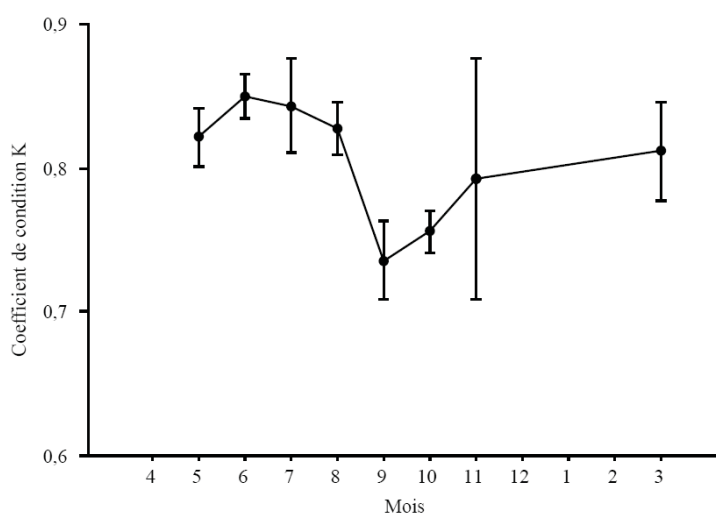


Figure 90 : Variation de la croissance mensuelle des ombres de l'Orbe pour l'année 1997 (NR = 111 écailles) (Paquet 2002).

Persat & Pattee (1981) et Paquet (2002) (Figure 91) se sont intéressés aux différences de croissance observables par la comparaison des données issues de l'étude de plusieurs rivières européennes. On remarque que les ombres ayant la croissance la plus rapide sont localisés en France

(Ain, Loue). Cette croissance rapide durant les premières années ralentit avec le temps. Les populations des rivières de Suède ont quant à elles, pour un même âge, une croissance plus lente et régulière.

En comparant les coefficients allométriques, Paquet (2002) nous informe aussi que la croissance des ombres dans l'Aar a un coefficient allométrique proche de celui pour le Talent tandis que celui calculé pour la rivière Lugg (Grande-Bretagne) et l'Ourthe (Belgique) est plus proche du résultat obtenu pour l'Orbe. Suivant les conditions du milieu, la croissance des ombres se fait donc différemment.

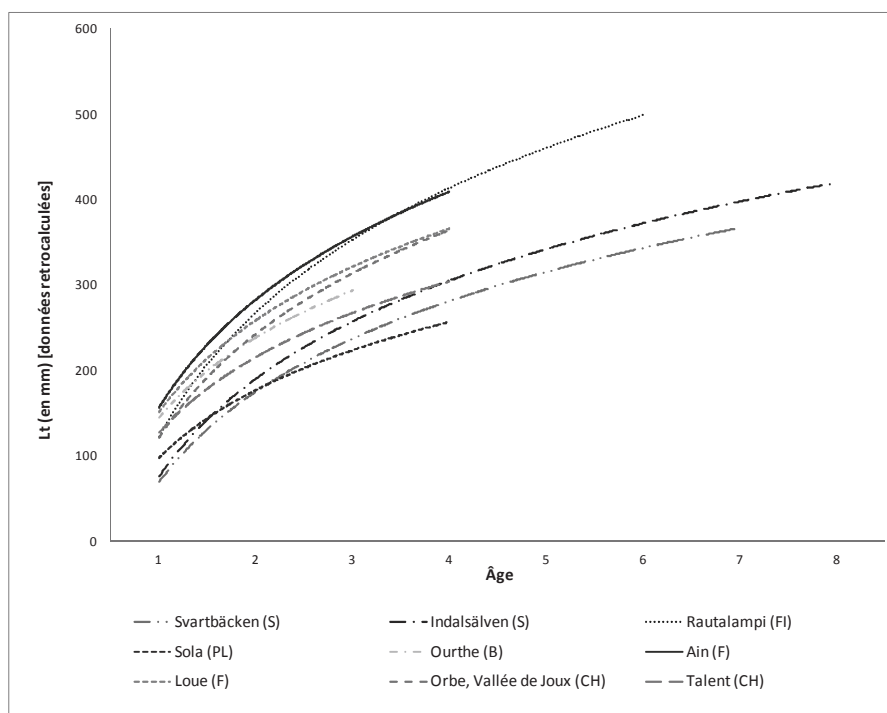


Figure 91 : Croissance des ombres dans les rivières européennes (Paquet 2002).

Ce graphique montre qu'actuellement, les espèces issues de milieux tempérés ont une croissance rapide durant les premières années, qui se ralentit par la suite. *A contrario*, dans les rivières froides, les poissons croissent de manière lente et régulière. Ces informations sont cohérentes avec les résultats obtenus en scalimétrie.

L'ensemble des données de la littérature nous permettent de comparer les référentiels des différents auteurs et le modèle actuel que nous avons obtenu. Précisons que, les formules n'étant pas disponibles, ce ne sont pas là de vrais modèles de Von Bertalanffy qui ont été utilisés dans les graphiques suivants (Figure 92, annexe 10).

Ces comparaisons nous indiquent que la croissance des ombres appartenant à notre référentiel se situe dans la moyenne des croissances étudiées pour les populations d'ombres européennes (Figure 92).

Les différences observables entre les modèles européens et nos modèles d'étude peuvent s'expliquer en partie par l'échantillon disponible, constitué d'un faible nombre de poissons pour chacun des secteurs étudiés.

Pour la rivière finlandaise Rautalampi, nos valeurs se situent dans la partie basse de la moyenne des tailles obtenues par Paquet (2002). Ces spécimens ont une croissance rapide tout au long de leur vie. Cela peut être dû au fait qu'il s'agisse de jeunes poissons ou encore à de faibles écarts-

types. Comme il n'a pas été possible de vérifier cette information, cette courbe ne sera pas incluse dans les interprétations archéologiques à suivre.

Pour ce qui est de la Suède, les croissances que nous avons obtenues sont supérieures à la moyenne des croissances des rivières Svartbäken et Indalsälven. Nos spécimens ont une croissance plus rapide que la moyenne des spécimens de ces rivières.

Pour la Suisse, nos valeurs se situent dans la moyenne des croissances étudiées antérieurement.

Enfin, pour la France, les tailles calculées sont quelque peu inférieures à celles obtenues pour les rivières de l'Ain et de la Loue.

L'âge atteint par les ombres appartenant à nos référentiels finlandais et français est relativement élevé par rapport aux données obtenues dans la littérature.

En région tempérée, la croissance des ombres est généralement plus forte durant les périodes clémentes (printemps-été) alors qu'elle se ralentit, voire s'interrompt lorsque les conditions optimales ne sont plus réunies. On ne note généralement pas de ralentissement de croissance durant l'été car les conditions thermiques des cours d'eau correspondent au *preferendum* thermique de l'ombre.

Mais il existe néanmoins une évolution du rythme de croissance propre à chaque rivière d'un même ensemble.

Généralement, le taux de croissance est plus élevé durant les premières années de vie et se ralentit avec le temps. Une croissance rapide durant les premières années de développement favorise aussi une reproduction plus précoce alors qu'une croissance lente détermine une reproduction plus tardive (Paquet 2002). Il existe donc une variabilité très comparable d'un pays à l'autre.

Il est possible d'avoir un aperçu du rythme de croissance de nos spécimens archéologiques par comparaison avec les modèles actuels.

Par rapport à ces résultats, nos spécimens archéologiques ont une durée de vie supérieure à 6 ans. Ils ont une longévité cohérente avec celle d'individus provenant de rivières froides. Cela peut confirmer la rigueur climatique mise en avant par les analyses en géologie et la microfaune du Taillis des Coteaux.

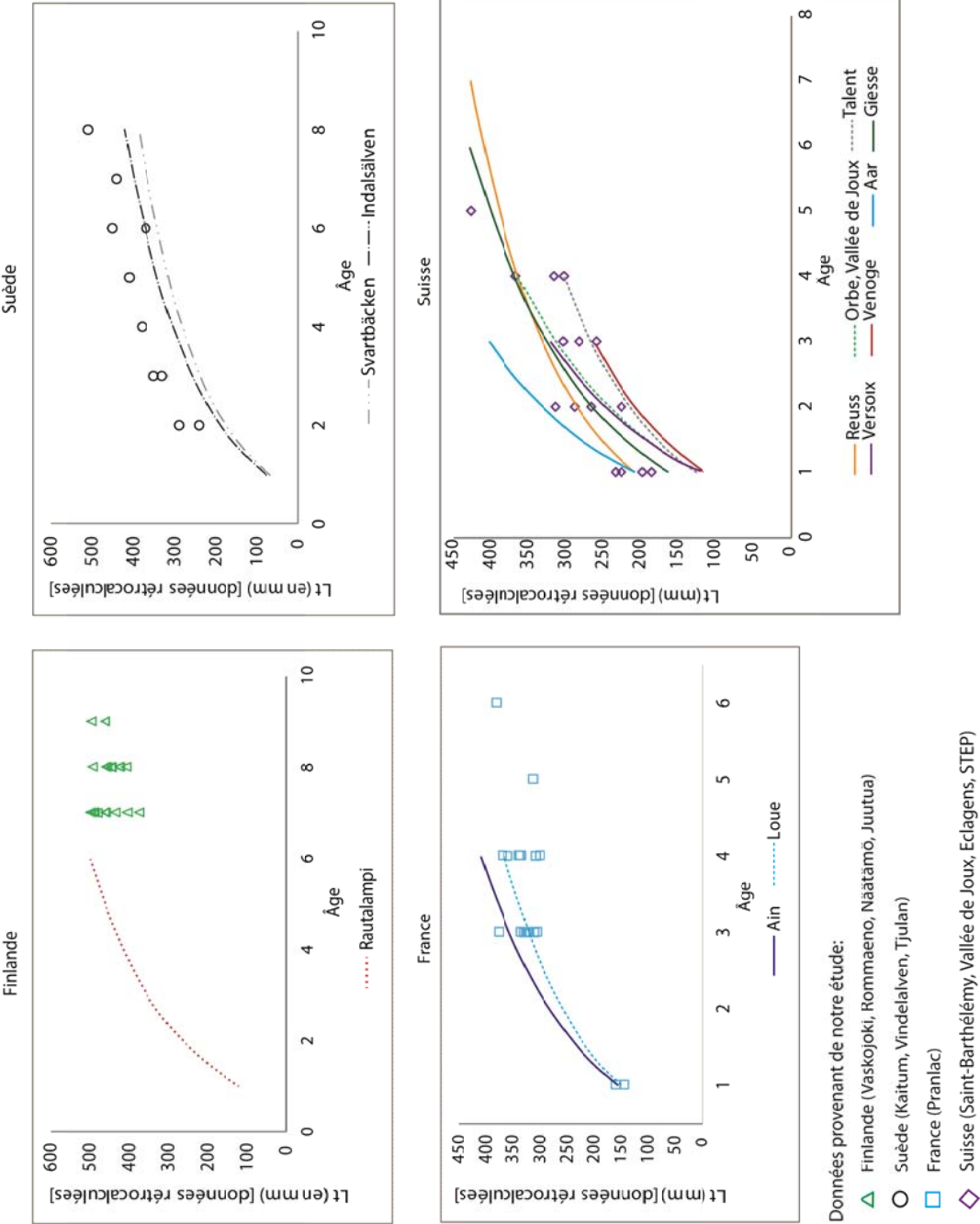


Figure 92 : Modèles de croissance des ombres en fonction des zones géographiques (Paquet 2002 et données de notre étude).

Cette longévité nous indique aussi un bon état écologique de la Gartempe et une pression de pêche modérée durant le Magdalénien ; les espèces piscicoles peuvent donc se développer.

Un problème se pose au sujet des vitesses de croissance. Selon les modèles obtenus dans notre étude, nos spécimens ont un rythme plus proche de celui des populations des rivières tempérées comme on en trouve actuellement en France et en Suisse. Cependant, en joignant nos résultats aux données tirées de Paquet (2002), nous obtenons un résultat tout autre. Nos spécimens archéologiques ont une croissance et une longévité qui correspondent à ce que l'on peut espérer trouver parmi les spécimens des rivières plus froides, notamment suédoises (Figure 93).

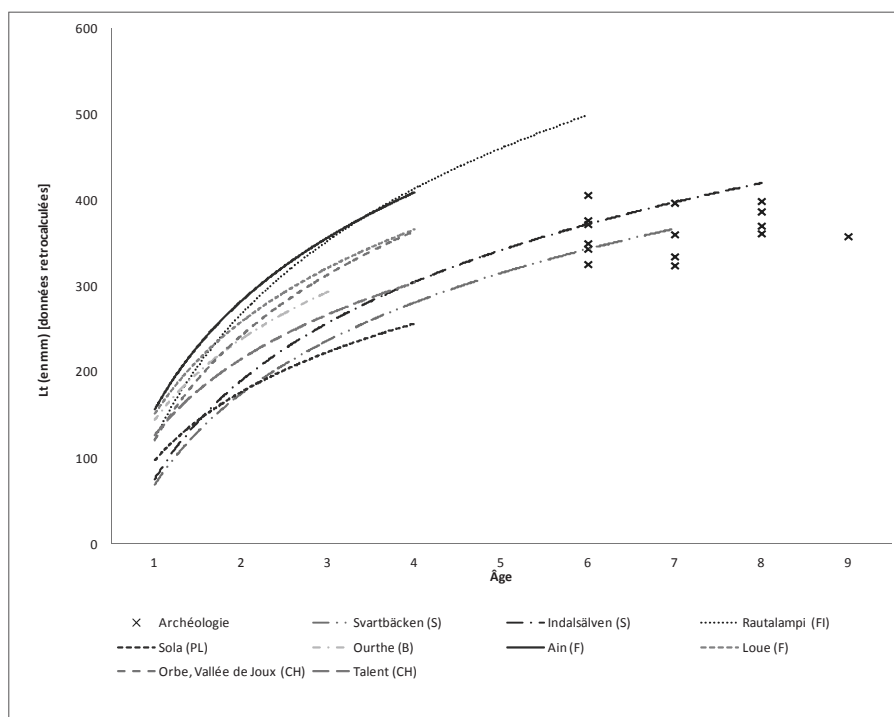


Figure 93 : Modèles de croissance des ombres provenant de rivières européennes et spécimens archéologiques du Taillis des Coteaux.

Nos résultats restent tout de même hypothétiques, notamment en raison du faible nombre de spécimens et de leurs âges trop disparates. Afin de pouvoir comparer le développement de nos populations archéologiques à celui des populations des autres régions actuelles étudiées, il nous faudrait obtenir des informations sur non seulement la variabilité saisonnière de croissance durant le Magdalénien, mais aussi l'évolution thermique de la rivière Gartempe au cours du temps.

Sachant que les phases glaciaires ont conduit à un déplacement des aires de répartition des espèces autour de zones refuges, il est probable que nos individus se soient développés dans des eaux plus clémentes. Nos spécimens proviennent-ils d'une zone refuge comme celle du Danube (Banareescu 1973) ? Cela pourrait expliquer les divergences dans les résultats obtenus.

Afin de répondre à cette question, il serait intéressant de réaliser des analyses d'ADN ancien afin d'identifier de quel lignage proviennent les individus présents dans le bassin de la Loire.

6.4. DIFFÉRENCIATION DES SALMONIDAE

Les Salmonidae sont dominants durant le Paléolithique supérieur. La distinction à partir des restes osseux de ces deux espèces reste délicate.

Actuellement, il est admis que si l'on étudie une petite vertèbre appartenant à un Salmoninae, il s'agit de truite, et inversement, une grande vertèbre correspondra au saumon. Cette distinction permettrait d'avoir une meilleure vision de la répartition des spécimens durant le Magdalénien et une image plus réaliste de la répartition du saumon dans les cours d'eau français.

Généralement, ces espèces sont discriminées par comparaison de leur anatomie. Mais lorsque les convergences morphologiques sont importantes, cette méthode ne permet pas toujours une distinction au niveau de l'espèce. Jusque-là, il était admis que la vertèbre de saumon est de forme ovale selon un axe médio-latéral, tandis que la truite le serait selon un axe dorso-ventral. De plus, les alvéoles semblent former un décor plus désorganisé chez le saumon que chez la truite. Mais ces distinctions difficilement applicables sur du matériel actuel le sont encore moins sur du matériel dégradé (Desse & Desse 1976). Morales-Muñiz (1984) s'est intéressé à l'identification des vertèbres de truite par l'anatomie comparée. Afin de déterminer à quel morphotype appartiennent les vertèbres provenant de deux sites moustériens, il a mis au point un référentiel ostéométrique. La distinction entre la truite de rivière et la truite de mer s'est faite par la différence des mesures entre les vertèbres de truites de même âge mais de localisation différente. Le même procédé est aussi utilisé pour différencier la truite du saumon. Cependant, cette technique, bien qu'efficace sur des individus matures, n'a pas été expérimentée sur des vertèbres de juvéniles ou de smolts.

Les écailles de saumon ont une taille plus importante que celles de truite de mer, à taille égale de poisson (Ombredane *et al.* 1992). Mais la forme des deux espèces étant similaire, la détermination de fragments archéologiques d'écailles ne permet pas d'identifier des différences significatives entre les espèces.

Comme nous l'avons vu (cf. chapitre 3.3.1.1), l'image radiographie peut, dans certain cas, préciser la diagnose. En théorie, l'image obtenue sur les vertèbres caudales représente un « X » chez la truite et un « II » chez le saumon adulte. Les spécimens de la collection que nous avons testés, par leur taille, correspondraient à des saumons de première remontée. Or, dans ce cas, l'image radiographique ne permet pas encore de différencier les deux espèces.

Cette méthode reste critiquable car les différents profils ont de grandes similitudes. Du fait des différents stades de croissance, le dessin radiographique du profil de la vertèbre va aussi évoluer au cours du temps et des phénomènes migratoires (Meunier & Desse 1978).

Cette technique reste malheureusement assez complexe à mettre en place ; l'accès à un appareil radiographique et/ou de CT scan n'est pas toujours aisé et peut être coûteux. De plus, pour pouvoir effectuer de bonnes radiographies, il est préférable que les spécimens de comparaison soient de tailles similaires à celles du spécimen fossile. Cela implique donc d'avoir une collection de référence très complète.

Les études que nous avons réalisées en morphométrie géométrique sont exploratoires mais elles nous confirment qu'il est possible de différencier ces deux espèces. C'est aussi la première fois que cette technique est appliquée à des vertèbres de poissons archéologiques. Cette méthode a toutefois quelques limites : nous n'avons pas de petits spécimens. Les truites se répartissent entre 1 700 et 4 700 g pour 534 à 760 mm tandis que les saumons oscillent entre 1 920 et 5 520 g pour 620 et 920 mm. Notre référentiel est composé de peu de spécimens. Il doit donc être augmenté pour tenir compte de plus de variabilité morphologique et être encore plus efficace dans la discrimination. En

conséquence, les résultats doivent être analysés avec précaution et considérés comme des tendances d'appartenance (proximité phénotypique) et non comme une indication précise (Cornette 2011).

L'ensemble des analyses effectuées permet de mieux discriminer la truite de mer et le saumon. Les résultats indiquent que ces deux espèces présentent des différences morphologiques significatives.

L'utilisation des méthodes AFD et KNN offre des résultats comparables. Il est intéressant de noter de meilleures performances dans le taux de réattribution des espèces actuelles par la méthode des KNN.

Les analyses portant sur le facteur taille ont indiqué qu'il y avait, là aussi, une différence significative concernant la discrimination des vertèbres précaudales des deux groupes. Cette différence n'est pas visible pour les vertèbres caudales. Les différences de discrimination entre les vertèbres précaudales et caudales peuvent être dues à un taux de croissance différentiel, entraînant des changements de formes plus ou moins prononcés selon les spécimens.

Meunier & Ramzu (2006) indiquent qu'il semble exister une régionalisation morpho-anatomique de l'axe vertébral des salmonidés. Cette régionalisation est caractérisée par le mode de nage : subcarangiforme. Cela signifie que l'amplitude du mouvement est plus importante au niveau des vertèbres postérieures (Ramzu & Meunier 1999). Peu d'études portent sur le rôle du squelette vertébral dans la nage, d'un point de vue osseux. Ces contraintes fonctionnelles pourraient donc expliquer les différences spécifiques. Les futures études devront s'intéresser à ce point car, malheureusement, nos données ne nous permettent pas de répondre à cette question.

L'étude morphométrique de l'axe vertébral a été réalisée chez le saumon. Aucune différence morphologique n'a été observée entre des vertèbres de saumon de remontée et des vertèbres de saumon de frayère. Seule la densité de la vertèbre se modifie ; la résorption du tissu osseux conduit à un allègement des os tout en préservant le rôle morpho-fonctionnel de la vertèbre (Kacem 2000). Une étude similaire a été menée sur la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792), les vertèbres qui nous intéressent se situant dans la région moyenne (vertèbres n^{os} 10 à 49).

Les données morphométriques indiquent une croissance puis une décroissance régulière de la variation de taille de la vertèbre selon son emplacement sur le rachis. Les vertèbres qui jouent le plus grand rôle dans l'amplitude du mouvement de nage semblent se situer entre les vertèbres 30 et 38. Les caractéristiques des vertèbres caudales pourraient donc être liées aux contraintes exercées par la nage (Ramzu & Meunier 1999), ce qui expliquerait pourquoi le même facteur (ici la taille) influe de différentes manières sur les vertèbres précaudales et caudales de notre référentiel.

S'agissant des résultats à proprement parler de notre analyse, les réattributions archéologiques sont cohérentes avec la biologie actuelle des espèces.

Deux échantillons (tdc06-IIIB-E9-323A et tdc04-S2000-VIe-854.1) ont fourni des résultats plus surprenants. Le morphotype est plus proche du saumon que de la truite.

Les spécimens réattribués à *Salmo trutta* ssp. correspondent à des individus dont le poids a été réattribué entre 50 et 1 200 g. Concernant les réattributions de *Salmo salar*, les individus ont des poids compris entre 3 000 et 8 000 g.

Si l'on se réfère à la biologie de ces spécimens, il est cohérent de ne pas retrouver de « petit » spécimen de saumon. Ce dernier part en migration durant la phase de smoltification, c'est-à-dire lorsqu'il atteint environ 30 g. Sa taille dépend de la taille des rivières dans lesquelles il se développe (Heland & Dumas 1994). Les saumons seront de retour en rivière pour la reproduction après 1 à 3 ans passés en mer. Ils auront donc atteint une taille moyenne supérieure à 65 cm pour 2 400 g. Plus le temps passé en mer sera long, plus l'individu va grandir et prendre du poids (Baglinière 1991). Lors de la rentrée en rivière, les individus cessent de se nourrir, ce qui peut fausser quelque peu les estimations de taille et de poids des spécimens archéologiques.

Pour les individus réattribués à *Salmo trutta*, les truites de mer partent en mer lorsqu'elles atteignent une vingtaine de centimètres pour 90 g. Elles sont de retour en rivière lorsque leur taille atteint 25-90 cm pour environ 2 000 g (Euzenat *et al.* 1991). Comme nos individus archéologiques ont des poids inférieurs, nous pouvons penser que nous sommes en présence de truites de rivière.

Maintenant que nous avons vu que le protocole en morphométrie géométrique fonctionne pour différencier les morphotypes de truite de mer et de saumon, il conviendra de vérifier si cette différenciation est possible entre la truite de mer et la truite de rivière afin de confirmer nos hypothèses.

Cette méthode donne de bons résultats dans l'identification des espèces ; elle pourra donc être utilisée pour d'autres espèces d'eau douce ou marine, de France ou provenant d'un autre pays.

Quoi qu'il en soit, les résultats obtenus en morphométrie géométrique peuvent nous aider dans l'obtention d'une :

- meilleure connaissance de la distribution des salmonidés durant le Tardiglaciaire ;
- compréhension accrue des fluctuations des ressources aquatiques dans la consommation humaine au cours du temps.

Actuellement, le saumon a presque disparu des rivières françaises et seuls les vestiges archéologiques pourraient offrir un aperçu de sa distribution géographique originale. Pour cette raison, l'identification du saumon est cruciale. Par exemple, sa présence le long de la côte méditerranéenne est l'objet de débats depuis plusieurs années (Le Gall 2008 ; Kettle *et al.* 2011). En effet, cette espèce appartient au « pôle froid » de l'Europe du Nord (Le Gall 2010) ; sa présence dans des régions plus chaudes est donc discutable. L'identification précise du saumon permettra donc d'interpréter les derniers traits d'histoire de vie de cette espèce (Turrero *et al.* 2012) ainsi que ses tendances évolutives en fonction des contraintes climatiques.

Toujours dans l'optique d'identifier au mieux les salmonidés, l'obtention d'un financement par l'ATM « Génomique et Collections » (MNHN-2014) nous a permis de tester les techniques de séquençage en ADN ancien, et ce, toujours dans un but de différenciation des espèces du genre *Salmo*. L'étude a été réalisée en collaboration avec Régis Debruyne et Delphine Gey du Service de Systématique et Evolution du MNHN (UMS 2700 « Outils et méthodes de la systématique intégrative »). Pour cette expérimentation, 13 vertèbres issues du Taillis des Coteaux ont été sélectionnées (annexe 11). Deux méthodes ont été utilisées.

La première méthode est un séquençage par PCR (*Polymerase Chain Reaction*). Les couples d'amorces utilisés ont été dessinés avec le logiciel Geneious et ciblent le gène 12S spécifique aux poissons et notamment aux Salmoninae. La persistance de fragments d'ADN dans 4 vertèbres (EG1, EG4, EG5, EG10) est encourageante.

Une deuxième méthode a été utilisée : le séquençage NGS (*Next-Generation Sequencing*) réalisé avec un appareil PGM ©iontorrent. Cette méthode séquence l'ensemble du matériel présent dans l'échantillon, sans cibler un gène en particulier. 9 vertèbres ont été quantifiées (EG1, EG2, EG4, EG5, EG8, EG9, EG11, EG12, EG13) et 6 ont donné des séquences (EG2, EG4, EG5, EG9, EG11 et EG12). Parmi ces vertèbres, seules EG11 et EG12 ont pu être contaminées car elles ont été lavées puis étudiées. Les autres vertèbres n'ont subi aucune manipulation depuis leur sortie de terre, les contaminations devraient être minimales.

Les analyses des séquences n'ont pas encore été effectuées à l'heure de la rédaction de ce mémoire.

Néanmoins, l'obtention de séquences sur du matériel magdalénien est encourageante pour le développement de ces méthodes sur les poissons archéologiques. Cela indique qu'il y a une

préservation suffisante du matériel génétique sur des ossements poreux comme peuvent l'être les vertèbres de *Salmo* sp. Cette méthode a toutefois des limites car elle est coûteuse et destructive.

Plus récemment, Yang *et al.* (2004) ont pu extraire de l'ADN mitochondrial de saumons (*Oncorhynchus keta*, *O. gorbuscha*, *O. kisutch* et *O. nerka*) provenant de sites archéologiques du Pacifique Nord-Ouest et datés de 7 000 à 2 000 ans BP. Cette étude leur a permis de distinguer 4 espèces et démontre par là même qu'il s'agit d'une méthode viable dans l'identification des poissons archéologiques.

Ces résultats prouvent que les analyses en ADN ancien sont désormais viables concernant les études portant sur les restes de poissons archéologiques.

En conclusion, actuellement l'omniprésence de vertèbres appartenant à *Salmo* sp. sur les sites archéologiques s'explique par la confusion qu'il y a dans la distinction entre *Salmo salar* et *Salmo trutta trutta*. L'usage de la morphométrie géométrique sur ces sites « problématiques » permettrait d'avoir une meilleure vision de la répartition du saumon en France mais aussi de confirmer ou d'infirmer sa présence dans le Bassin méditerranéen.

CONCLUSION

Les sites du Paléolithique supérieur ayant livré des restes de poissons sont encore rares en France, notamment en Poitou-Charentes. Le nombre de restes retrouvés sur le site du Taillis des Coteaux et, dans une moindre mesure, sur celui de La Piscine est relativement élevé et a permis le développement de méthodologies innovantes.

Les études menées sur ces sites nous ont fait prendre conscience des limites de certaines méthodes employées en archéo-ichtyologie. Une partie des travaux présentés dans ce mémoire de thèse propose donc la mise en place de nouveaux référentiels à la fois en morphométrie géométrique et en taphonomie. L'amélioration des méthodes de lecture des saisonnalités autorise aussi une meilleure appréciation des périodes de capture, des rythmes de croissance des poissons, mais aussi une reconstitution plus fiable de la taille et du poids des spécimens archéologiques.

Les analyses ichtyofauniques des assemblages de La Piscine et du Taillis des Coteaux ont permis de coupler les analyses classiques de l'archéozoologie et nos méthodologies exploratoires.

Pour le site de La Piscine, les interprétations liées au mode de capture sont ici limitées par l'absence de stratigraphie précise et d'études des autres faunes.

Le site du Taillis des Coteaux a, en revanche, livré une plus grande quantité de restes, et l'ensemble des études fauniques est accessible. Les assemblages ichtyofauniques sont constitués d'une majorité de restes provenant du squelette axial (vertèbres).

Ces deux sites du Paléolithique supérieur ne font pas exception et présentent une part importante de Salmonidae. Nous avons pu observer, lors des déterminations spécifiques, que des lacunes persistaient au sujet de la détermination du genre *Salmo*, notamment pour le couple truite/saumon. Le premier objectif de ce travail était donc de disposer d'une méthode relativement complète et simple d'utilisation pour permettre la distinction de ces deux espèces : la morphométrie géométrique. Cette distinction peut apporter des informations sur l'occupation du site en se référant au cycle migratoire de ces poissons.

Le second objectif était donc de déterminer si l'accumulation osseuse résultait ou non d'une intervention anthropique. L'analyse des épreintes de loutre, en tant qu'accumulateur de restes de poissons, offre un aperçu des processus digestifs qui affectent les éléments osseux. Les accumulations constituées par la loutre se caractérisent par une dispersion des restes proche des rives associée à un taux de fragmentation relativement élevé. De telles constatations actualistes doivent cependant être replacées dans le contexte archéologique et posent la question de l'identification des potentiels prédateurs pouvant accéder aux habitats humains. Il importe toutefois de confronter ces études taphonomiques aux résultats des analyses dites « classiques » de l'archéozoologie : NR, NMI, reconstitution des poids et tailles, pourcentage de survie osseuse ou encore répartition spatiale. Il est aussi possible que de nombreuses interactions ayant mené à une compétition interspécifique puissent altérer le dépôt originel et induire des modifications de l'assemblage.

Un troisième objectif concernait le développement de l'axe de recherche sur la saisonnalité de capture. Classiquement, la méthode employée consiste en l'observation visuelle des phases de croissance successives. La proposition d'établir un référentiel, par le biais du logiciel TNPS et en se basant sur les études actuelles existant en ichtyologie, permet non seulement de faciliter l'observation des saisonnalités de capture, de caractériser les vitesses de croissance, mais aussi d'homogénéiser les méthodes existantes. L'application de cette méthode s'est principalement heurtée à des problèmes de conservation de la bordure externe de l'écaille. Cela a réduit les effectifs d'écailles permettant une évaluation significative de la période de capture. Cette étude demande à être étendue à l'ensemble des taxons présents sur les sites archéologiques étudiés. Établir un référentiel scalimétrique sur plusieurs espèces archéologiques et confronter ces données avec celles établies pour l'actuel permettront d'observer les évolutions depuis les espèces du Paléolithique à nos jours.

Les sites de La Piscine et du Taillis des Coteaux s'intègrent dans les interprétations liées aux comportements de pêche durant le Paléolithique supérieur dans la région Poitou-Charentes. Du point de vue faunistique, ils présentent de grandes ressemblances avec les sites du Bois-Ragot, de La Garenne et de l'abri Fitch notamment par la présence de l'ombre. La diversité piscicole révélée par ces études permet de mieux appréhender les variations des spectres au cours du temps et l'impact des pressions humaines sur la répartition de ces espèces. La présence de l'ombre commun en abondance permet de considérer cette espèce comme une proie majeure pour l'époque. La méconnaissance de ses prédateurs actuels rend difficile toute interprétation concernant les responsables de son accumulation passée.

Bien que les outils de pêche soient rarement conservés pour cette époque, les études ethnographiques abondent d'exemples concernant cette pratique. Les arguments en faveur de la pêche au Paléolithique sont donc, pour l'essentiel, indirects, la capture et la préparation des poissons ne laissant pas nécessairement de traces sur les ossements. L'utilisation de divers critères comme le contexte, la répartition anatomique, la taphonomie... peut être mise à contribution pour discuter de la place du poisson dans les comportements alimentaires et cynégétiques des Magdaléniens. D'autres prédateurs comme les carnivores ou les oiseaux peuvent entrer en compétition avec l'Homme dans les comportements de subsistance, et les connaissances de leur éco-éthologie, donner une idée du rôle joué par ces accumulateurs. Les études taphonomiques sont aussi appropriées pour caractériser les assemblages osseux résultant d'une activité humaine ou d'une accumulation par un prédateur non anthropique.

Les activités liées à l'exploitation des ressources piscicoles étant documentées presque exclusivement par des témoins osseux, il n'est, pour l'heure, par encore possible d'appréhender l'ensemble des stratégies d'acquisition.

La biogéographie des espèces d'eau douce reste très lacunaire et la mise en place des peuplements actuels depuis le Pléniglaciaire supérieur est encore mal connue. Des études où la finesse des identifications sera poussée à son maximum, tout en respectant l'exigence de fiabilité et de reproductibilité des résultats, permettront aussi de progresser sur cette thématique dont les enjeux conservatoires sont importants.

Le développement des études mises en œuvre dans ces travaux paraît donc essentiel pour aborder les comportements de subsistance des chasseurs-collecteurs du Paléolithique supérieur et évaluer la place de la pêche pratiquée par l'Homme par rapport à celle d'origine non-anthropique.

La généralisation du tamisage des sédiments pourrait aussi favoriser la découverte de nouveaux sites à ichtyofaune et permettrait de préciser la place du poisson au sein des populations paléolithiques. Ce travail que nous avons centré sur le Magdalénien pourra ainsi être élargi à d'autres périodes représentées dans la région. La multiplication des études permettra ainsi d'approfondir ces axes de recherche et de développer les comparaisons intersites. Ce sera aussi l'occasion de constituer un référentiel régional et d'aborder les questions d'économie de subsistance en disposant d'informations jusque-là peu exploitées.

A terme, ce travail pourra aussi être complété par de nouvelles analyses, notamment concernant la distinction entre truite et saumon, comme les recherches en ADN ancien. Bien que nécessitant des moyens techniques particuliers, ce type d'approche effectuée sur du matériel osseux permettra de confronter les résultats obtenus par cette méthode avec ceux issus de la morphométrie géométrique. L'archéo-ichtyologie a encore beaucoup à faire d'un point de vue méthodologique ; nous espérons avoir contribué à l'amélioration et à la consolidation de ses bases.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams *et al.*, 2004
Adams, D.C., Rohlf, F.J. & Slice, D.E., 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the “revolution.” *Italian Journal of Zoology*, 71(1), pp.7–16.
- Adán *et al.*, 2009
Adán, G., Álvarez-Lao, D., Turrero, P., Arbizu, M. & García-Vázquez., 2009. Fish as diet resource in North Spain during the Upper Paleolithic. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 36(3), pp.895–899.
- Airvaux, 2001
Airvaux, J., 2001. *L’art préhistorique du Poitou-Charentes. Sculptures et gravures des temps glaciaires*, Maison des roches.
- Airvaux, 2003
Airvaux, J., 2003. Industrie osseuse. In J. Primault *et al.*, eds. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne)*. Poitou-Charentes: Fouille programmée pluriannuelle 2003-2005. Rapport d’activités de la première année: 2003. Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de région, Direction régionale des affaires culturelle, Service régional de l’archéologie, pp. 20–31.
- Airvaux, 2004
Airvaux, J., 2004. L’industrie osseuse découverte en 2004. In J. Airvaux *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): fouille programmée tri-annuelle 2003-2005*. Poitou-Charentes: Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l’archéologie, pp. 26–34.
- Albertini & Tagliacozzo, 2004a
Albertini, D. & Tagliacozzo, A., 2004. Freshwater fishing in Italy during the Late Glacial period: the example of Riparo Dalmeri (Trento). In J.-P. Brugal & J. Desse, eds. *Petits animaux et sociétés humaines, du complément alimentaire aux ressources utilitaires: XVVe rencontres internationales d’archéologie et d’histoire d’Antibes*. Antibes: Edition APDCA, pp. 131–136.
- Albertini & Tagliacozzo, 2004b
Albertini, D. & Tagliacozzo, A., 2004. I resti de pesce provenienti dai livelli preistorici di Riparo Cogola. *Preistoria Alpina*, 40, pp.187–191.
- Allain & Fritsch, 1967
Allain, J. & Fritsch, R., 1967. Le Badegoulien de l’abri Fritsch aux Roches de Poulligny-Saint-Pierre (Indre). *Bulletin de la Société Préhistorique Française. Etudes et travaux*, Hors-série, pp.83–94.
- Andrews & Evans, 1983
Andrews, P. & Evans, E.N., 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9, pp.289–307.
- Andrews, 1990
Andrews, P., 1990. *Owls, caves and fossils*, London: Natural History Museum Publications.
- Angelier, 2001
Angelier, E., 2001. *Ecologie des eaux courantes*, Tec et Doc.

- Ardillier-Carras, 1997
Ardillier-Carras, F., 1997. Le rôle de l'eau dans le développement d'un espace régional. L'exemple du bassin de la Gartempe. *Norois*, 176, pp.635–650.
- Argant & Philippe, 2002
Argant, A. & Philippe, M., 2002. Les ours et leur évolution. In T. Tillet & L. R. Binford, eds. *L'ours et l'Homme*. Actes du colloque d'Auberives-en-Royans 1997. Etudes et recherches archéologiques de l'université de Liège, pp. 17–26.
- Argant, 2009
Argant, A., 2009. Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale: l'apport des Canidés, des Ursidés et des Carnivores en général. *Quaternaire*, 20(4), pp.467–480.
- asf
Atlantic salmon federation. <http://www.asf.ca/>.
- Averbouh & Cleyet-Merle, 1995
Averbouh, A. & Cleyet-Merle, J.-J., 1995. Hameçons. In H. Camps-Fabrer, ed. *Fiches typologiques de l'industrie osseuse préhistorique. Eléments barbelés et apparentés*. Treignes, pp. 83–99.
- Baffier et al., 2005/2006
Baffier, D., Girard, M., Guillaumet, E., Bertin E., Delon, D. & Hardy, M., 2005/2006. Les poissons de la Grande Grotte d'Arcy-sur-Cure (Yonne). *Munibe (Antropologie-Arkeologia)*, 57(3), pp.53–64.
- Baglinière et al., 1979
Baglinière, J.-L., Champigneulle, A. & Nihovarn, A., 1979. La fraie du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Cybium*, 7(3), pp.75–96.
- Baglinière et al., 1987
Baglinière, J.L., Maisse, G., Le Bail, P.Y. & Prevost, E., 1987. Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (France). Les géniteurs migrants. *Acta oecologica*, 8, pp.201–215.
- Baglinière & Le Louarn, 1987
Baglinière, J.L. & Le Louarn, H., 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 306, pp.1–41.
- Baglinière, 1991
Baglinière, J.L., 1991. La truite commune (*Salmo trutta* L.): son origine, son aire de répartition, ses intérêts économique et scientifique. In J. L. Baglinière & G. Maisse, eds. *La truite: biologie et écologie*. Paris: INRA Edition, pp. 11–22.
- Baglinière & Maisse, 1991
Baglinière, J.-L. & Maisse, G., 1991. *La truite: biologie et écologie*, Paris: INRA Edition.
- Baglinière, 1999
Baglinière, J.L., 1999. The brown trout (*Salmo trutta* L.): its origin, distribution and economic and scientific significance. In J. L. Baglinière & G. Maisse, eds. *Biology and ecology of the brown and sea trout*. Chichester, UK: Springer-Praxis, pp. 1–12.

- Baglinière & Maisse, 2002
Baglinière, J.L. & Maisse, G., 2002. La biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans la rivière Scorff, Bretagne: une synthèse des études de 1972 à 1997. *INRA Productions animales*, 15(5), pp.319–331.
- Banarescu, 1973
Banarescu, P., 1973. Origin and affinities of the freshwater fish fauna of Europe. *Ichthyologia*, 5(1), pp.1–8.
- Barrett, 1993
Barrett, J.H., 1993. Bone weight, meat yield estimates and cod (*Gadus morhua*): a preliminary study of the weight method. *International Journal of Osteoarchaeology*, 3, pp.1–18.
- Baylac & Friess, 2005
Baylac, M. & Friess, M., 2005. Fourier descriptors, Procrustes superimposition, and data dimensionality: an example of cranial shape analysis in modern human populations. *Modern morphometrics in physical anthropology*, pp.145–165.
- Baylac, 2006
Baylac, M., 2006. Rmorph: a R geometric and multivariate morphometrics library.
- Bayle et al., 1987
Bayle, P., Orsini, P. & Boutin, J., 1987. Variations du régime alimentaire du hibou grand-duc *Bubo bubo* en période de reproduction en Basse-Provence. *L'oiseau et la revue française d'ornithologie*, 57, pp.23–31.
- Bazile, 1981
Bazile, F., 1981. L'homme et le milieu naturel au Paléolithique supérieur dans le bassin de l'Hérault. *Paléobiologie Continentale*, 12, pp.205–221.
- Bazile & Bazile, 2010
Bazile, F. & Bazile, C., 2010. Une structure pour le fumage du poisson au Bois des Brousses Aniane, Hérault. Expérimentation et interprétation de la structure pierreuse du niveau 2B. *Etudes héraultaises*, 40, pp.19–29.
- BDLISA, 2013
B.D.L.I.S.A., 2013. Base de données des limites de systèmes aquifères-fiche de synthèse-région Centre.
- Béarez, 1997
Béarez, P., 1997. La “plie” de la Loire. *L'eau et la pêche*, 21, pp.4–5.
- Beguin & Joussemet, 2003
Beguin, E. & Joussemet, S., 2003. *Résultat des pêches électriques des affluents de la Gartempe*, Fédération de pêche de la Vienne.
- Behrensmeyer, 1975
Behrensmeyer, A.K., 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin Museum of Comparative Zoology*, 146, pp.473–578.

- Berrouet *et al.*, 2014
Berrouet, F., Citerne, P., Guillaud, E., Pigeaud, R., Paitier, H., Bonic, P., Pinel, M.D., Pommier, V. & Redou, A., 2014. Sur un poisson gravé magdalénien de la grotte Margot (Thorigné-en-Charnie, Mayenne). *Comptes Rendus Palevol*, 17(8), pp. 727-736.
- Bertin, 1958
Bertin, L., 1958. Ecailles et sclérifications dermiques. In P. P. Grasse, ed. *Traité de zoologie*. Paris, pp. 459–481.
- Bintz, 1994
Bintz, P., 1994. Les grottes Jean-Pierre 1 et 2 à Saint-Thibaud de Couz (Savoie). *Gallia préhistoire*, 36, pp.145–266.
- Blache *et al.*, 1973
Blache, J., Bauchot, M.L. & Saldanha, L., 1973. Anguillidae. In J. C. Hureau & T. Monod, eds. *Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean*. pp. 220–222.
- Blanco, 1997
Blanco, G., 1997. Role of refuse as food for migrant, floater and breeding black kites (*Milvus migrans*). *The Raptor Research Foundation*, 31(1), pp.71–76.
- Bocheński, 1960
Bocheński, Z., 1960. The diet of eagle-owl *Bubo bubo* (L.) in the Pieniny Mts. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 5(8), pp.311–332.
- Bocherens *et al.*, 1994
Bocherens, H., Fizet, M. & Mariotti, A., 1994. Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107, pp.213–225.
- Bocherens, 1999
Bocherens, H., 1999. Isotopes stables et reconstitution du régime alimentaire des hominidés fossiles une revue. *Bulletin et Mémoire de la Société d'Anthropologie de Paris*, 11(3-4), pp.261–287.
- Bocherens & Drucker, 2005
Bocherens, H. & Drucker, D., 2005. Biogéochimie isotopique et reconstitution de l'alimentation des humains anciens et des hominidés fossiles. In O. Dutour, J. J. Hublin, & B. Vandermeersch, eds. *Objets et méthodes en paléanthropologie*. pp. 343–361.
- Bocherens *et al.*, 2011
Bocherens, H., Drucker, D., Bonjean, D., Bridault, A., Conard, N.J., Cupillard, C., Germonpré, M., Höneisen, M., Münzel, S., Napierala, H., Patou-Mathis, M., Stephan, E., Uerpmann & Ziegler, R., 2011. Isotopic evidence for dietary ecology of cave lion (*Panthera spelaea*) in North-Western Europe: Prey choice, competition and implications for extinction. *Quaternary International*, 245, pp.249–261.
- Bogiatto *et al.*, 2006
Bogiatto, R.J., Broughton, J.M., Cannon, V.I., Dalton, K. & Arnold, S., 2006. Fish remains dominate barn owl pellets in northwestern Nevada. *Western North American Naturalist*, 66(3), pp.395–396.

- Bon, 2011
- Bon, C., 2011. *Contribution de la Paléogénétique et de la Paléogénomique à l'étude des sites archéologiques*. Université Paris-Sud 11.
- Bond *et al.*, 1993
- Bond, G., Broecker, W., Johnsen, S., McManus, J., Labeyrie, L., Jouzel, J. & Bonani, G., 1993. Correlations between climate records from North Atlantic sediments and Greenland ice. *Nature*, 365(143-147).
- Bookstein, 1991
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric tools for landmarks data: geometry and biology*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Borvon, 2012
- Borvon, A., 2012. *Acquisition des ressources animales, alimentation carnée et distinction sociale en Anjou de la fin du Xe au début du XIIIe siècle. Etude archéozoologique du site de Montsoreau (Maine-et-Loire)*. Université de Paris 1 Panthéon-Sorbonne.
- Bosselin & Djindjan, 1988
- Bosselin, B. & Djindjan, F., 1988. Un essai de structuration du Magdalénien français à partir de l'outillage lithique. *Bulletin de la Société Préhistorique Française.*, 85, pp.304–327.
- Bosselin, 2000
- Bosselin, B., 2000. Le Badegoulien en Europe sud-occidentale: faciès régionaux, paléoenvironnement et filiations. In *Paleolítico de Península ibérica*. Portugal: 3è Congresso de Arqueologia Peninsular. Porto ADECAP 2000, pp. 363–403.
- Bouchardy, 1986
- Bouchardy, C., 1986. *La loutre d'Europe*, Paris: Sang de la Terre.
- Boucherat, 2009
- Boucherat, T., 2009. *Fils et cordes d'origines végétales. Approches technologiques et outillages au Paléolithique supérieur et Mésolithique*,
- Bozet & Miskovsky, 2010
- Bozet, E. & Miskovsky, J.-C., 2010. Nouvelles données sur l'évolution paléoclimatique de l'époque magdalénienne, d'après l'étude lithostratigraphique de l'époque magdalénienne, d'après l'étude lithostratigraphique du Roc-aux-Sorciers (Angles-sur-l'Anglin, Vienne, France). *Comptes Rendus Palevol*, 9, pp.127–140.
- Bradley, 1999
- Bradley, R.S., 1999. *Paleoclimatology. Reconstructing climates of the Quaternary*, San Diego: Academic Press.
- Breuil, 1912
- Breuil, H., 1912. Les subdivisions du Paléolithique supérieur et leur signification. In *Congrès International d'Anthropologie et d'Archéologie Préhistoriques de Genève, 14ème session*. pp. 165–238.
- Brown & Heron, 2005
- Brown, L.D. & Heron, C., 2005. Presence or absence: a preliminary study into the detection of fish oils in ceramic. In J. Mulville & A. K. Outram, eds. *The zooarchaeology of fats, oils, milk and dairying*. Oxford books, pp. 67–76.

- Broyer, 1996
Broyer, J., 1996. Régime alimentaire du Grand Cormoran (*Phalacrocorax carbo sinensis*) dans les régions françaises de pisciculture extensive en étangs. *Nos Oiseaux*, 43, pp.397–406.
- Brugal *et al.*, 1994
Brugal, J.-P., David, F. & Farizy, C., 1994. Quantification d'un assemblage osseux: paramètres et tableaux. *Artefacts*, 9, pp.143–153.
- Brugal & Fosse, 2004
Brugal, J.-P. & Fosse, P., 2004. Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. *Revue de Paléobiologie*, 23(2), pp.575–595.
- Bruslé, 1989
Bruslé, J., 1989. Les migrations en cours du cycle biologique des anguilles de l'aire de ponte marine à la colonisation des milieux continentaux (Leptocéphales, Civelles, Anguilles jaunes). *Océanis*, 15(2), pp.181–185.
- Bruslé & Quignard, 2001
Bruslé, J. & Quignard, J.-P., 2001. *Biologie des poissons d'eau douce européens*, Paris: Collection aquaculture-pisciculture, Editions Tec and Doc.
- Buisson, 2010
Buisson, B., 2010. *Contribution à l'évaluation du potentiel d'exploitation de la ressource en eau en Poitou-Charentes: Phase 3 - Bassin de la Vienne, Bassin de la Loire, Bassin de la Dordogne, Nappes profondes*, Direction régionale de l'environnement de l'aménagement et du logement de Poitou-Charentes & Services géologique régional du Poitou-Charentes.
- Buisson-Catil & Primault, 2010
Buisson-Catil, J. & Primault, J., 2010. *Préhistoire entre Vienne et Charente, Hommes et sociétés du Paléolithique*, Association des Publications Chauvinoises, Mémoire 38.
- Burdak, 1986
Burdak, V.D., 1986. Morphologie fonctionnelle du tégument écailleux des poissons. *Cybium*, 10(3), p.147.
- Butler, 1993
Butler, V.L., 1993. Natural versus cultural salmonid remains: origin of the Dallas Roadcut bones, Columbia river. *Journal of Archaeological Science*, 20, pp.1–24.
- Butler & Chatters, 1994
Butler, V. & Chatters, J.C., 1994. the role of bone density in structuring prehistoric salmon bone assemblages. *Journal of Archaeological Science*, 21, pp. 413-424.
- Butler & Schroeder, 1998
Butler, V.L. & Schroeder, R.A., 1998. Do digestive processes leave diagnostic traces on fish bones? *Journal of Archaeological Science*, 25, pp.957–971.
- Camby, 1990
Camby, A., 1990. *Le vison d'Europe (Mustela lutreola, L. 1791)*, Encyclopédie des carnivores de Frances, Société française pour l'étude et la protection des mammifères.

- Campmas & Beauval, 2008
Campmas, É. & Beauval, C., 2008. Consommation osseuse de carnivores: résultat de l'étude de l'exploitation de carcasses de boeuf (*Bos taurus*) par des loups captifs. *Annales de Paléontologie*, 94(3), pp.167–186.
- Capitan & Bouyssonie, 1924
Capitan, L. & Bouyssonie, J., 1924. *Limeuil, son gisement à gravures sur pierres de l'âge du renne*, Paris: Librairie Emile Nourry.
- Captian & Peyrony, 1928
Capitan, L. & Peyrony, D., 1928. *La Madeleine: son gisement, son industrie, ses oeuvres d'art*, Paris: Librairie Emile Nourry.
- Castanet *et al.*, 1991
Castanet, J., Meunier, F.-J. & Francillon-Vieillot, H., 1991. Squelettochronologie à partir des os et des dents chez les vertébrés. In J. L. Baglinière *et al.*, eds. *Tissus durs et âges individuel des vertébrés*. Bondy: Colloque national Bondy, ORSTOM, INRA, pp. 199–210.
- Casteel, 1972
Casteel, R.W., 1972. Some archaeological uses of fish remains. *American Antiquity*, 37(3), pp.404–419.
- Casteel, 1978
Casteel, R.W., 1978. Faunal assemblages and the “Weigemethode” or weight method. *Journal of Field Archaeology*, 5(1), pp.71–77.
- Célérier, 1982
Célérier, G., 1982. Structure de combustion complexe dans un niveau azilien de “Pont d’Ambon”, à Bourdeilles (Dordogne). In J. Combiér, ed. *Les habitats du Paléolithique supérieur: Actes du colloque international en hommage au professeur André Leroi-Gourhan, Roanne-Villereest*. Paris: Colloques internationaux du CNRS., pp. 22–24.
- Chaline, 1974
Chaline, J., 1974. *Les proies des rapaces. Petits mammifères et leur environnement*, Paris: Doin éditeurs.
- Changeux, 1995
Changeux, T., 1995. Structure du peuplement piscicole à l'échelle d'un grand bassin européen: organisation longitudinale, influence de la pente et tendances régionales. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 337/338, pp.63–74.
- Changeux *et al.*, 2011
Changeux, T., Le Louarn, H. & Persat, H., 2011. Le chevaine. In P. Keith *et al.*, eds. *Les poissons d'eau douce de France*. Paris: Biotope, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Inventaires et Biodiversité, pp. 327–329.
- Chenorkian, 1996
Chenorkian, R., 1996. *Pratique archéologique statistique et graphique*, Paris: Errance et Adam.
- Citerne, 2003
Citerne, P., 2003. *Les poissons dans l'art paléolithique: un thème figuratif au coeur de l'iconographie magdalénienne*. Université de Toulouse-le Mirail.

- Citerne & Chanet, 2005
Citerne, P. & Chanet, B., 2005. Les représentations de poissons plats [Teleostei: Pleuronectiformes] dans l'art paléolithique européen. *Munibe (Antropologie-Arkeologia)*, 57, pp.65–77.
- Clavel, 2001
Clavel, B., 2001. L'animal dans l'alimentation médiéval et moderne en France du Nord. *Revue Archéologique de Picardie*, 19, p.203.
- Clemente-Conte, 2005
Clemente-Conte, I., 2005. *Instrumentos de trabajo líticos de la Yámanas (Canoeros-nómadas de la Tierra del Fuego): una perspectiva desde el análisis funcional*. Universitat autònoma de Barcelona.
- Cleyet-Merle, 1984/85
Cleyet-Merle, J.-J., 1984/85. A propos de la pêche au Paléolithique supérieur en France: apport des représentations réalistes de poissons dans l'art mobilier, premiers résultats. *Antiquités Nationales*, 16/17, pp.49–58.
- Cleyet-Merle, 1990
Cleyet-Merle, J.-J., 1990. *La préhistoire de la pêche*, Paris: Errance.
- Cochard, 2008
Cochard, D., 2008. Discussion sur la variabilité intraréfèrentiel d'accumulations osseuses de petits prédateurs. *Annales de Paléontologie*, 94, pp.89–101.
- Cordain et al., 2000
Cordain, L., Miller, J.B., Eaton, S.B., Mann, N., Holt, S.H & Speth, J.D., 2000. Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in world-wide hunter-gatherer diets. *American Journal of Clinical Nutrition*, 71, pp.682–692.
- Costedoat & Chappaz, 2011
Costedoat, C. & Chappaz, R., 2011. La vandoise rostrée. In P. Keith et al., eds. *Les poissons d'eau douce de France*. Paris: Biotope, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Inventaires et Biodiversité, pp. 336–337.
- Coutureau, 1954
Coutureau, M., 1954. *L'ours brun*, Grenoble.
- Coutureau & Clavel, 2005
Coutureau, M. & Clavel, B., 2005. *Perche (Perca fluviatilis)*, @Archeozoo.org.
- Cramp & Brooks, 1983
Cramp, S. & Brooks, D.J., 1983. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western palearctic, vol.2 : Hawks to bustards*, Oxford University Press.
- Cramp & Brooks, 1985
Cramp, S. & Brooks, D.J., 1985. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western palearctic, vol.4: terns to woodpeckers*, Oxford University Press.
- Cravinho & Desse-Berset, 2005
Cravinho, S. & Desse-Berset, N., 2005. Les poissons du Bois-Ragot (Goux, Vienne). In A. Chollet & V. Dujardin, eds. *La grotte du Bois-Ragot à Goux (Vienne): Magdalénien et Azilien: essais sur les hommes et leurs environnements*. Paris: Société préhistorique française, pp. 355–371.

- Cravinho, 2009
Cravinho, S., 2009. *Les poissons d'eau douce à la fin du Paléolithique supérieur en France. Réexamen et étude complémentaire du site de Pont d'Ambon (Bourdeilles, Dordogne)*. Université Aix-Marseille 1 - Université de Provence.
- Crégut-Bonnoure, 1995
Crégut-Bonnoure, 1995. La faune de grands mammifères en Provence de la fin du Pléistocène supérieur à l'Holocène. *Forêt méditerranéenne*, 16(3), pp.233–238.
- Crisp, 1996
Crisp, D.T., 1996. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia*, 323, pp.201–221.
- Daniel, 1952
Daniel, R., 1952. Le Proto-Magdalénien. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 49, pp.274–278.
- Dansgaard *et al.*, 1993
Dansgaard, W., Johnsen, S.T., Clausen, H.B., Dahi-Jensen, D., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Hvidberg, C.S., Steffensen J.P., Sveinbjörnsdottir, A.E., Jouzel, J. & Bond, G., 1993. Evidence for a general instability of past climate from 250- kyr ice-core record. *Nature*, 364, pp.218–220.
- Darimont & Paquet, 2000
Darimont, C.T. & Paquet, P.C., 2000. *The gray Wolves (Canis lupus) of British Columbia's Coastal Rainforests*, Victoria: Prepared for the Raincoast Conservation Society.
- Darimont *et al.*, 2003
Darimont, C.T., Reimchen, T.E. & Paquet, P.C., 2003. Foraging behaviour by gray wolves on salmon streams in coastal British Columbia. *Journal of Zoology*, 81(81), pp.349–353.
- David, 2003
David, N., 2003. *Document d'objectifs du site "Vallée de la Gartempe et ses affluents,"* Direction régionale de l'environnement limousin. Conservation régional des espaces naturel du Limousin.
- De Cupere *et al.*, 2009
De Cupere, B., Thys, S., Van Neer, W., Ervynck, A., Corremans, M. & Waelkens, M., 2009. Eagle owl (*Bubo bubo*) pellets from roman Sagalassos (SW Turkey): Distinguishing the prey remains from nest and roost sites. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19, pp.1–22.
- Delage, 2011
Delage, C., 2011. *Le site préhistorique de la Piscine (Montmorillon, Vienne), vol.1 : Historique des recherches (1966-1982)*, Musée de Montmorillon.
- Delage, 2012
Delage, C., 2012. Montmorillon: le site préhistorique de la Piscine. *Le Picton*, 212, pp.1–5.
- Delpech, 1968
Delpech, F., 1968. Faunes du Magdalénien VI et de l'Azilien du gisement de Duruthy, commune de Sorde-l'Abbaye (Landes). *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux (B)*, 105, pp.3–25.

- De Marchi, 2003
De Marchi, M.-P., 2003. Contribution des carnivores à la connaissance des paléoenvironnements quaternaires: application à la communauté carnivore de la Caverna délie Fate (Ligurie occidentale, Italie). *Quaternaire*, 14(3), pp.155–161.
- De Mortillet, 1872
De Mortillet, G., 1872. Classement des diverses périodes de l'âge de la pierre. In *Congrès International d'Anthropologie et d'Archéologie Préhistoriques de Genève, 8ème session*. Bruxelles, pp. 432–444.
- Denys, 1985
Denys, C., 1985. Paleoenvironmental and paleobiogeography significance of the fossil rodent assemblages of Laetoli (Pliocene, Tanzanie). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 52, pp.77–97.
- Denys et al., 1995
Denys, C., Fernández-Jalvo, Y. & Dauphin, Y., 1995. Experimental taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammal bones in the laboratory. *Comptes Rendus Académie des sciences*, 321(3), pp.803–809.
- Denys et al., 2013
Denys, G.P.J., Dettai, A., Persat, H., Doadrio, I., Cruaud, C. & Keith, P., 2013. Status of the Catalan chub *Squalius laietanus* (Actinopterygii, Cyprinidae) in France: input from morphological and molecular data. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 408(4), pp.1–13.
- Deschamps, 2008
Deschamps, M.H., 2008. *Etude histomorphométrique du squelette axial de la truite arc-en-ciel d'élevage*. Université Pierre et Marie Curie.
- Desse, 1976
Desse, G., 1976. Les vertèbres des Salmonidés. Actes du 2è Congrès Européen d'Ichtyologie, 8 au 15 septembre 1976. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 40(3-4), pp.1–557.
- Desse & Desse, 1976
Desse, G. & Desse, J., 1976. Diagnostic des pièces rachidiennes des Téléostéens et des Chondrichthyens. *Expansion Scientifique*, 3, pp.1–108.
- Desse & Granier., 1976
Desse, G. & Granier, J., 1976. Les poissons. *La Préhistoire Française*, 1(2), pp.437–443.
- Desse, 1984
Desse, G., 1984. Nouvelles contributions à la diagnose des pièces rachidiennes des poissons, in : Desse-Berset, N. (Ed.), 2ème rencontre d'archéo-ichtyologie, Table ronde Sophia-Antipolis-Valbonne, Edition du CNRS, pp. 25-40.
- Desse et al., 1989
Desse, J., Desse-Berset, N. & Rocheteau, M., 1989. Les profils rachidiens globaux. Reconstitution de la taille des poissons et appréciation du nombre minimal d'individus à partir des pièces rachidiennes. *Revue de Paléobiologie*, 8, pp.89–94.
- Desse et al., 1990
Desse, J., Desse-Berset, N. & Rocheteau, M., 1990. *L'ostéométrie de la lote d'eau douce Lota lota (Linné, 1758)*, APDCA, Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, Juan-les-Pins.

- Desse-Berset, 2010
Desse-Berset, N., 2010. L'ichtyofaune: les pêcheurs mésolithiques de Beg-an-Dorchenn. In C. Dupont *et al.*, eds. *Beg-an-Dorchenn (Plomeur, Finistère): une fenêtre sur l'exploitation du littoral par les peuples mésolithiques du VI^e millénaire dans l'Ouest de la France*. Bulletin de la Société Préhistorique Française, pp. 227–290.
- Diedrich, 2012
Diedrich, C.G., 2012. An Ice Age spotted hyena *Crocota crocuta spelaea* (Goldfuss 1823) population, their excrements and prey from the Late Pleistocene hyena den of the Sloup Cave in the Moravian Karst, Czech Republic. *Historical Biology*, 24(2), pp.161–185.
- Dirksen *et al.*, 1995
Dirksen, S., Boudewijn, T.J., Noordhuis, R. & Marteijn, E.C.L., 1995. Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in shallow eutrophic freshwater lakes: prey choice and fish consumption in the non-breeding period and effects of large-sacle fish removal. *Ardea*, 83(1), pp.167–184.
- Doadrio *et al.*, 2007
Doadrio, I., Kottelat, M. & De Sostoa, A., 2007. *Squalius laietanus*, a new species of cyprinid fish from north eastern Spain and southern France (Teleostei : Cyprinidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 18, pp.247-256.
- Dodson & Wexlar, 1979
Dodson, P. & Wexlar, D., 1979. Taphonomic investigation of owl pellets. *Paleobiology*, 5, pp.275–284.
- Dombrovski, 2010
Dombrovski, V., 2010. The diet of the greater spotted eagle (*Aquila clanga*) in Belorussian Polesie. *Slovak Raptor Journal*, 4, pp.23–36.
- Drucker *et al.*, 2005
Drucker, D.G., Henry-Gambier, D. & Lenoir, M., 2005. Alimentation humaine au cours du Magdalénien en Gironde d'après les teneurs en isotopes stables (13C, 15N) du collagène. *Paleo*, 17, pp.52–72.
- Ducasse & Langlais, 2005
Ducasse, S. & Langlais, M., 2005. Badegoulien versus Magdalénien inférieur: comparaison des systèmes de production lithique, l'exemple quercinois au sein du Sud-Ouest européen. In M. Jarry, ed. *Cultures et environnements paléolithiques: mobilité et gestion des territoires des chasseurs-cueilleurs en Quercy*.
- Duché, 1986
Duché, G., 1986. Première approche de la faune ichtyologique du niveau 2B du Bois-des-Brousses. Aniane, Hérault. *Etudes quaternaires languedociennes*, 5, pp.13–20.
- Dufour, 1994
Dufour, S., 1994. Neuroendocrinologie de la reproduction de l'anguille: de la recherche fondamentale aux problèmes appliqués. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335, pp.187–211.
- Dupérat, 2005
Dupérat, M., 2005. *Le loup*, Paris: Artémis.

- Durif, 2003
Durif, C., 2003. *La migration d'avalaison de l'anguille européenne Anguilla anguilla: caractérisation des fractions dévalantes, phénomène de migration et franchissement d'obstacles*. Université Toulouse III.
- Efremov, 1940
Efremov, I.A., 1940. Taphonomy: a new branch of Paleontology. *Pan-American Geologist*, 74, pp.81–93.
- Efremov, 1950
Efremov, I.A., 1950. Taphonomie et annales géologiques. In S. Ketechian & J. Roger, eds. *Annales du centre d'étude et de documentation paléontologique*. pp. 1–177.
- Elie et al., 1982
Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I. & Charlon, N., 1982. Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. (poisson téléostéen anguilliforme). *Vie et Milieu*, 32(3), pp.149–157.
- Elie & Rochard, 1994
Elie, P. & Rochard, E., 1994. Migration des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla* L.) dans les estuaires, modalités du phénomène et caractéristiques des individus. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 335, pp.81–98.
- Elliott, 1994
Elliott, J.M., 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*, Oxford: Oxford University Press.
- Elliot et al., 2002
Elliot, M., Labeyrie, L. & Duplessy, J., 2002. Changes in North Atlantic deep-water formation associated with the Dansgaard-Oeschger temperature oscillations (60–10 ka). *Quaternary Science Reviews*, 21, pp.1153–1165.
- Endacott, 2001
Endacott, N., 2001. Modification and destruction of Chinook salmon skeletal elements by North American brown bears : results of controlled feeding. *66th Society for American Archaeology Conference, New Orleans*.
- Engström, 1997
Engström, H., 1997. Do Cormorants deplete fish numbers close to their breeding colonies? *Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina*, 26(1), pp.343–345.
- Erlandson & Moss, 2001
Erlandson, J.M. & Moss, M.L., 2001. Shellfish feeders, carrion eaters and the archaeology of aquatic adaptations. *American Antiquity*, 66(33), pp.413–432.
- Erlinge, 1968
Erlinge, S., 1968. Food studies on captive otter *Lutra lutra* L. *Oikos*, 19, pp.259–270.
- Eschmeyer, 2014
Eschmeyer, W., 2014. Catalogue of Fishes.
<http://research.calacademy.org/redirect?url=http://researcharchive.calacademy.org/research/Icthyology/catalog/fishcatmain.asp>.

- Euzenat & Fournel, 1976
Euzenat, G. & Fournel, F., 1976. *Recherches sur la truite commune (Salmo trutta L.) dans une rivière de Bretagne, le Scorff*. Faculté des sciences, Université de Rennes.
- Euzenat *et al.*, 1991
Euzenat, G., Fournel, F., Richard, A. & Fagard, J.L., 1991. La truite de mer (*Salmo trutta* L.) en Normandie/Picardie. In J.-L. Baglinière & G. Maisse, eds. *La truite: biologie et écologie*. Paris: INRA Edition, pp. 183–213.
- Fernández-Jalvo & Marín-Monfort, 2008
Fernández-Jalvo, Y. & Marín-Monfort, M.D., 2008. Experimental taphonomy in museums: preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. *Geobios*, 41, pp.157-181.
- Feunteun *et al.*, 2011
Feunteun, E., Elie, P., Lambert, P. & Rigaud, C., 2011. L'anguille européenne. In P. Keith *et al.*, eds. *Les poissons d'eau douce de France*. Paris: Biotope, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Inventaires et Biodiversité, pp. 260–263.
- Feunteun, 2012
Feunteun, E., 2012. *Le rêve de l'anguille: une sentinelle en danger: petite encyclopédie sur un poisson extraordinaire*, Paris: Buchet-Chastel, Ecologie (Paris 2004).
- Fourvel, 2012
Fourvel, J., 2012. *Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leurs assemblages osseux*. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II.
- François, 1966
François, Y., 1966. Structure et développement de la vertèbre de *Salmo* et des Téléostéens. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 107, pp.283–328.
- Freyhof, 2011
Freyhof, J., 2011. *Thymallus thymallus*, IUCN Red List of Threatened Species.
<http://iucnredlist.org/apps/redlist/details/21875/0>.
- García-Díaz & Clemente-Conte, 2011
García-Díaz, V. & Clemente-Conte, I., 2011. La investigación experimental aplicada en la arqueología. *Departamento de Prehistoria y Arqueología*, 107, pp.283–328.
- Gaudin *et al.*, 1995
Gaudin, P., Heland, M. & Vignes, J.C., 1995. Stratégies d'utilisation de l'habitat par les alevins post-émurgents de truite commune (*Salmo trutta*) et de saumon atlantique (*Salmo salar*). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 337/338, pp.199–205.
- Gaudin, 2001
Gaudin, P., 2001. *Utilisation de l'habitat par les poissons d'eau courante*. Université Claude Bernard Lyon I.
- Gaussein, 2012
Gaussein, P., 2012. *Art gravé sur supports mobiliers lithiques dans la Vienne magdalénienne: analyses stylistique, technologique et tracéologique: la figure du cheval*. Mémoire de maîtrise, Muséum national d'Histoire naturelle.

- Gay & Griggo, 2013
- Gay, I. & Griggo, C., 2013. Archéozoologie et cémento-chronologie. In A. Astier *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2012-2014*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 166–184.
- Gerdeaux, 2011
- Gerdeaux, D., 2011. Les corégones. In P. Keith *et al.*, eds. *Les poissons d'eau douce de France*. Paris: Biotope, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Inventaires et Biodiversité, pp. 416–418.
- Géroudet, 1978
- Géroudet, P., 1978. *Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe*, Neuchâtel: Les beautés de la Nature. Delachaux et Niestlé.
- Géroudet, 1984
- Géroudet, P., 1984. *Les rapaces diurnes et nocturnes*, Neuchâtel: Delachaux et Niestlé.
- Giltay, 1931
- Giltay, L., 1931. Note sur la présence, en Belgique, de *Silurus glanis* L., durant le Quaternaire. *Bulletin du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique*, 7(21), pp.1–7.
- Gower, 1975
- Gower, J.C., 1975. Generalized procrustes analysis. *Psychometrika*, 40(1), pp.33–51.
- Gradstein & Ogg, 2012
- Gradstein, F.M. & Ogg, J.G., 2012. *The Geologic Time Scale*, Elsevier.
- Graesch, 2007
- Graesch, A.P., 2007. Modeling ground slate knife production and implications for the study of household labor contributions to salmon fishing on the Pacific Northwest coast. *Journal of Anthropological Archaeology*, 26, pp.256–606.
- Gramsch *et al.*, 2013
- Gramsch, B., Beran, J., Hanik, S. & Sommer, R.S., 2013. A Palaeolithic fishhook made of ivory and the earliest fishhook tradition in Europe. *Journal of Archaeological Science*, 40(5), pp.2458–2463.
- Grayson, 1984
- Grayson, D.K., 1984. *Quantitative Zooarchaeology*, Orlando: Academic Press Inc.
- Griggo, 1996
- Griggo, C., 1996. Etablissement de courbes climatiques quantifiées à partir des communautés animales pléistocènes suivi d'une application aux gisements de l'abri Suard (Charente) et la grotte du Bois-Ragot (Vienne). *Paléo*, 8, pp.81–97.
- Griggo, 2006
- Griggo, C., 2006. La macrofaune: rapport d'étude 2006. In *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport intermédiaire de la fouille pluri-annuelle 2006-2008*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 27–29.

- Griggo, 2011
- Griggo, C., 2011. Archéozoologie des grands mammifères. In *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 105–116.
- Grimardias & Cattaneo, 2011
- Grimardias, D. & Cattaneo, F., 2011. *Approche de la dynamique des populations d'ombre commun (Thymallus thymallus) sur l'Orbe en Vallée de Joux (VD), Jussy*.
- Gueguen & Prouzet, 1994
- Gueguen, J. & Prouzet, P., 1994. *Le saumon atlantique: biologie et gestion de la ressource*, Edition de l'IFREMER.
- Gunz & Mitteroecker, 2013
- Gunz, P. & Mitteroecker, P., 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(1), pp.103–109.
- Hammer, 2011
- Hammer, Ø., 2011. *Paleontological Statistics Reference*, University of Oslo, Natural History Museum.
- Hardy & Moncel, 2011
- Hardy, B.L. & Moncel, M.-H., 2011. Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago. *PloS one*, 6(8).
- Harper, 1999
- Harper, D.A.T., 1999. *Numerical Palaeobiology: computer -based modelling and analysis of fossils and their distributions*, International Economic Association Series, Wiley-Blackwell.
- Haugen, 2000
- Haugen, T.O., 2000. Growth and survival effects on maturation pattern in populations of grayling with recent common ancestors. *Oikos*, 90, pp.107–118.
- Haury et al., 1991
- Haury, J., Ombredane, D. & Baglinière, J.-L., 1991. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en cours d'eau. In J.-L. Baglinière & G. Maisse, eds. *La truite: biologie et écologie*. Paris: INRA Ed, pp. 47–96.
- Heland & Dumas, 1994
- Heland, M. & Dumas, J., 1994. Ecologie et comportement des juvéniles. In J. Gueguen & P. Prouzet, eds. *Le saumon atlantique. Biologie et gestion de la ressource*. Edition de l'IFREMER, pp. 29–46.
- Hellawell, 1969
- Hellawell, J.M., 1969. Age determination and growth of the grayling *Thymallus thymallus* (L.) of the river Lugg, Herefordshire. *Journal of Fish Biology*, 1, pp.373–382.
- Henaut & Jolicoeur, 2003
- Henaut, M. & Jolicoeur, H., 2003. *Les loups au Québec, meutes et mystères*, Quebec: Société de la faune et des parcs du Québec. Direction de l'aménagement de la faune des laurentides. Direction du développement de la faune.

- Henkel *et al.*, 2012
Henkel, C.V., Burgerhout, E., L. de Wijze, D., Dirks, R.P., Minegishi, Y., Jansen, H.J., Spaink, H.P., Dufour, S., Weltzien, F.A., Tsukamoto, K. & Van Den Thillart, E.E.J.M., 2012. Primitive duplicate hox clusters in the european Eel's genome. *PloS one*, 7(2), p.e32231.
- Henry-Gambier & Schmitt, 2005
Henry-Gambier, D. & Schmitt, A., 2005. Les restes humains du Paléolithique supérieur: étude anthropologique. In J. Primault *et al.*, eds. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Document final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2003-2005*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 85–86.
- Henry-Gambier, 2007
Henry-Gambier, D., 2007. Vestige humain récolté en contexte paléolithique. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2006-2008*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, p. 57.
- Henry-Gambier, 2009
Henry-Gambier, D., 2009. Une dent humaine en EG-III. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, p. 136.
- Henry-Gambier, 2010
Henry-Gambier, D., 2010. Une dent humaine en EG-III. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, p. 94.
- Henry-Gambier & Schmitt, 2013
Henry-Gambier, D. & Schmitt, A., 2003. Grotte du Taillis des Coteaux (Vienne): les vestiges humains. In J. Primault *et al.*, eds. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Fouille programmée pluri-annuelle 2003-2005*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 36–39.
- Hiraldo *et al.*, 1975
Hiraldo, F., Andrada, J. & Parreño, F.F., 1975. Diet of the eagle owl (*Bubo bubo*) in Mediterranean Spain. *Doñana, Acta vertebrata*, 2(2), pp.161–177.
- Hoar, 1988
Hoar, W.S., 1988. The physiology of smolting salmonids. In W. S. Hoar & D. J. Randall, eds. *Fish Physiology (XI)*. Vancouver, Canada: University of British Columbia, pp. 275–343.
- Houmard, 2011
Houmard, C., 2011. L'industrie en matière dure animale du Magdalénien inférieur. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 45–60.

- Huet, 1949
Huet, M., 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Revue Suisse d'Hydrobiologie*, 11, pp.332–351.
- Huet, 1954
Huet, M., 1954. Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 175, pp.41–53.
- Hynes, 1970
Hynes, H.B.N., 1970. *The ecology of running waters*, Liverpool: Liverpool university press.
- Illies & Botosaneanu, 1963
Illies, J. & Botosaneanu, L., 1963. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitteilungen des Internationalen vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 12, pp.1–57.
- Jalut *et al.*, 1992
Jalut, G., Monserrat Marti, J., Fontugne, M., Delibrias, G., Vilaplana, J.M. & Julia, R., 1992. Glacial to interglacial vegetation changes in the northern and southern Pyrenees: deglaciation, vegetation cover and chronology. *Quaternary Science Reviews*, 11, pp.449–480.
- Jeannet, 2008
Jeannet, M., 2008. La microfaune: compte-rendu 2008. In J. Airvaux *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2006-2008*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, pp. 98–101.
- Jeannet, 2009
Jeannet, M., 2009. La microfaune: répartition et environnement. In J. Primault *et al.*, eds. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 104–126.
- Jeannet & Vital, 2009
Jeannet, M. & Vital, J., 2009. La grotte de la Chauve-Souris à Donzère (Drôme, France). L'environnement Holocène par la méthode quantitative appliquée aux microvertébrés. Essai de définition et application. *Revue de Paléobiologie*, 28(1), pp.139–173.
- Jeannet, 2010
Jeannet, M., 2010. L'écologie quantifiée. Essai de description de l'environnement continental à l'aide des microvertébrés. *Préhistoires méditerranéennes*, 1, pp.1–26.
- Jeannet, 2011
Jeannet, M., 2011. Antigny (Vienne). La grotte du Taillis des Coteaux. Taphonomie et Paléoenvironnement selon les microvertébrés. In *Bilan scientifique*. Poitou-Charentes: Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 304–313.
- Jones, 1984
Jones, A.K.G., 1984. Some effects of the mammalian digestive system on fish bones. In N. Desse-Berset, ed. *2nd Fish Osteoarchaeology Meeting*. Paris: CNRS, pp. 61–67.

- Jones, 1986
Jones, A.K.G., 1986. Fish bone survival in the digestive system of the pig, dog and man: some experiments. In D. C. Brinkuizan & A. T. Clason, eds. *Fish and Archaeology. Studies on osteometry, taphonomy, seasonality and fishing methods*. Oxford: BAR International Series 294. Archaeopress, pp. 53–61.
- Jost & Jost, 2005
Jost, J.P. & Jost, Y.C., 2005. *Le renard: aspect, comportement, urbanisation*, Cabédita.
- Jude, 1960
Jude, P.E., 1960. *La grotte de Rochereil, station magdalénienne et azilienne* M. et Cie, ed., Corbeil.
- Julien, 1982
Julien, M., 1982. *Les harpons magdaléniens*, Paris: XVIIIe supplément Gallia-Préhistoire, CNRS.
- Jürgen, 1995
Jürgen, N., 1995. *Rapaces diurnes et nocturnes*, Paris: Nathan.
- Kacem et al., 1998
Kacem, A., Meunier, F.-J. & Baglinière, J.L., 1998. Quantitative study of morphological and histological changes in the skeleton of *Salmo salar* L. (Teleostei: Salmonidae) during its anadromous migration. Preliminary results. *Journal of Fish Biology*, 53, pp.1096–1109.
- Kacem, 2000
Kacem, A., 2000. *Transformations morphologiques et histologiques du squelette du saumon atlantique (Salmo salar L.) au cours de son cycle vital*. Muséum national d'Histoire naturelle.
- Kacem et al., 2004
Kacem, A., Meunier, F.J., Aubon, J. & Haffray, P., 2004. Caractéristique histo-morphologique des malformations du squelette vertébral chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) après différents traitements de triploïdisation. *Cybium*, 28(1), pp.12–23.
- Keith & Allardi, 1997
Keith, P. & Allardi, J., 1997. Bilan des introductions de poissons d'eau douce en France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 344/345, pp.181–191.
- Keith, 1998
Keith, P., 1998. *Evolution des peuplements ichtyologiques de France et stratégies de conservation*. Université de Rennes I.
- Keith & Allardi, 2001
Keith, P. & Allardi, J., 2001. *Atlas des poissons d'eau douce de France*, Paris: Muséum national d'Histoire naturelle. Institut d'écologie et de gestion de la biodiversité. Service du patrimoine naturel.
- Keith et al., 2011
Keith, P., Persat, H., Feunteun, E. & Allardi, J., 2011. *Les poissons d'eau douce de France*, Paris: Biotope, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Inventaires et Biodiversité.
- Keränen & Savikko, 2009
Keränen, P. & Savikko, A., 2009. Harjuksen kasvu ja sukukypsyys Pohjois-Suomessa [The growth and maturity of grayling in Northern Finland, in Finnish]. *Suomen Kalastuslehti*, 3, pp.20–23.

- Kettle *et al.*, 2008
Kettle, A.J., Heinrich, D., Barrett, J.H., Benecke, N. & Locker, A., 2008. Past distributions of the European freshwater eel from archaeological and palaeontological evidence. *Quaternary Science Reviews*, 27(13-14), pp.1309–1334.
- Kettle & Morales- Muñiz, 2011
Kettle, A.J. & Morales-Muñiz, A., 2011. Refugia of marine fish in the northeast Atlantic during the last glacial maximum: concordant assessment from archaeozoology and palaeotemperature reconstructions. *Climat of the past*, 7, pp.181–201.
- Klemetsen *et al.*, 2003
Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F. & Mortensen, E., 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L. brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, 12, pp.1–59.
- Kortan *et al.*, 2010
Kortan, D., Adámek, Z. & Vrána, P., 2010. Otter, *Lutra lutra*, feeding pattern in the Kamenice river (Czech Republic) with newly established atlantic salmon, *Salmo salar*, population. *Folia Zoologica*. 59(3), pp. 223-230.
- Kottelat & Freyhof, 2007
Kottelat, M. & Freyhof, J., 2007. *Handbook of European freshwater fishes*, Berlin.
- Kozłowski, 1984
Kozłowski, J.K., 1984. Sur la contemporanéité des différents faciès du Magdalénien. *Jahrbuch des Bernischen Historischen Museums*, 63-64, pp.211–216.
- Kraiem & Pattee, 1980
Kraiem, M. & Pattee, E., 1980. La tolérance à la température et au déficit en oxygène chez le barbeau (*Barbus barbus* L.) et d'autres espèces provenant des zones piscicoles voisines. *Archiv für Hydrobiologie*, 88(2), pp.250–261.
- Kruse, 1959
Kruse, T.E., 1959. Grayling of Grebe lake, Yellowstone national park, Wyoming. *Fishery of the Fish and Wildlife Service*, 149(59), pp.1–49.
- Kuhn & Jacques, 2011
Kuhn, R. & Jacques, H., 2011. *La loutre d'Europe Lutra lutra (Linnaeus, 1758)*, Bourges: Encyclopédie des carnivores de Frances 8, Société française pour l'étude et la protection des mammifères.
- Kurten, 1976
Kurten, B., 1976. *The cave bear story - life and death of vanished animal*, New York: Colombia University Press.
- Kushnirov & Degani, 1995
Kushnirov, D. & Degani, G., 1995. Sexual dimorphism in yellow European eels, *Anguilla anguilla* (L.). *Aquaculture Research*, 26, pp.409–414.
- Labeyrie, 2006
Labeyrie, L., 2006. Paléoclimats et mécanismes climatiques. *Comptes Rendus Palevol*, 5, pp.27–34.

- Langlais, 2007
Langlais, M., 2007. *Dynamiques culturelles des sociétés magdaléniennes dans leurs cadres environnementaux. Enquête sur 7000 ans d'évolution de leurs industries lithiques entre Rhône et Ebre*. Université Toulouse-le Mirail et Universitat de Barcelona.
- Langlais et al., 2010
Langlais, M., Petillon, J.M., Ducasse, S., Lenoir, M., 2010. Badegoulien versus Magdalénien, entre choc culturel et lente transition dans l'Aquitaine paléolithique. In V. Mistrot, ed. *De Néandertal à l'Homme moderne. L'Aquitaine préhistorique, vingt ans de découvertes (1990-2010)*. Bordeaux, pp. 117–129.
- Laroulandie, 2002
Laroulandie, V., 2002. Damage to Pigeon long bones in pellets of the Eagle owl *Bubo bubo* and food remains of Peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 45(Special issue), pp.331–339.
- Laroulandie, 2003
Laroulandie, V., 2003. Exploitation des oiseaux au Magdalénien en France: état des lieux. In S. Costamagno & V. Laroulandie, eds. *Mode de vie au Magdalénien: apports de l'archéozoologie*. Liège, Belgique: Actes du colloque 6.4 du XVIe Congrès de l'UISPP, 2-8 septembre 2001, pp. 129–138.
- Laroulandie, 2004
Laroulandie, V., 2004. L'avifaune. In J. Primault et al., eds. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): Rapport d'activités de la seconde année: 2004*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 62–64.
- Laroulandie, 2008
Laroulandie, V., 2008. Archéozoologie des restes aviaires. In J. Primault et al., eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2006-2008*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 82–97.
- Laroulandie & Rambaud, 2009
Laroulandie, V. & Rambaud, D., 2009. Taphonomie des microvertébrés. In J. Primault et al., eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 127–135.
- Lauzet, 2009
Lauzet, J., 2009. *L'ours brun: biologie et histoire des Pyrénées à l'Oural*, Paris: Publication scientifique du Muséum.
- Lea, 1913
Lea, L., 1913. *Further studies concerning the methods of calculating the growth of herrings*, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, Publications de circonstance 66.

- Lecomte-Finiger & Yahyaoui, 1989
Lecomte-Finiger, R. & Yahyaoui, A., 1989. La microstructure de l'otolithe au service de la connaissance du développement larvaire de l'anguille européenne. *Comptes Rendus Académie des sciences*, 308, pp.1–7.
- Leesch *et al.*, 2004
Leesch, D., Cattin, M.I. & Müller, W., 2004. *Témoins d'implantations magdaléniennes et aziliennes sur la rive nord du lac de Neuchâtel: Hauterive-Champréveyres et Neuchâtel-Monruz*, Archéologie neuchâteloise 31.
- Le Fillâtre, 2012
Le Fillâtre, V., 2012. Géologie de la grotte du Taillis des Coteaux (Antigny, Vienne). In *Rapport d'activité de la première année 2012*. Poitou-Charentes: Fouille programmée pluriannuelle, pp. 1–60.
- Le Fillâtre, 2013
Le Fillâtre, V., 2013. Géologie de la grotte. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2012-2014*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 30–129.
- Le Gall, 1982
Le Gall, O., 1982. *Les poissons de quelques gisements préhistoriques du sud-ouest de la France. Etude ostéologique. Intérêt paléoécologique et palethnologie*. Université Bordeaux I.
- Le Gall, 1983
Le Gall, O., 1983. Présence de vestiges de saumon atlantique dans un site épipaléolithique et mésolithique du bassin versant méditerranéen. *Bulletin de la Société d'Anthropologie du Sud-Ouest*, 17(1), pp.52–55.
- Le Gall, 1984a
Le Gall, O., 1984. L'exploitation de l'ichtyofaune par les paléolithiques: quelques exemples. In N. Desse-Berset, ed. *2nd Fish Osteoarchaeology Meeting. Table ronde Sophia Antipolis 14-16 octobre 1983*. Sophia-Antipolis: Centre de recherches archéologiques, Notes et monographies techniques 16, pp. 89–112.
- Le Gall, 1984b
Le Gall, O., 1984. L'ichtyofaune d'eau douce dans les sites préhistoriques. Ostéologie, paléoécologie, palethnologie. In *Cahiers du Quaternaire*. Paris: CNRS, pp. 1–196.
- Le Gall, 1992a
Le Gall, O., 1992. Les magdaléniens et l'ichtyofaune dulçaquicole. In *le peuplement magdalénien: paléogéographie physique et humaine*. Paris: Société préhistorique française. Mémoires de la Société préhistorique française 19, pp. 277–285.
- Le Gall, 1992b
Le Gall, O., 1992. Poissons et pêches au Paléolithique. Quelques données de l'Europe occidentale. *L'Anthropologie*, 96(1), pp.121–134.
- Le Gall, 1993
Le Gall, O., 1993. Evolution des pêches de l'Epipaléolithique au Néolithique. *Préhistoires méditerranéennes*, 2, pp.135–142.

- Le Gall, 1997
Le Gall, O., 1997. A propos des harpons magdaléniens. *Bulletin de la Société d'Anthropologie du Sud-Ouest*, 32, pp.111–120.
- Le Gall, 1999a
Le Gall, O., 1999. *Ichtyophagie et pêches préhistoriques. Quelques données de l'Europe occidentale*. Université de Bordeaux I, pour le grade de Docteur d'Etat ès Sciences.
- Le Gall, 1999b
Le Gall, O., 1999. Les poissons. In C. Chauchat, ed. *L'habitat magdalénien de la grotte du Bourrouilla à Arancou (Pyrénées-Atlantiques)*. Gallia Préhistoire, pp. 129–132.
- Le Gall, 2008
Le Gall, O., 2008. Les poissons des eaux douces pléistocènes sont-ils des indicateurs paléoclimatiques ? Une approche élargie à l'Europe. In P. Béarez, S. Grouard, & B. Clavel, eds. *Archéologie du poisson. Expérimentation et impacts, transformations et usages, paléoenvironnements. 30 ans d'archéo-ichtyologie au CNRS. Hommage aux travaux de Jean Desse et Nathalie Desse. 14th ICAZ Fish remains working group meeting. XXVIIIe rencontres*. Antibes: Edition APDCA, pp. 311–326.
- Le Gall, 2009
Le Gall, O., 2009. Les poissons des Peyrugues (Lot). *Bulletin préhistorique du Sud-Ouest*, 17(2), pp.205–216.
- Le Gall, 2010
Le Gall, O., 2010. Influences des glaciaires-interglaciaires sur les ichthyofaunes des eaux douces européennes. *Quaternaire*, 21(3), pp.203–214.
- Le Gall, 2011
Le Gall, O., 2011. Origines des vestiges de poissons d'eau douce dans les sites paléolithiques: un point sur la question. In V. Laroulandie, J.-B. Mallye, & C. Denys, eds. *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Oxford: Actes de la table ronde du RTP Taphonomie (Talence, 20-21 octobre 2009), BAR 40, pp. 153–166.
- Lekuona & Campos, 1998
Lekuona, J.M. & Campos, F., 1998. Distribucion invernol de posaderos, dormideros y areas de alimentacion del Cormoran Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en rios de Navarra (N Espana). *Miscel-lània Zoologica*, 21, pp.161–174.
- Le Louarn & Baglinière, 1997
Le Louarn, H. & Baglinière, J.L., 1997. Apports et limites du marquage individuel dans la connaissance de l'écobiologie du chevaine (*Leuciscus leuciscus*). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 346, pp.557–571.
- Lemarchand, 2007
Lemarchand, C., 2007. *Etude de l'habitat de la loutre d'Europe (Lutra lutra) en région Auvergne (France): relations entre le régime alimentaire et la dynamique de composés essentiels et éléments toxiques*. Unpublished PhD thesis, Clermont-Ferrand.
- Lepiksaar, 1994
Lepiksaar, J., 1994. *Introduction to osteology of fishes for paleozoologists*, Göteborg.

- Leroi-Gourhan, 1964
Leroi-Gourhan, A., 1964. *Le geste et la parole*, Paris: Albin Michel.
- Leroi-Gourhan, 1988
Leroi-Gourhan, A., 1988. *Dictionnaire de la Préhistoire*, Paris: Presses Universitaires de France.
- Liarsou, 2013
Liarsou, A., 2013. (Cyprinidae), Qualification des espèces dites “autochtones” et “allochtone” au regard de l’archéozoologie: l'exemple de la faune piscicole. <http://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-00797148>.
- Libois & Rosoux, 2001
Libois, R. & Rosoux, R., 2001. *Etude du régime alimentaire du vison d'Europe (Mustela lutreola) dans le sud-ouest de la France d'après les restes de proies trouvés dans les fèces*, Albi: XXVe colloque de mammalogie de la SFEPM, 13-14 octobre 2001.
- Logrami, 2009
Logrami, 2009. *Plan de gestion des poissons migrateurs du bassin de la Loire, des côtiers vendéens et de la Sèvre niortaise 2009-2013*, Direction régionale de l’environnement Pays-de-la-Loire, bassin Loire-Bretagne, ONEMA et LOGRAMI.
- Lucas, 2011
Lucas, C., 2011. Gravure sur côtes. *Paléo*, 22, pp.189–206.
- Lucquin & Delfour, 2008
Lucquin, A. & Delfour, G., 2008. Fonctionnement et fonction du grand foyer GF1. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2006-2008*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l’archéologie, pp. 46–67.
- Lucquin, 2009
Lucquin, A., 2009. Fonctionnement et fonction du foyer GF3. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l’archéologie, pp. 68–93.
- Lucquin, 2011
Lucquin, A., 2011. Le grand foyer GF4. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l’archéologie, pp. 71–99.
- Lucquin, 2012
Lucquin, A., 2012. Le grand foyer GF4. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2011-2012*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l’archéologie, pp. 51–80.

- Ludwig *et al.*, 2002
Ludwig, G.X., Hokka, V., Sulkava, R. & Ylönen, H., 2002. Otter *Lutra lutra* predation on farmed and free-living salmonids in boreal freshwater habitats. *Wildlife Biology*, 8, pp. 193-199.
- Lyman, 1987
Lyman, R.L., 1987. Archaeofaunas and butchery studies: a taphonomic perspective. *Advances in archaeological method and theory*, 10, pp.249–337.
- Lyman, 1994
Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate taphonomy*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Lyman, 2002
Lyman, R.L., 2002. Taphonomic agents and taphonomic signatures. *American Antiquity*, 67(2), pp.361–365.
- Lyman, 2010
Lyman, R.L., 2010. What taphonomy is, what it isn't and why taphonomists should care about the difference. *Journal of Taphonomy*, 8, pp.1–16.
- MAET, 2012
M.A.E.T, 2012. *Notice d'information. Territoire "Bassin versant de la Gartempe". Mesures agroenvironnementales territorialisées (MAET)- enjeu eau I2, campagne 2012*, Directions départementales des territoires de la Creuse et de la Haute-Vienne.
- Magny, 1995
Magny, M., 1995. *Une histoire du climat. Des derniers mammoths au siècle de l'automobile.*, Errance, Collection des Hespérides.
- Maise & Baglinière, 1991
Maise, G. & Baglinière, J.-L., 1991. Biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les rivières françaises. In J.-L. Baglinière & G. Maise, eds. *La truite: biologie et écologie*. Paris: INRA Edition, pp. 25–46.
- Malafosse, 1984
Malafosse, J.P., 1984. Quelques données sur le hibou grand-duc *Bubo bubo* dans le département de la Lozère de 1978 à 1984. *Le Grand Duc*, 26, pp.26–32.
- Mallet *et al.*, 1999
Mallet, J.P., Charles, S., Persat, H., Auger, P., 1999. Growth modelling in accordance with daily water temperature in European grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, pp.994–1000.
- Mallye, 2007
Mallye, J.-B., 2007. *Les restes de blaireau en contexte archéologique: Taphonomie, archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques*. Université Bordeaux I.
- Mallye *et al.*, 2008
Mallye, J.-B., Cochard, D. & Laroulandie, V., 2008. Accumulation osseuse en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paléontologie*, 94(3), pp.187–208.

- Mallye, 2011
Mallye, J.-B., 2011. Taphonomie et archéozoologie d'un animal fouisseur: méthode de caractérisation de restes de Blaireau. In V. Laroulandie, J.-B. Mallye, & C. Denys, eds. *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Actes de la table ronde du RTP Taphonomie, BAR International Series 2269, pp. 43–56.
- Marcel, 1967
Marcel, P., 1967. La Piscine, Montmorillon, 1967. In *Rapport dactylographié rendu à la Direction de la Circonscription Archéologique du Poitou-Charentes*. Poitou-Charentes, pp. 1–29.
- Marcel, 1968
Marcel, P., 1968. La Piscine, Montmorillon, 1968. In *Rapport dactylographié rendu à la Direction de la Circonscription Archéologique du Poitou-Charentes*. Poitou-Charentes, pp. 1–29.
- Marcel, 1971
Marcel, P., 1971. Rapport de fin d'année concernant les travaux de fouilles archéologiques, campagne 1971. Abri magdalénien de la Piscine, Montmorillon (Vienne). In *Rapport dactylographié rendu à la Direction de la Circonscription Archéologique du Poitou-Charentes*. Poitou-Charentes, pp. 1–42.
- Marcel, 1975
Marcel, P., 1975. Rapport de fin d'année, campagne 1975. Abri magdalénien de la Piscine, Montmorillon (Vienne). In *Rapport dactylographié rendu à la Direction de la Circonscription Archéologique du Poitou-Charentes*. Poitou-Charentes, pp. 1–20.
- Mason, 1998
Mason, C.F., 1998. *Biology of freshwater pollution*, harlow: Addison-Wesley/Longman.
- Masson, 1987
Masson, G., 1987. *Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalin, le flet (Platichthys flesus Linné, 1758) dans l'environnement ligérien: distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques*. université de Bretagne occidentale.
- Mattheeuws et al., 1981
Mattheeuws, M., Genin, M., Detollenaere, A. & Micha, J.C., 1981. Etude de la reproduction du gardon (*Rutilus rutilus*) et des effets d'une élévation provoquée de la température en Meuse sur cette reproduction. *Hydrobiologia*, 85, pp.271–282.
- Mayhew, 1977
Mayhew, D.F., 1977. Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas*, 6, pp.25–31.
- Mazza & Rustioni, 1994
Mazza, P. & Rustioni, M., 1994. On the phylogeny of Eurasian bears. *Palaeontographica*, 230, pp.1–38.
- Mech & Boitani, 2003
Mech, D. & Boitani, L., 2003. *Wolves: behaviour, ecology and conservation*, University of Chicago Press.

- Meunier & Desse, 1978
Meunier, F.-J. & Desse, G., 1978. Interprétation histologique de la métamorphose radiographique des vertèbres caudales du saumon (*Salmo salar* L.) lors de sa remontée en eau douce. *Bulletin Français de Pisciculture*, 271(4), pp.33–39.
- Meunier, 1982
Meunier, F.-J., 1982. *Les tissus osseux des Osteichthyens: structure, genèse, croissance et évolution*. Université de Paris VII.
- Meunier & François, 1992
Meunier, F.-J. & François, Y., 1992. La croissance du squelette chez les téléostéens. *Annales Biologiques*, 31, pp.169–219.
- Meunier, 2002
Meunier, F.-J., 2002. Squelette. In J. Panfili *et al.*, eds. *Manuel de sclérochronologie des poissons*. Brest: Co-édition Ifremer-IRD, pp. 65–88.
- Meunier, 2004
Meunier, F.-J., 2004. Le matériel ichthyologique des grottes de la vallée moyenne de la Creuse. In S. Tymula & P. Paillet, eds. *Le coteau de la Garenne: Grand Abri et Grotte Blanchard, Saint-Marcel (Indre); Études 1999-2001*. Saint-Marcel: PCR, Le Paléolithique de la vallée moyenne de la Creuse, ASSAAM, pp. 33–36.
- Meunier & Ramzu, 2006
Meunier, F.-J. & Ramzu, M.-Y., 2006. La régionalisation morphofonctionnelle de l'axe vertébral chez les Téléostéens en relation avec le mode de nage. *C.R Palevol*, 5, pp.499–507.
- Mistrot, 2005
Mistrot, V., 2005. Les micromammifère de la grotte des Taillis des Coteaux. In J. Primault *et al.*, eds. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Document final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2003-2005*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 80–84.
- Mondini, 2001
Mondini, M., 2001. Taphonomic action of foxes in Punta Rockshelters: a case study in Antofagasta de la Sierra (Province of Catamarca, Argentina). In L. A. Kuznar, ed. *Ethnoarchaeology of Andean South America. Contributions to archaeological method and theory*. International Monographs in Prehistory, Ethnoarchaeological Series 4, pp. 266–295.
- Monod, 1973
Monod, T., 1973. Contribution à l'établissement d'une classification fonctionnelle des engins de pêche. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 156(3), pp.205–231.
- Moors, 1980
Moors, P.J., 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. *Oikos*, 34, pp.147–158.
- Morales-Muñiz & Rosenlund, 1979
Morales-Muñiz, A. & Rosenlund, K., 1979. *Fish bone measurements. An attempt to standardize the measuring of fish bones from archaeological sites*, Copenhagen: Stennstrupia.

- Morales-Muñiz, 1984
Morales-Muñiz, A., 1984. A study on the representativity and taxonomy of the fish faunas from two Mousterian sites on northern Spain with special reference to the trout (*Salmo trutta* L., 1758). In N. Desse-Berset, ed. *2nd Fish Osteoarchaeology Meeting. Table ronde Sophia Antipolis 14-16 octobre 1983*. Sophia-Antipolis: Centre de recherches archéologiques, Notes et monographies techniques 16, pp. 41–60.
- Morales-Muñiz & Rosello, 1989
Morales-Muñiz, A. & Rosello, E., 1989. La ictiofauna de la Cueva de Amalda. In *La Cueva de Amalda (Zestoa, País Vasco). Ocupaciones paleolíticas y postpaleolíticas*. Ed. Eusko Ikaskuntza, San Sebastián, pp.255-265.
- Morales-Muñiz *et al.*, 1994
Morales-Muñiz, A., Roselló-Izquierdo, E. & Cañas, J.M., 1994. Cueva de Nerja (prov. Malaga); a close look at twelve thousand year ichthyofaunal sequence from southern Spain. In W. Van Neer, ed. *Fish exploitation in the past; Proceedings of the 7th meeting of the ICAZ fish remains working group*. Tervuren: Musée Royal de l'Afrique centrale, pp. 253–262.
- Morales-Muñiz & Roselló-Izquierdo, 2004
Morales-Muñiz, A. & Rosello-Izquierdo, E., 2004. Fishing down the food web in Iberian prehistory? A new look at the fishes from Cueva de Nerja (Málaga, Spain). In J. P. Brugal & J. Desse, eds. *Petits Animaux et Sociétés Humaines: Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. Antibes: XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes. Editions APDCA, pp. 111–123.
- Morel & Birchler, 1990
Morel, P. & Birchler, T., 1990. Ossements holocènes découverts dans l'aire d'un rapace à Melchsee-Frutt, Schrattenöhle, Wermutseingang (Kerns, OW). *Stalactite*, pp.76–86.
- Morel & Müller, 1997
Morel, P. & Müller, W., 1997. *Hauterive-Champréveyres 11. Un campement magdalénien au bord du lac de Neuchâtel: étude archéozoologique (secteur 1)*, Neuchâtel: Archéologie neuchâteloise 23. Musée cantonal d'archéologie.
- Müller, 2006
Müller, W., 2006. Les témoins animaux. In J. Bullinger, D. Leesch, & N. Plumettaz, eds. *Le site magdalénien de Monruz 1. Premier élément pour l'analyse d'un habitat de plein air*. Neuchâtel: Archéologie neuchâteloise 33. Office et musée cantonal d'archéologie de Neuchâtel, pp. 123–137.
- Muus & Dahlstrom, 2003
Muus, B.J. & Dahlstrom, P., 2003. *Guide des poissons d'eau douce et de pêche*, Paris: Delachaux et Niestlé, Les guides du naturaliste.
- Naughton *et al.*, 2007
Naughton, F., Sanchez-Goñi, M.F., Desprat, S., Turon, J.L., Duprat, J., Malaizé, B., Joli, C., Cortijo, E., Drago, T. & Freitas, M.C., 2007. Present day and past (last 25000 years) marine pollen signal of Western Iberia. *Marine Micropaleontology*, 62, pp.91–114.
- Needham, 1950
Needham, A.E., 1950. The form-transformation of the abdomen of the female pea-crab, *Pinnotheres pisum* Leach. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences*, 137(886), pp.115–136.

- Nelson, 2006
Nelson, J.S., 2006. *Fishes of the world (4th ed)*, Hoboken: J. Wiley.
- Nicholson, 1991
Nicholson, R.A., 1991. *An investigation into variability within archaeologically recovered assemblages of faunal remains: the influence of pre-depositional taphonomic factors*. York University.
- Nicholson, 1993
Nicholson, R.A., 1993. An investigation into the effects on fish bone on passage through the human gut: some experiments and comparisons with archaeological material. *Circaea*, 10, pp.38–51.
- Nicholson, 2000
Nicholson, R.A., 2000. Otter (*Lutra lutra* L.) spraints: an investigation into possible sources of small fish bones at coastal archaeological sites. In J. P. Huntley & S. Stallibrass, eds. *Taphonomy and Interpretation*. Oxford: Oxbow, pp. 55–64.
- Nisbet & Verneaux, 1970
Nisbet, M. & Verneaux, J., 1970. Composantes chimiques des eaux courantes. Discussion et proposition de classes en tant que bases d'interprétation des analyses chimiques. *Science-Université de Franche-Comté*, 2, pp.161–190.
- Northcote, 1995
Northcote, T., 1995. Comparative biology and management of arctic and European grayling (Salmonidae, Thymallus). *Reviews in fish biology and fisheries*, 5, pp.141–194.
- Oberdorff, 1994
Oberdorff, T., 1994. *Structure des peuplements piscicoles des cours d'eau français: application à la gestion des eaux continentales*. Muséum national d'Histoire naturelle.
- Oberdorff et al., 2002
Oberdorff, T., Pont, D., Hugueny, B., Belliard, J., Berrebi Dit Thomas, R. & Porcher, J.P. 2002. Adaptation et validation d'un indice poisson (FBI) pour l'évaluation de la qualité biologique des cours d'eau français. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 365/366, pp.405–433.
- Odin, 1994
Odin, G., 1994. Echelle des temps géologiques. *Comptes Rendus Académie des sciences*, 318, pp.59–71.
- Odin et al., 2007
Odin, G., Limondin-Lozouet, N. & Brugal, J.-P., 2007. Principes de subdivision stratigraphique de l'Histoire de la Terre; le cas du Quaternaire, sa signification et son rang hiérarchique. *Quaternaire*, 18(1), pp.9–22.
- Ojaveer et al., 2003
Ojaveer, E., Pihu, E. & Saat, T., 2003. *Fishes of Estonia*, Tallinn: Estonian academy pub.
- Olive, F., 2006. Evolution des grands carnivores au Plio-Pléistocène en Afrique et en Europe occidentale. *L'Anthropologie*, 110, pp.850–869.
- Olsson & Isaksson, 2008
Olsson, M. & Isaksson, S., 2008. Molecular and isotopic traces of cooking and consumption of fish at an Early Medieval manor site in eastern middle Sweden. *Journal of Archaeological Science*, 35(3), pp.773–780.

- Ombredane *et al.*, 1992
Ombredane, D., Tanguy, J.-M. & Pierre, J.-S., 1992. Discrimination des truites de mer (*Salmo trutta*) et saumons atlantiques (*Salmo salar*) adultes à partir de leurs écailles. In J.-L. Baglinière *et al.*, eds. *Tissus durs et âges individuel des vertébrés*. Paris: ORSTOM, INRA, pp. 239–253.
- Ombredane *et al.*, 2011
Ombredane, D., Baglinière, J.-L. & Berredi, P., 2011. La truite commune. In P. Keith *et al.*, eds. *Les poissons d'eau douce de France*. Paris: Biotope, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Inventaires et Biodiversité, pp. 398–403.
- Onema, 2010
Onema, 2010. *Les typologies des cours d'eau*,
- Orta, 1992
Orta, J., 1992. Family Phalacrocoracidae (Cormorants). In J. Del Hoyo, A. Eliliott, & J. Sargatal, eds. *Handbook of the birds of the world-1*. Barcelone: Lynx Editions, pp. 280–289.
- Ovidio *et al.*, 2004
Ovidio, M., Parkinson, D., Sonny, D. & Philippart, J.C., 2004. Spawning movements of European grayling *Thymallus thymallus* in the River Aisne (Belgium). *Folia Zoologica*, 53(1), pp.87–98.
- Pacher & Stuart, 2009
Pacher, M. & Stuart, A.J., 2009. Extinction chronology and paleobiology oof the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas*, 38(2), pp.189–206.
- Pailhaugue, 1995
Pailhaugue, N., 1995. La faune de la Salle Monique. Grotte de la Vache (Alliat, Ariège). *Préhistoire ariégeoise*, 50, pp.225–290.
- Panfili *et al.*, 2002
Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. & Wright, P.J., 2002. *Manuel de sclérochronologie des poissons*, Brest: Co-édition Ifremer-IRD.
- Paquet, 2002
Paquet, G., 2002. *Biologie et écologie de l'ombre commun (Thymallus thymallus) dans l'Orbe à la vallée de Joux, canton de Vaud, Suisse*. Université de Lausanne.
- Parmesan, 2006
Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37, pp.637–669.
- Patou-Mathis, 1994
Patou-Mathis, M., 1994. *Outilsage peu élaboré en os et bois de cervidés*, Paris: 6ème table ronde de taphonomie.
- Patterson, 2007
Patterson, J.M., 2007. An analysis of Snowy owl (*Bubo scandiacus*) diet during the 2005 to 2006 irruption along the Oregon and Washington coast. *Northwestern naturalist*, 88(1), pp.12–14.
- Penteriani *et al.*, 2002
Penteriani, V., Gallardo, M. & Roche, P., 2002. Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. *Journal of Zoology*, 257(3), pp.365–372.

- Perrier, 2010
Perrier, C., 2010. *Structure génétique des populations de Saumon atlantique en France*. Université de Caen / Basse-Normandie.
- Persat, 1977
Persat, H., 1977. Ecologie de l'ombre commun. *Bulletin de la pêche et de la Pisciculture*, 266, pp.11–20.
- Persat & Pattee, 1981
Persat, H. & Pattee, E., 1981. The growth rate of young grayling in some French river. *Verhandlungen der Internationalen vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 21, pp.1270–1275.
- Persat, 1988
Persat, H., 1988. *De la biologie des populations de l'ombre commun Thymallus thymallus (L, 1758) à la dynamique des communautés dans un hydrosystème fluvial aménagé, le Haut-Rhône français. Eléments pour un changement d'échelles*. Université Claude-Bernard Lyon I.
- Persat, 1996
Persat, H., 1996. Threatened population and conservation of the European grayling, *Thymallus thymallus* (L., 1758). In A. Kirchhofer & D. Hefti, eds. *Conservation of endangered freshwater fish in Europe*. Bâle: Birkhäuser, pp. 233–247.
- Persat, 1997
Persat, H., 1997. La répartition géographique des poissons d'eau douce en France: qui est autochtone et qui ne l'est pas ? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 344/345, pp.15–32.
- Persat, 2011
Persat, H., 2011. L'ombre commun. In P. Keith *et al.*, eds. *Les poissons d'eau douce de France*. Paris: Biotope, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Inventaires et Biodiversité, pp. 413–415.
- Peschaux, 2009
Peschaux, C., 2009. La parure. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie.
- Peschaux, 2011
Peschaux, C., 2011. La parure. In J. Primault *et al.*, eds. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 61–70.
- Peterson, 1968
Peterson, H.H., 1968. The grayling, *Thymallus thymallus* (L.), of the Sundsvall Bay Area. *Institute of Freshwater Research*, 48, pp.36–56.
- Pétillon, 2009
Pétillon, J.-M., 2009. Des barbelures pour quoi faire? Réflexions préliminaires sur la fonction des pointes barbelées du Magdalénien supérieur. In J.-M. Pétillon *et al.*, eds. *Recherches sur les armatures de projectiles du Paléolithique supérieur au Néolithique*. Actes du XVe congrès mondial UISPP (Lisbonne, 4-9 septembre 2006).

- Peyrony, 1936
Peyrony, D., 1936. L'abri de Villepin, commune de Tursac (Dordogne): Magdalénien supérieur et Azilien. *Bulletin de la Société Préhistorique Française.*, 4, pp.253–272.
- Philippart, 1989
Philippart, J.C., 1989. Ecologie des populations de poissons et caractéristiques physiques et chimiques des rivières dans le bassin de la meuse belge. *Bulletin de la Société Géographique de Liège*, 25, pp.175–198.
- Philippe et al., 2010
Philippe, M., Argant, J. & Argant, A., 2010. Un programme d'inventaire, de datations et de données paléo-environnementales concernant les grottes à ossements fossiles du massif de Chartreuse. In *Colloque sur le patrimoine géologique. 7ème rencontre du patrimoine scientifique en Rhône-Alpes - 24-25 novembre 2009*. pp. 37–42.
- Phoca-Cosmetatou, 2009
Phoca-Cosmetatou, N., 2009. Specialisation & diversification: a tale of two subsistence strategies from Late Glacial Italy. *Before Farming*, 3, pp.1–29.
- Picquès, 1998
Picquès, G., 1998. *Contribution à la connaissance de l'anguille (Anguilla anguilla, Linné, 1758) des sites archéologiques*. Diplôme d'Etudes Approfondies "Environnement et Archéologie", Université de Paris I Panthéon-Sorbonne.
- Poinsot, 2004
Poinsot, D., 2004. Statistiques pour statophobes. <http://perso.univ-rennes1.fr/denis.poinsot>.
- Ponton & Gerdeaux, 1987
Ponton, D. & Gerdeaux, D., 1987. La population de gardons (*Rutilus rutilus* L.) du lac Léman en 1983-85: structure en âge, déterminisme du recrutement, analyse de croissance. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 305, pp.43–53.
- Poplin, 1976a
Poplin, F., 1976. A propos du Nombre de Restes et du Nombre d'Individus dans les échantillons d'ossements. *Cahier du Centre de Recherches Préhistoriques de l'Université de Paris I*, 5, pp.61–74.
- Poplin, 1976b
Poplin, F., 1976. Remarques théoriques et pratiques sur les unités utilisées dans les études d'ostéologie quantitative, particulièrement en archéologie préhistorique. In F. Poplin, ed. *Actes du IXe Congrès de l'Union Internationale des Sciences Préhistoriques et Protohistoriques de Nice. Thèmes spécialisés B: Problèmes ethnographiques des vestiges osseux*. Nice, pp. 124–141.
- Poulet, 2008
Poulet, N., 2008. Evidence of morphological discrete units in an endemic fish, the rostrum dace (*Leuciscus burdigalensis* Valenciennes 1844), within a small river basin. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 388(3), pp.1–12.
- Prade & Camarra, 1992
Prade, J.M. & Camarra, J.J., 1992. *L'ours brun (Ursus arctos) Linnaeus, 1758*, Encyclopédie des carnivores de France, Société française pour l'étude et la protection des mammifères.

- Prenda *et al.*, 2002
Prenda, J., Arenas, M.P., Freitas, D., Santos-Reis, M. & Collares-Pereira, M.J., 2002. Bone length of Iberian freshwater fish, as a predictor of length and biomass of prey consumed by piscivores. *Limnetica*, 21, pp.15–24.
- Prévost, 1987
Prévost, E., 1987. *Recherches sur le saumon atlantique (Salmo salar L.) en France*. ENSA Rennes / Université de Rennes I.
- Primault *et al.*, 2002
Primault, J., Berthet, A.L., Gambier, D., Griggo, C., Laroulandie, V., Liolios, D., Mistrot, V. & Schmitt, A., 2002. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport d'activités.*, Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie.
- Primault, 2003
Primault, J., 2003. *Exploitation et diffusion des silex de la région du Grand-Pressigny au Paléolithique*. Université Paris X- Nanterre.
- Primault *et al.*, 2005
Primault, J., Airvaux, J., Berthet, A.L., Brou, L., Gabilleau, J., Griggo, C., Guérin, S., Henry-Gambier, D., Houmard, C., Langlais, M., Laroulandie, V., Liolios, D., Moreau, F., Mistrot, V., Rambaud, D., Schmitt, A., Soler, L. & Taborin, Y., 2005. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Document final de synthèse de la fouille programmée pluriannuelle 2003-2005*, Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie.
- Primault, 2006
Primault, J., 2006. Le Magdalénien moyen: les grands traits de l'industrie lithique de l'ensemble EG-II et ses relations avec l'ensemble EG-III. In J. Primault *et al.*, eds. *Le Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport intermédiaire de la fouille pluri-annuelle 2006-2008*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 10–20.
- Primault *et al.*, 2007a
Primault, J., Brou, L., Gabilleau, J., Langlais, M., Berthet, A.L., Griggo, C., Guérin, S., Henry-Gambier, D., Houmard, C., Laroulandie, V., Lebrun-Ricalens, F., Liard, M., Liolios, D., Mistrot, V., Rambaud, D., Schmitt, A., Soler, L., Taborin, Y. & Vissac, C., 2007. La grotte du Taillis des Coteaux à Antigny (Vienne): intérêts d'une séquence originale à la structuration des premiers temps du Magdalénien. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 104(4), pp.743–758.
- Primault *et al.*, 2007b
Primault, J., Gabilleau, J., Brou, L., Langlais, M. & Guérin, S., 2007. La Magdalénien inférieur à microlamelles à dos de la grotte du Taillis des Coteaux à Antigny (Vienne, France). *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 104(1), pp.5–30.
- Primault, 2008
Primault, J., 2008. Présentation du site et synthèse 2006-2008. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2006-2008*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 4–18.

- Primault *et al.*, 2010a
Primault, J., Brou, L., Béarez, P., Gabilleau, J., Griggo, C., Guillaud, E., Delfour, G., Henry-Gambier, D., Houmard, C., Jeannet, M., Laroulandie, V., Liolios, D., Lucquin, A., Pasquini, A., Peschaux, C., Primault, P., Rambaud, D. & Royer, A., 2010a. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*, Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie.
- Primault *et al.*, 2010b
Primault, J., Primault, P., Gabilleau, J. & Brou, L., 2010b. L'industrie lithique du Magdalénien inférieur. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 20–47.
- Primault, 2011
Primault, J., 2011. L'industrie lithique du Magdalénien inférieur. In J. Primault *et al.*, eds. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne): rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*. Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie, pp. 22–44.
- Primault *et al.*, 2011
Primault, J., Brou, L., Béarez, P., Ferrand, J., Gabilleau, J., Gausseain, P., Gioé, A., Griggo, C., Guillaud, E., Delfour, G., Ferrand, J., Henry-Gambier, D., Houmard, C., Jeannet, M., Laroulandie, V., Liolios, D., Lucquin, A., Pasquini, A., Peschaux, C., Rambaud, D. & Royer, A., 2011. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport final de synthèse de la fouille programmée pluri-annuelle 2009-2011*, Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie.
- Primault *et al.*, 2012
Primault, J., Astier, A., Brou, L., Béarez, P., Ferrand, J., Gabilleau, J., Gaussein, P., Gioé, A., Griggo, C., Guillaud, E., Henry-Gambier, D., Houmard, C., Jeannet, M., Laroulandie, V., Le Fillâtre, V., Lucquin, A., Martin, G., Pasquini, A., Peschaux, C. & Royer, A., 2012. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2012-2014.*, Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie.
- Primault *et al.*, 2013
Primault, J., Astier, A., Brou, L., Béarez, P., Ferrand, J., Gabilleau, J., Gaussein, P., Gioé, A., Griggo, C., Guillaud, E., Henry-Gambier, D., Houmard, C., Jeannet, M., Laroulandie, V., Le Fillâtre, V., Lucquin, A., Martin, G., Pasquini, A., Peschaux, C. & Royer, A., 2013. *La grotte du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Rapport intermédiaire de la fouille programmée pluri-annuelle 2012-2014*, Poitou-Charentes: Ministère de la culture et de la communication, Préfecture de la région Poitou-Charentes, Direction régionale des affaires culturelles, Service régional de l'archéologie.
- Radu, 2003
Radu, V., 2003. *Exploitation des ressources aquatiques dans les cultures néolithiques et chalcolithiques de la Roumanie méridionale*. Université de Provence - Aix en Provence.

- Radu, 2005
Radu, V., 2005. *Atlas for the identification of bony fish bones from archaeological sites*, Bucarest: Editura contrast. Asociatia romana de archeologie, studii de preistorie supplementum.
- Rambaud, 2004
Rambaud, D., 2004. *Reconnaissance de la signature taphonomique du hibou grand-duc (Bubo bubo) sur les os de poissons*. Mémoire de maîtrise, Université Toulouse le Mirail.
- Rambaud, 2005
Rambaud, D., 2005. *Premières données sur l'ichtyofaune du Taillis des Coteaux, Antigny (Vienne). Méthodologie et apports de la scalimétrie*. Mémoire de Dplôme d'Etudes Approfondies, Université de Toulouse Le Mirail.
- Rambaud et al., 2008
Rambaud, D., Laroulandie, V., Primault, J. & Béarez, P., 2008. Les poissons et les oiseaux du Taillis des Coteaux (Antigny, Vienne), niveaux magdaléniens: origine naturelle ou culturelle? In V. Laroulandie, J.-B. Mallye, & C. Denys, eds. *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Oxford: British Archaeological Reports, International Series 2269, pp. 167–179.
- Ramzu & Meunier, 1999
Ramzu, M.-Y. & Meunier, F.-J., 1999. Descripteurs morphologiques de la zonation de la colonne vertébrale chez la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (Teleostei Salmoniforme). *Annales des Sciences Naturelles*, 3, pp.87–97.
- Rasmussen et al., 2006
Rasmussen, S.O., Andersen, K.K., Svensson, A.M., Steffensen, J.P., Vinther, B.M., Clausen, H.B., Siggaard-Andersen, M.L., Johnsen, S.J., Larsen, L.B., Dahl-Jensen, D., Bigler, M., Röthlisberger, R., Fischer, H., Goto-Azuma, K., Hansson, M.E. & Ruth, U., 2006. A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination. *Journal of Geophysical Research*, 111, pp.1–15.
- Reitz & Wing, 2008
Reitz, E.J. & Wing, E.S., 2008. *Zooarchaeology. Second Edition*, Cambridge Manuals in Archaeology, Cambridge university Press
- Richard, 1973
Richard, M., 1973. *Croissance et densité de population du chevaine (Leuciscus c. cephalus L.) dans la Seine au niveau de Montereau (Seine et Marne)*. Université de Paris VIII.
- Richards et al., 2008
Richards, M.P., Pacher, M., Stiller, M., Quilès, J., Hofreiter, M., Constantin, S., Zilhao, J. & Trinkaus, E., 2008. Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: Late Pleistocene *Ursus spelaeus* from the Peștera cu Oase, Romania. *PNAS*, 2, pp.600–604.
- Rochard, 2011
Rochard, E., 2011. Le flet. In P. Keith et al., eds. *Les poissons d'eau douce de France*. Paris: Biotope, Muséum national d'Histoire naturelle, collection Inventaires et Biodiversité, pp. 508–509.
- Rode, 2010
Rode, S., 2010. De l'aménagement au ménagement des cours d'eau : le bassin de la Loire, miroir de l'évolution des rapports entre aménagement fluvial et environnement. *Cybergeo : European Journal of Geography*, 506.

- Rognon & Miskovsky, 2002
Rognon, P. & Miskovsky, J.-C., 2002. Changements climatiques et paléoenvironnements. In J.-C. Miskovsky, ed. *Géologie de la Préhistoire: méthodes, techniques, application*. Paris: Association pour l'étude de l'environnement géologique de la Préhistoire (GEOPRE), pp. 95–104.
- Rohlf & Slice, 1990
Rohlf, F.J. & Slice, D.E., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, 39(1), pp.40–59.
- Rohlf, 2010
Rohlf, F.J., 2010. tpsDig 2.16. Departement of Ecology and Evolution, Stony Brook University, NY, USA.
- Rohlf, 2012
Rohlf, F.J., 2012. tpsRelw 1.49. Departement of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Rosello-Izquierdo, 1992
Rosello-Izquierdo, E., 1992. La ictiofauna musteriense de Cueva Millan (Burgos): consideraciones de índole biológica y cultural contrastadas con ictiocenosis Paleolíticas cantábricas. *Estudios geol.*, 48, pp.79-83.
- Rosello-Izquierdo *et al.*, 1994
Rosello-Izquierdo, E., Morales-Muñiz, A. & Cañas, J.M., 1994. Los peces de Laminak II (Berriatua, Bizcaia), *Kobie (Serie Paleoanthropología)*, XXI, pp. 203-219.
- Rosello-Izquierdo & Morales-Muñiz, 2005
Rosello-Izquierdo, E. & Morales-Muñiz, A., 2005. Ictiofaunas musterienses de la Península Ibérica: ¿Evidencias de pesca Neanderthal? *Munibe*, 57, pp.5–17.
- Rosello-Izquierdo & Morales-Muñiz, 2011
Rosello-Izquierdo, E. & Morales-Muñiz, A., 2011. Estudio de los peces del yacimiento de Aitzbitarte III (zona de entrada). In Altuna, J., Mariezkurrena, K. & Rios, J. (Eds.), *Occupaciones Humanas en Aitzbitarte III (País Vasco) 33.6000-18.400 BP (Zona de entrada de la cueva)*. EKOB, Colección de Patrimonio Cultural Vasco 5, Vitoria, pp.507-516.
- Rosoux, 1995
Rosoux, R., 1995. Cycle journalier d'activités et utilisation des domaines vitaux chez la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin (France). *Cahiers d'Ethnologie*, 15, pp.283–306.
- Royer *et al.*, 2014
Royer, A., Lécuyer, C., Montuire, S., Primault, J., Fourel, F. & Jeannet, M., 2014. Summer air temperature, reconstructions from the last glacial stage based on rodents from the site Taillis-des-Coteaux (Vienne), Western France. *Quaternary Research*, (in press).
- Russ & Jones, 2009
Russ, H. & Jones, A.K.G., 2009. Late Upper Palaeolithic fishing in the Fucino Basin, central Italy, a detailed analysis of the remains from Grotta di Pozzo. *Environmental Archaeology*, 14(2), pp.155–162.
- Russ, 2010
Russ, H., 2010. *A taphonomic approach to reconstructing upper Palaeolithic hunter-gatherer fishing strategies*. University of Bradford.

- Russ & Jones, 2011
Russ, H. & Jones, A.K.G., 2011. Fish remains in cave deposits; How did they get there ? *Cave and Karst Science*, 38(3), pp.57–60.
- saumon-sauvage
Saumon sauvage. <http://www.saumon-sauvage.org>
- Sánchez Goñi *et al.*, 2000
Sánchez Goñi, M.F., Turon, J.L., Eynaud, F. & Gendreau, S., 2000. European climatic response to millennial-scale changes in the atmosphere-ocean system during the Last Glacial Period. *Quaternary Research*, 54, pp.394–403.
- Sánchez Goñi, 2003
Sánchez Goñi, M.F., 2003. Les changements climatiques rapides de la dernière période glaciaire et leur impact sur le sud-ouest de l'Europe. *Changement global*, 15, pp.25–29.
- Sánchez Goñi, 2006
Sánchez Goñi, M.F., 2006. Interactions végétation-climat au cours des derniers 425000 ans en Europe occidentale. Le message du pollen des archives marines. *Quaternaire*, 17(1), pp.3–25.
- Sanchiz Serra, 2000
Sanchiz Serra, 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. *Papeles del Laboratorio de Arqueología de Valencia*, 32, pp.31–50.
- Schmidt, 1922
Schmidt, J., 1922. The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 211, pp.179–208.
- Schoeneich, 2003
Schoeneich, P., 2003. Que s'est-il passé pendant la première partie du Tardiglaciaire ? Indices d'un changement écologique majeur dès 17-18.000 cal. BP. *Preistoria Alpina*, 39, pp.9–27.
- Secondat, 1952
Secondat, M., 1952. Les variations de la température et de la concentration en oxygène dissous des eaux lacustres et des eaux courantes. Leur retentissement sur la distribution des poissons. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 167, pp.52–59.
- Sempeski, 1994
Sempeski, P., 1994. *Sélection et utilisation de l'habitat par les jeunes stades de poissons d'eau courante, le modèle ombre commun (Thymallus thymallus)*. Université de Lyon I.
- Sergio, 1999
Sergio, F., 1999. Nest dispersion, diet and breeding success of black kites (*Milvus migrans*) in the Italian Pre-Alps. *The Raptor Research Foundation*, 33(3), pp.207–217.
- Sklepkovych & Montevecchi, 1996
Sklepkovych, B.O. & Montevecchi, W.A., 1996. Food availability and food hoarding behaviour by red and arctic foxes. *Arctic*, 49(3), pp.228–234.
- Smith, 1984
Smith, D.G., 1984. Mackenzie delta Eskimo. In D. Damas & W. C. Sturtevant, eds. *Handbook of North American Indians*. 5. Arctic. Washington: Smithsonian Institution, pp. 347–358.

Spelunca, 1967. Bulletin de la Fédération française de spéléologie. 4ème série, p.70.

Spillmann, C.J., 1961. *Faune de France*. N°65: poissons d'eau douce, Paris: P. Lechevallier.

•Stephens & Krebs, 1986

Stephens, D.W. & Krebs, J.R., 1986. *Foraging theory*, Princeton: Princeton Book Compagny.

•Stewart, 1977

Stewart, H., 1977. *Indian fishing. Early methods on the Northwest coast*. Douglas & McIntyre, eds., Vancouver/Toronto: University of Washington Press.

•Straus *et al.*, 2002

Straus, L.G., González Morales, M., Martínez, M.A.F., García-Gelabert, M.P., 2002. Last Glacial human settlement in eastern Cantabrie (northern Spain). *Journal of Archaeological Science*, 29(12), pp.1403–1414.

•Street *et al.*, 2006

Street, M., Gelhausen, F., Grimm, S., Moseler, F., Niven, L., Sensburg, M., turner, E., Wenzel, S. & Jöris, O., 2006. L'occupation du bassin de Neuwied (Rhénanie centrale, Allemagne) par les Magdaléniens et les groupes à Federmesser (aziliens). *Bulletin de la Société préhistorique française*, 103(4), pp.753–780.

•Suter, 1995

Suter, W., 1995. The effect of predation by wintering cormorants *Phalacrocorax carbo* on grayling *Thymallus thymallus* and trout (Salmonidae) populations: two case studies from Swiss rivers. *Journal of Applied Ecology*, 32(1), pp.29–46.

•Suter & Morel, 1996

Suter, W. & Morel, P., 1996. Pellet analysis in the assessment of great cormorant *Phalacrocorax carbo* diet: reducing biases from otolith wear when reconstructing fish length. *Colonial Waterbirds*, 19(2), pp.280–284.

•Taborin, 1993

Taborin, Y., 1993. La parure en coquillage au Paléolithique. *Gallia préhistoire*, XXIX, p.538.

•Taylor, 1984

Taylor, J.G., 1984. Historical ethnography of the Labrador coast. In D. Damas & W. C. Sturtevant, eds. *Handbook of North American Indians*. 5. Arctic. Washington: Smithsonian Institution, pp. 508–521.

•Tchernavin, 1939

Tchernavin, V., 1939. The origin of salmon. *Salmon and trout magazine*, 95, pp.120–140.

•Thévenin, 1952

Thévenin, R., 1952. *Les petits carnivores d'Europe*, Paris: Payot.

•Thibault & Billard, 1987

Thibault, M. & Billard, R., 1987. *La restauration des rivières à saumons*, Paris: INRA Edition.

•Thomas, 1971

Thomas, D.H., 1971. On distinguishing natural from cultural bone in archaeological sites. *American Antiquity*, 36(3), pp.366–371.

- Thomas, 2010
Thomas, C.D., 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distribution*, 16, pp.488–495.
- Thorpe, 1990
Thorpe, J.E., 1990. Sea trout: an archetypal life history strategy for *Salmo trutta* L. In M. Picken & W. M. Shearer, eds. *Sea trout symposium*. Swindon Natural Environment Research Council, pp. 1–4.
- Tissot & Souchon, 2010
Tissot, L. & Souchon, Y., 2010. Synthèse des tolérances thermiques des principales espèces de poissons des rivières et fleuves de plaine de l'Ouest européen. *Hydroécologie Appliquée*, 17, pp.17–76.
- Turrero *et al.*, 2012
Turrero, P., Horreo, J.L. & Garcia-Vazquez, E., 2012. Same old *Salmo* ? Changes in life history and demographic trends of North Iberian salmonids since the Upper Palaeolithic as revealed by archaeological remains and beast analyses. *Molecular Ecology*, 21, pp. 2318-2329.
- Torke, 1993
Torke, W. Von, 1993. Die fischerei am prähistorischen federsee. *Archäologisches korrespondenzblatt*, 23, pp.49–66.
- Utrilla, 1996
Utrilla, P., 1996. La sistematización del Magdalenienense cantábrico: una revisión histórica de los datos. In A. Moure Romanillo, ed. *El hombre fósil, 80 años después Homenaje a Hugo Obermaier*. Santander: Universidad de Cantabria. Fundación Marcelino Botín. Institute for prehistoric investigations, pp. 211–247.
- Van Neer *et al.*, 2004
Van Neer, W., Ervynck, A., Bolle, L.J. & Millner, R.S., 2004. Seasonality only works in certain parts of the year: the reconstruction of fishing seasons through otolith analysis. *International Journal of Osteoarchaeology*, 14(6), pp.457–474.
- Van Neer & Wouters, 2007
Van Neer, W. & Wouters, W., 2007. Trooz/Dorêt: La pêche attestée au Paléolithique moyen et supérieur dans la grotte Walou. *Chronique de l'Archéologie Wallonne*, 14, pp.99–100.
- Van Neer *et al.*, 2007
Van Neer, W., Wouters, W. & Germonpré, M., 2007. Fish remains from three Upper Palaeolithic cave deposits in southern Belgium. *Anthropologica et Praehistorica*, 118, pp.5–22.
- Van Neer & Ervynck, 2009
Van Neer, W. & Ervynck, A., 2009. The Holocene occurrence of the European catfish (*Silurus glanis*) in Belgium: the archaeozoological evidence. *Belgian Journal of Zoology*, 139(1), pp.70–78.
- Vanstone, 1984
Vanstone, J.W., 1984. Mainland Southwest Alaska Eskimo. In *Handbook of North American Indians*. 5. Arctic. Washington: Smithsonian Institution, pp. 224–242.
- Verneaux, 1973
Verneaux, J., 1973. *Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie*. Université de Besançon.

- Vibert, 1994
Vibert, R., 1994. Le saumon atlantique: origine et caractéristiques essentielles. In J. Gueguen & P. Prouzet, eds. *Le saumon atlantique. Biologie et gestion de la ressource*. Plouzané: Edition de l'IFREMER, pp. 11–25.
- Vilette, 1983
Vilette, P., 1983. *Avifaunes du Pleistocène final et de l'Homocène dans le sud de la France et en Catalogne*, Carcassonne: Atacina 11.
- Villa & Mahieu, 1991
Villa, P. & Mahieu, E., 1991. Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution*, 21, pp.27–48.
- Virmont, 1976
Virmont, J., 1976. La grotte de Cottier à Retournac (Haute Loire). Etude préhistorique. *Nouvelles archives du Museum national d'Histoire naturelle de Lyon*, 14, pp.5–18.
- Wagner, 2010
Wagner, J., 2010. pliocene to early Middle Pleistocene ursine bears in Europe: a taxonomic overview. *Journal of the National Museum (Prague). Natural History Series*, 179(20), pp.197–215.
- Wayre, 1979
Wayre, P., 1979. *The private life of the Otter*, London: Batsford.
- Wedekind & Küng, 2010
Wedekind, C. & Küng, C., 2010. Shift of spawning season and effects of climate warming on developmental stages of a grayling (Salmonidae). *Conservation Biology*, 24(5), pp.1418–1423.
- Weiss *et al.*, 2002
Weiss, S., Persat, H., Eppe, R., Schlötterer, C. & Uibleins, F., 2002. Complex patterns of colonization and refugio revealed for European grayling *Thymallus thymallus*, based on complete sequencing of the mtDNA control region. *Molecular Ecology*, 11, pp.1393–1407.
- Wheeler & Easton, 1978
Wheeler, A. & Easton, K., 1978. Hybrids of chub and roach (*Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*) in English rivers. *Journal of Fish Biology*, 12, pp.167–171.
- Wheeler & Jones, 1989
Wheeler, A. & Jones, A.K.G., 1989. *Fishes*, Cambridge: Cambridge Manuals in Archaeology. University Press.
- White, 1953
White, T.E., 1953. A method of calculating the dietary percentage of various food animals utilized by aboriginal peoples. *American Antiquity*, 18(4), pp.396–398.
- Wildman *et al.*, 1998
Wildman, L., O'Toole, L. & Summers, R.W., 1998. The diet and foraging behaviour of the red kite in northern Scotland. *Scottish Birds*, 19(3), pp.134–140.
- Wilkens, 1994
Wilkens, B., 1994. The importance of fishing in the economy of the Fucino Basin (Italy) from Upper Palaeolithic to Neolithic times. *Archaeofauna*, 3, pp.109–113.

•Willis *et al.*, 2007

Willis, L.M., Eren, M.I. & Rick, T.C., 2007. Does butchering fish leave cut marks? *Journal of Archaeological Science*, 35, pp.1438–1444.

•WKNARC, 2011

WKNARC, 2011. *Report of the Workshop of National Age Readings Coordinators (WKNARC)*, Boulogne-sur-Mer, France: International Council for the Exploration of the Sea, 5-9 septembre 2011.

•Yang *et al.*, 2004

Yang, D.Y., Cannon, A. & Saunders, S.R., 2004. DNA species identification of archaeological salmon bone from the Pacific Northwest Coast of North America. *Journal of Archaeological Science*, 31, pp.619–631.

•Zelditch *et al.*, 2012

Zelditch, M.L., Swiderski, D.L. & Sheets, H.D., 2012. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*, San Diego: Elsevier.

TABLE DES ILLUSTRATIONS : FIGURES

Figure 1 : Localisation des sites archéologiques ayant permis la définition du Magdalénien.	11
Figure 2 : Schéma explicatif des structurations et "faciès" du Magdalénien franco-cantabrique (Langlais 2007).	12
Figure 3 : Localisation des sites préhistoriques de la région Poitou-Charentes (modifié de Buisson-Catil & Primault 2010).	13
Figure 4 : Schéma synthétique des cadres climatiques selon les carottes glaciaires (Langlais 2007).	15
Figure 5 : Distribution de quelques mammifères européens en fonction des différents biotopes (Griggo 1996).	16
Figure 6 : Localisation des sites archéologiques ayant fourni des restes ichtyofauniques (modifié de Cravinho 2009) et géologie de la région (extrait et modifié de la carte géologique de la France BRGM et IGN).	18
Figure 7 : Localisation géographique d'Antigny et vue extérieure de la grotte du Taillis des Coteaux (© E. Guillaud) [carte modifiée de cmap.com].	19
Figure 8 : Plan général du site du Taillis des Coteaux (modifié de Primault et al. 2013).	21
Figure 9 : Stratigraphie synthétique du site du Taillis des Coteaux (Primault et al. 2013).	22
Figure 10 : Localisation et vue du site de La Piscine :	30
Figure 11 : Post-fouille du site de La Piscine (© Archives P. Marcel) :	31
Figure 12 : Exemples de vestiges archéologiques découverts sur le site de La Piscine :	32
Figure 13 : Schéma de localisation des zones fouillées sur le site de La Piscine (modifié de Delage 2011) :	33
Figure 14 : Coupe stratigraphique du site de La Piscine datant de 1975 (modifié de Marcel 1975).	34
Figure 15 : Répartition des sites ayant fourni des fossiles directeurs (modifié de Cravinho 2009 ; Delage 2011) [carte modifiée de cmap.com].	34
Figure 16 : Zonations écologiques des poissons d'eau douce (modifié de Onema 2010).	37
Figure 17 : Localisation du sous-bassin de la Gartempe au sein du bassin versant de la Loire (modifié de Buisson 2010).	40
Figure 18 : La Gartempe à proximité du site archéologique du Taillis des Coteaux (Antigny) (© E. Guillaud).	41
Figure 19 : Cycle biologique de la truite de rivière et de la truite de mer (modifié de Baglinière & Maisse 1991).	45
Figure 20 : Cycle biologique du saumon (modifié de http://www.saumon-sauvage.org).	46
Figure 21 : Cycle biologique de l'anguille (modifié de Henkel et al. 2012). Les étoiles représentent les métamorphoses de l'anguille.	49
Figure 22 : Images CT-scan (© M. Garcia Sanz) :	58
Figure 23 : Radiographie de vertèbres précaudales (à gauche) et caudales (à droite) de Salmonidae :	58
Figure 24 : Dessin schématique du squelette de la truite arc-en-ciel (modifié de Deschamps 2008).	61
Figure 25 : Alignement des coordonnées brutes par la méthode Procuste :	62
Figure 26 : Description de la géométrie d'une vertèbre précaudale et caudale de <i>Salmo trutta trutta</i> (Icos 00615).	63
Figure 27 : Représentation schématique de l'axe vertébral de la truite (modifiée de Deschamps 2008). En gris, les vertèbres utilisées pour la morphométrie géométrique.	64
Figure 28 : Résultats des ACP concernant les vertèbres précaudales (a) et caudales (b) de Salmonidae actuels.	64
Figure 29 : Localisation des mesures sur une vertèbre caudale de Salmonidae (modifié de Morales-Muñiz & Rosenlund 1979) :	66
Figure 30 : PRG d'après les 3 mesures (M1, M2, M3) prises sur le même poisson <i>Salmo trutta trutta</i> (Icos-00842) :	67
Figure 31 : Comparaison de PRG de <i>Salmo salar</i> et de <i>Salmo trutta trutta</i> de la collection de comparaison selon la mesure du diamètre antérieur dorso-ventral ou diamètre postérieur dorso-ventral (M1).	67
Figure 32 : Les trois principaux types de pièces calcifiées et osseuses (otolithe, ossement, écaille) (modifié de Coutureau & Clavel 2005).	68
Figure 33 : Corrélation entre la taille de l'écaille et la taille du poisson (modifié de Bertin 1958).	69
Figure 34 : Écaille de <i>Thymallus thymallus</i> (© E. Guillaud) :	70
Figure 35 : Impression sur film plastique d'une écaille archéologique d'ombre commun (© R. Elleboode) (à gauche : l'écaille archéologique ; à droite : l'impression sur film).	71

Figure 36 : Lecture d'une écaille archéologique d'ombre commun (© R. Elleboode).	72
Figure 37 : Relation entre la longueur totale et le rayon de l'écaille de l'ensemble des spécimens actuels d'ombre commun.	73
Figure 38 : Relation longueur totale/poids des spécimens finlandais actuels d'ombre commun.	73
Figure 39 : Croissance des spécimens actuels d'ombre commun, modèle global.	74
Figure 40 : Modèles de croissance des spécimens actuels d'ombre commun.	75
Figure 41 : Calcul de l'allongement marginal.	75
Figure 42 : Valeurs utilisées et calcul de l'allongement marginal de nos spécimens actuels d'ombre commun.	76
Figure 43 : Epreinte de loutre entière.	77
Figure 44 : Pourcentage de surfaces préservées : a) Perte osseuse absente ; b) Perte osseuse minimale (25 %) ; c) Digestion modérée (50 %) ; d) Digestion forte à extrême (75 %).	78
Figure 45 : Impact de la digestion du hibou grand-duc sur des ossements de truite commune (modifié de Rambaud 2004) :	87
Figure 46 : Impact de la digestion de la loutre sur des vertèbres de truites (© E. Guillaud) :	92
Figure 47 : Traces de mastication sur des vertèbres de harengs (a, b) et d'anguilles (c, d). Clichés MEB, échelle 100 microns (modifié de Wheeler & Jones 1989) :	93
Figure 48 : Quelques représentations de poissons dans l'art paléolithique (Citerne 2003) :	97
Figure 49 : Teneurs isotopiques en carbone et azote du collagène osseux de mammifères consommant différents types de protéines disponibles pour les hominidés en milieux tempérés et froids. Il s'agit de valeurs moyennes qui peuvent subir des variations liées aux conditions environnementales locales (modifié de Bocherens 1999).	98
Figure 50 : Outils portant des traces de traitement du poisson :	99
Figure 51 : Radiographie de vertèbres archéologiques de Salmonidae. Le numéro correspond à l'identifiant donné lors de l'étude de la vertèbre (en haut et au milieu : vertèbres précaudales ; en bas : vertèbres caudales).	100
Figure 52 : Reconstitution du poids des individus archéologiques retrouvés sur le site de La Piscine.	105
Figure 53 : Reconstitution du poids des Salmonidae archéologiques retrouvés sur le site de La Piscine.	106
Figure 54 : Localisation des zones de fouilles du site de La Piscine (modifié de Delage 2011).	106
Figure 55 : Poids des spécimens archéologiques recalculés en fonction de l'âge sur le site du Taillis des Coteaux.	112
Figure 56 : Reconstitution du poids des individus archéologiques du site du Taillis des Coteaux.	112
Figure 57 : Détail de la reconstitution du poids des Cyprinidae archéologique du site du Taillis des Coteaux.	113
Figure 58 : Détail de la reconstitution du poids des Salmonidae archéologique du site du Taillis des Coteaux.	113
Figure 59 : Eléments squelettiques conservés et retrouvés après enfouissement (squelette de perche modifié de Coutureau & Clavel 2005).	115
Figure 60 : Répartition spatiale de l'ichtyofaune (ensemble II) sur le site du Taillis des Coteaux.	118
Figure 61 : Répartition spatiale des restes de saumon dans l'ensemble II sur le site du Taillis des Coteaux.	120
Figure 62 : Répartition spatiale de l'ichtyofaune (ensemble III) sur le site du Taillis des Coteaux.	122
Figure 63 : Répartition spatiale des restes de Salmo salar dans l'ensemble III sur le site du Taillis des Coteaux.	123
Figure 64 : AFC - Relation entre les couches de l'ensemble III (III, III GF, IIIa, IIIb, IIIc, IIIe) et l'ichtyofaune identifiée sur le site du Taillis des Coteaux.	124
Figure 65 : AFC - répartition spatiale de l'ichtyofaune sur le site du Taillis des Coteaux selon les zones « avant-grotte » et « entrée-grotte ».	125
Figure 66 : AFC - Répartition chronologique de l'ichtyofaune sur le site du Taillis des Coteaux en fonction des couches de l'ensemble II (IIb, IIc, IIe, II f et IIg).	125
Figure 67 : Répartition spatiale des vestiges de l'ensemble II du site du Taillis des Coteaux.	127
Figure 68 : Répartition spatiale des vestiges de l'ensemble III du site du Taillis des Coteaux.	128
Figure 69 : Amas d'écailles provenant d'un quart de m ² (IIIa-E10.sc.1) sur le site du Taillis des Coteaux (à gauche) et comparaison d'écailles archéologiques et actuelles (à droite) d'ombre commun.	129
Figure 70 : Reconstitution de la vitesse de croissance des spécimens archéologiques d'ombre commun du Taillis des Coteaux.	129
Figure 71 : Reconstitution de la saisonnalité de capture des spécimens archéologiques d'ombre commun du Taillis des Coteaux selon la saisonnalité des spécimens actuels.	130
Figure 72 : Déformation d'une vertèbre de truite par la loutre (© E. Guillaud) :	133

<i>Figure 73 : Modification d'un prémaxillaire de truite (MEB, échelle : 1mm) après digestion par la loutre (© E. Guillaud & M. Lemoine) :</i>	133
<i>Figure 74 : Fragmentation et perte osseuse sur des vertèbres de truite après digestion par une loutre (© E. Guillaud) :</i>	134
<i>Figure 75 : Eléments squelettiques avant et après digestion par la loutre (squelette de perche modifié de Coutureau & Clavel 2005).</i>	136
<i>Figure 76 : Paléoclimat en Europe pendant la dernière grande glaciation (Labeyrie 2006).</i>	140
<i>Figure 77 : Inventaire des sites du Paléolithique supérieur d'Europe de l'Ouest ayant livré des restes ichtyofauniques [carte modifiée de cmap.com].</i>	141
<i>Figure 78 : Découvertes de restes archéologiques de Thymallus thymallus et répartition actuelle de l'espèce en France.</i>	142
<i>Figure 79 : Découvertes de restes archéologiques de Salmo trutta et répartition actuelle de l'espèce en France.</i>	143
<i>Figure 80 : Découvertes de restes archéologiques de Salmo salar et répartition actuelle de l'espèce en France.</i>	144
<i>Figure 81 : Cératohyal de corégone (© E. Guillaud) (échelle : 2cm) :</i>	144
<i>Figure 82 : Vertèbres caudales d'anguille (© E. Guillaud) (échelle : 1 cm) :</i>	145
<i>Figure 83 : Vertèbres précaudales de flet (© E. Guillaud) (échelle : 1 cm) :</i>	146
<i>Figure 84 : AFC - relations entre les différents vestiges fauniques et lithiques de l'ensemble II du Taillis des Coteaux.</i>	150
<i>Figure 85 : Contour osseux à deux perforations du niveau I du Taillis des Coteaux (© J. Airvaux).</i>	151
<i>Figure 86 : Traces aviaires découvertes sur le site du Taillis des Coteaux :</i>	153
<i>Figure 87 : Relation poids/taille de l'ombre commun en vallée de Joux entre 2009 et 2011 (Grimardias & Cattaneo 2011).</i>	157
<i>Figure 88 : Courbes de croissance d'ombres communs issus de différentes populations (Grimardias & Cattaneo 2011).</i>	158
<i>Figure 89 : Croissance moyenne de l'ombre commun dans neuf bassins hydrographiques du nord de la Finlande (Keränen & Savikko 2009).</i>	159
<i>Figure 90 : Variation de la croissance mensuelle des ombres de l'Orbe pour l'année 1997 (NR = 111 écailles) (Paquet 2002).</i>	159
<i>Figure 91 : Croissance des ombres dans les rivières européennes (Paquet 2002).</i>	160
<i>Figure 92 : Modèles de croissance des ombres en fonction des zones géographiques (Paquet 2002 et données de notre étude).</i>	162
<i>Figure 93 : Modèles de croissance des ombres provenant de rivières européennes et spécimens archéologiques du Taillis des Coteaux.</i>	163

TABLE DES ILLUSTRATIONS : TABLEAUX

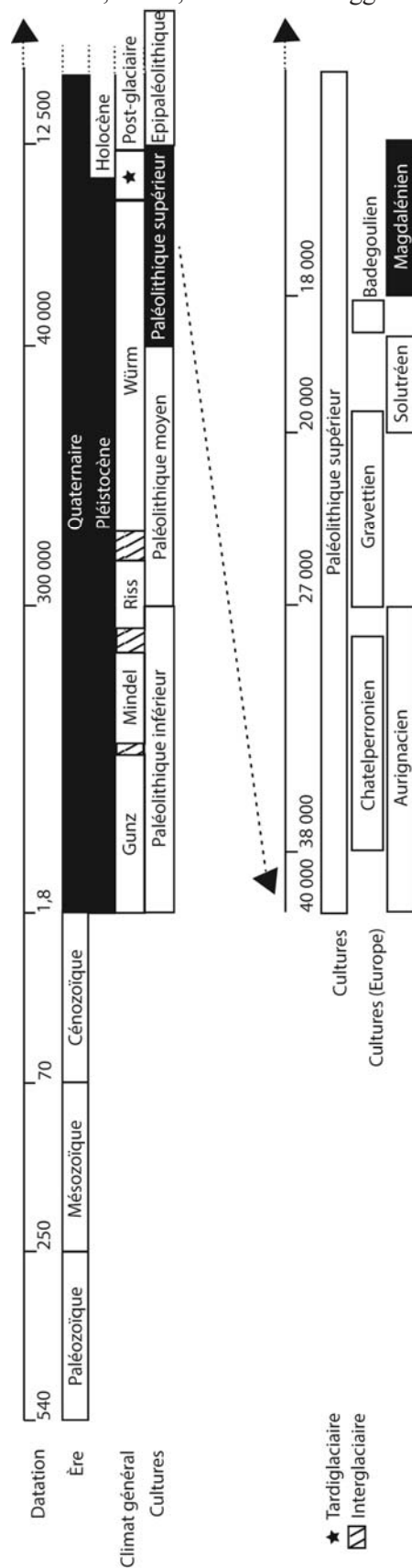
<i>Tableau 1 : Champs définis dans le tableur Excel[®] pour faciliter l'étude et l'analyse du matériel.</i>	53
<i>Tableau 2 : Informations concernant les spécimens étudiés (identifiant, réattribution spécifique, longueur totale et poids de l'individu, provenance, date de collecte et nom du collecteur).</i>	60
<i>Tableau 3 : Consommation de poissons par le hibou grand-duc (exemples sur la France, l'Espagne, la Slovaquie/Pologne, la Suisse, la Suède, la Finlande et la Laponie).</i>	86
<i>Tableau 4 : Analyses de variances (MANOVA et ANOVA) sur les modèles actuels de Salmonidae.</i>	101
<i>Tableau 5n: Discrimination des vertèbres de Salmonidae du modèle complet actuel selon la méthode des AFD et des KNN.</i>	102
<i>Tableau 6 : Taux de discrimination sur les modèles actuels fragmentés de Salmonidae.</i>	102
<i>Tableau 7 : Spectre faunique du site de La Piscine et analyse quantitative (nombre de restes, pourcentage de nombre de restes, nombre minimum d'individus, poids de restes).</i>	104
<i>Tableau 8 : Nombre de restes et estimation de poids par taxons pour la zone « Talus ouest » du site de La Piscine.</i>	107
<i>Tableau 9 : Nombre de restes et estimation de poids par taxons pour la zone « Cavité » du site de La Piscine.</i>	107
<i>Tableau 10 : Nombre de restes et estimation de poids par taxons pour la zone « Abri-sous-roche » du site de La Piscine.</i>	108
<i>Tableau 11 : Nombre de restes et estimation de poids par taxons pour la zone « Sondages » du site de La Piscine.</i>	108
<i>Tableau 12 : Nombre de restes d'écailles par couche sur le site du Taillis des Coteaux.</i>	109
<i>Tableau 13 (page suivante) : Nombre de restes osseux et minimum d'individus par couche et par taxon sur le site du Taillis des Coteaux.</i>	109
<i>Tableau 14 : Estimation de l'âge des spécimens archéologiques du Taillis des Coteaux.</i>	111
<i>Tableau 15 : Estimation de la taille et du poids des spécimens archéologiques du Taillis des Coteaux.</i>	112
<i>Tableau 16 : Pourcentage de poissons retrouvés au sein du matériel faunique du Taillis des Coteaux.</i>	116
<i>Tableau 17 : Présence/absence des spécimens ichtyofauniques sur le site du Taillis des Coteaux.</i>	117
<i>Tableau 18 : Détermination et nombre de restes contenus dans les épreintes de loutre.</i>	132

ANNEXES

1. Echelle géologique	218
2. Potentiels accumulateurs.....	220
3. Corpus d'écailles d'ombres communs actuels.....	224
4. Réattribution des vertèbres de salmonidés archéologique selon la méthode des KNN.....	226
5. Répartition spatiale des autres faunes et du lithique.....	230
6. Article au sujet des accumulations faites par la loutre.....	236
7. Localisation des sites archéologiques.....	252
8. Biogéographie des espèces étudiées.....	264
9. Evolution des espèces piscicoles de la Gartempe.....	266
10. Cours d'eau choisis pour l'étude de la croissance de l'ombre commun.....	268
11. Identifiants des échantillons utilisés en ADN ancien.....	270

1. Echelle géologique

Localisation chronologique des périodes concernant notre étude (en noir). Les datations sont données pour information (modifié de Odin 1994 ; 2007 ; Gradstein & Ogg 2012).



2. Potentiels accumulateurs.

Famille	Espèce	Climat	Habitat	Régime alimentaire	Abri	Taille proie	Degré de digestion	Extinction
Ursidae	<i>Ursus arctos</i>	Tempéré - froid	Semi-forestier	Omnivore - charognard	Grotte	I-II	5	-
	<i>Ursus spelaeus</i>	Ubiquiste - froid		Végétarien		-	NA	Autour de 20 000 ans BP
Felidae	<i>Leo spelaea</i>	Tempéré	Forestier	Chasseur (charognard)	Terrier - grotte	0-I	5	Autour de 16 500 ans BP
	<i>Panthera leo</i>	Ubiquiste	Ubiquiste - milieu ouvert	Chasseur - charognard	Arbre - Rocher	I-IV	5	-
	<i>Panthera pardus</i>						5	-
	<i>Lynx lynx</i>						5	
Hyenidae	<i>Crocuta spelaea</i>	Ubiquiste	Ubiquiste - milieu ouvert	Chasseur - charognard	Grotte	I-V	5	Autour de 14 000 ans BP
Canidae	<i>Canis lupus</i>	Ubiquiste	Ubiquiste	Chasseur - charognard	Terrier - abri	I-IV	5	-
	<i>Vulpes vulpes</i>	Tempéré	Ubiquiste - marais	Chasseur - charognard	Terrier	0-I	5	-
	<i>Alopex lagopus</i>	Froid	Toundra - zones côtières	Opportuniste	Terrier	0-I	5	
	<i>Meles meles</i>	Ubiquiste	Forestier	Omnivore - charognard	Terrier	0-I	5	-
Mustelidae	<i>Gulo gulo</i>	Tempéré - froid	Forestier	Omnivore	Tanière	0-II	5	-
	<i>Martes sp.</i>	Tempéré	Forestier	Omnivore - charognard	Terrier - abri	0-I	5	-
	<i>Lutra lutra</i>	Tempéré	Semi-aquatique	Piscivore	Tanière	0-I	5	-
	<i>Mustela sp.</i>	Tempéré	Forestier Semi-aquatique	Omnivore - charognard	Abri	0-I	5	-

Carnivores pouvant jouer un rôle dans l'accumulation de faune en contexte karstique.

Ces cinq familles sont contemporaines des hommes paléolithiques d'Europe de l'Ouest

(**en gras** : les espèces pouvant consommer exceptionnellement du poisson ; **en gras souligné** : les espèces majoritairement piscivore ; NA : non renseigné) (Andrews 1990 ; Brugal & Fosse 2004 ; Bocherens *et al.* 2011 ; Bon 2011 ; Diedrich 2012 ; Fourvel 2012)

Famille	Espèce	Habitat	Régime alimentaire	Nidification	Taille proie
Accipitridae	<i>Aquila chrysaetos</i>	Ubiquiste	Carnivore	Falaise	-
	<i>Gypaetus barbatus</i>	Environnement montagnard	Charognard	Falaise	-
	<i>Haliaeetus albicilla</i> *	Ubiquiste - toundra	Gibier d'eau - Piscivore	Grand arbre, falaise	Pouvant aller jusqu'à plusieurs kilogrammes
	<i>Aquila clanga</i>	Forestier	Carnivore - Piscivore	Grand arbre	NA
	<i>Aquila pomarina</i>	Forestier	Opportuniste	Arbre	NA
	<i>Milvus milvus</i>	Forestier	Opportuniste	Arbre	NA
	<i>Milvus migrans</i>	Ubiquiste	Piscivore	Grand arbre, nid abandonné	10-20 cm
	<i>Anas platyrhynchos</i>	Zones humides	Végétarien	Au sol ou dans un creux d'arbre	-
Anatidae	<i>Merqus cf. serrator</i>	Forestier Lacs et cours d'eau lents	Piscivore-insectivore	Nicheur arboricole	8-10 cm
	<i>Anser</i> sp	-	-	-	-
	<i>Cygnus</i> sp	-	-	-	-
Corvidae	<i>Pyrrhocorax graculus</i>	Environnement montagnard	Invertébrés	Falaise ou ravin rocheux	-
	<i>Corvus corax</i>	Ubiquiste	Charognard	Falaise ou grand arbre	-
Gaviidae	<i>Gavia immer</i>	Toundra	Piscivore	Sur les rives	~ 25 cm
Phalacrocracidae	<i>Phalacrocorax carbo</i> *	Ubiquiste	Piscivore	Falaise	10-35 cm
Phasianidae	<i>Lagopus lagopus</i>	Toundras et forêts	Végétarien	Dépression au sol	-
	<i>Tetrao tetrix</i>	Taïga	Végétarien	-	-
	<i>Lagopus mutus</i>	Ubiquiste	Végétarien	A terre dans une dépression peu profonde	-
Pandionidae	<i>Pandion haliaetus</i> *	Ubiquiste	Piscivore	Grand arbre, rocher escarpé	20-35 cm
Podicipédidae	<i>Podiceps cristatus</i>	Ubiquiste - plans d'eau	Piscivore	Sur le cours d'eau, affleurant la surface	~ 12 cm (cyprinidés)

						essentiellement)
Strigidae	<i>Bubo bubo</i> *	Environnement montagnard	Opportuniste	Paroi rocheuse, tronc d'arbre, nid abandonné...	Jusqu'à 50 cm	
	<i>Strix aluco</i>	Forestier	Carnivore	Tronc d'arbre	-	
	<i>Asio otus</i>	Forestier	Opportuniste	Nid abandonné	-	
	<i>Nyctea scandiaca</i>	Toundra arctique	Carnivore	Dépression du sol au bord d'un affleurement	-	
Tytonidae	<i>Tyto alba</i>	Milieu ouvert	Opportuniste	Rocher	-	

Synthèse des oiseaux présents au Paléolithique supérieur et au Taillis des Coteaux pouvant avoir joué un rôle dans l'accumulation des restes ichtyofauniques

(**en gras** : exploité par l'homme paléolithique / en souligné : espèces présentes au Taillis des Coteaux / * : espèces pouvant avoir consommé nos poissons)
(Géroudet 1978 ; Vilette 1983 ; Laroulandie 2003 ; 2004 ; 2008 ; Rambaud 2004 ; Russ 2010 ; Oiseau.net)

3. Corpus d'écailles d'ombres communs actuels

Identifiant	Pays	Provenance	Date de capture	Collecteur	Âge	Lt (mm)	P (g)
OM_FR_0001	France	Pranlac	14.05.2008	H. Persat	3	322	-
OM_FR_0002	France	Pranlac	14.05.2008	H. Persat	3	329	-
OM_FR_0003	France	Pranlac	14.05.2008	H. Persat	3	312	-
OM_FR_0004	France	Pranlac	14.05.2008	H. Persat	4	360	-
OM_FR_0005	France	Pranlac	14.05.2008	H. Persat	1	145	-
OM_FR_0006	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	329	-
OM_FR_0007	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	323	-
OM_FR_0008	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	4	309	-
OM_FR_0009	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	325	-
OM_FR_0010	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	378	-
OM_FR_0011	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	323	-
OM_FR_0012	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	308	-
OM_FR_0013	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	322	-
OM_FR_0014	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	6	383	-
OM_FR_0015	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	5	315	-
OM_FR_0016	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	322	-
OM_FR_0017	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	4	337	-
OM_FR_0018	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	4	302	-
OM_FR_0019	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	4	340	-
OM_FR_0020	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	4	371	-
OM_FR_0021	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	1	162	-
OM_FR_0022	France	Pranlac	02.07.2008	H. Persat	3	336	-
OM_FI_1	Finlande	Vaskojoki	12.09.2006	A. Saviko	7	493	1000
OM_FI_2	Finlande	Vaskojoki	08.09. 2006	A. Saviko	7	407	560
OM_FI_3	Finlande	Vaskojoki	09.09.2006	A. Saviko	8	457	800
OM_FI_4	Finlande	Vaskojoki	09.09.2006	A. Saviko	8	461	850
OM_FI_5	Finlande	Vaskojoki	09.09.2006	A. Saviko	8	944	710
OM_FI_6	Finlande	Rommaeno	05.07.2005	A. Saviko	7	50	1375
OM_FI_7	Finlande	Rommaeno	05.07.2005	A. Saviko	8	490	1150
OM_FI_8	Finlande	Rommaeno	04.07.2006	A. Saviko	7	460	970
OM_FI_9	Finlande	Rommaeno	09.07.2004	A. Saviko	8	495	1190
OM_FI_10	Finlande	Rommaeno	07.07.2005	A. Saviko	7	481	1140
OM_FI_11	Finlande	Näätämö	16.08.2009	A. Saviko	9	498	950
OM_FI_12	Finlande	Näätämö	18.08.2008	A. Saviko	9	462	900
OM_FI_13	Finlande	Näätämö	19.08.2008	A. Saviko	8	427	650
OM_FI_14	Finlande	Näätämö	19.08.2008	A. Saviko	7	436	720
OM_FI_15	Finlande	Näätämö	20.08.2008	A. Saviko	8	463	860
OM_FI_16	Finlande	Juutua	07.08.2008	A. Saviko	8	425	700
OM_FI_17	Finlande	Juutua	12.06.2005	A. Saviko	9	463	725
OM_FI_18	Finlande	Juutua	30.08.2003	A. Saviko	8	410	510
OM_FI_19	Finlande	Juutua	28.06.2005	A. Saviko	7	378	500
OM_FI_20	Finlande	Juutua	07.08.2009	A. Saviko	8	447	720
OM_SU_0001	Suisse	St-Barthélemy	05.08.1997	F. Hoffmann	3	284	-

OM_SU_0002	Suisse	Vallée de Joux	27.03.1997	F. Hoffmann	5	427	-
OM_SU_0003	Suisse	Vallée de Joux	09.10.1997	F. Hoffmann	3	305	-
OM_SU_0004	Suisse	Vallée de Joux	27.03.1997	F. Hoffmann	4	368	-
OM_SU_0005	Suisse	Vallée de Joux	20.08.1997	F. Hoffmann	2	315	-
OM_SU_0006	Suisse	Vallée de Joux	17.06.1997	F. Hoffmann	2	290	-
OM_SU_0007	Suisse	St-Barthélemy	14.06.1996	F. Hoffmann	4	304	-
OM_SU_0008	Suisse	STEP	20.03.1996	F. Hoffmann	4	317	-
OM_SU_0009	Suisse	St-Barthélemy	20.03.1996	F. Hoffmann	3	260	-
OM_SU_0010	Suisse	Eclagnens	14.06.1996	F. Hoffmann	1	187	-
OM_SU_0011	Suisse	Eclagnens	16.05.1997	F. Hoffmann	2	267	-
OM_SU_0012	Suisse	Eclagnens	16.05.1997	F. Hoffmann	2	227	-
OM_SU_0013	Suisse	STEP	05.08.1997	F. Hoffmann	1	199	-
OM_SU_0014	Suisse	Vallée de Joux	17.06.1997	F. Hoffmann	1	189	-
OM_SU_0015	Suisse	Vallée de Joux	20.08.1997	F. Hoffmann	1	227	-
OM_SU_0016	Suisse	Vallée de Joux	09.10.1997	F. Hoffmann	1	235	-
OM_SUE_0001	Suède	Kaitum	08.2005	H. Persat	3	330	-
OM_SUE_0002	Suède	Kaitum	08.2005	H. Persat	5	410	-
OM_SUE_0003	Suède	Vindelalven	08.2005	H. Persat	6	370	-
OM_SUE_0004	Suède	Tjulan	08.2005	H. Persat	4	380	-
OM_SUE_0005	Suède	Tjulan	08.2005	H. Persat	3	350	-
OM_SUE_0006	Suède	Vindelalven	08.2005	H. Persat	6	450	-
OM_SUE_0007	Suède	Kaitum	08.2005	H. Persat	8	510	-
OM_SUE_0008	Suède	Kaitum	08.2005	H. Persat	7	440	-
OM_SUE_0009	Suède	Marsan	08.2005	H. Persat	2	290	-
OM_SUE_0010	Suède	Marsan	08.2005	H. Persat	2	240	-

Information concernant les écailles d'ombre commun utilisées dans le cadre des études scalimétriques

4. Réattribution des vertèbres de salmonidés archéologique selon la méthode des KNN

Réattribution précaudale complète		
Identifiant vertèbres archéologiques	Réattribution	Poids réattribué
tdc04-S2000-VId-765.1.jpg	<i>S. trutta</i>	70
tdc04-S2000-VIg-569.1.jpg	<i>S. trutta</i>	70
tdc04-S2000-VIg-596.1.jpg	<i>S. trutta</i>	70
tdc04-S2000-VIg-605.1.jpg	<i>S. trutta</i>	70
tdc09-IIIC-F10-433B.jpg	<i>S. trutta</i>	70
tdc08-IIIB-E9-336.jpg	<i>S. trutta</i>	100
tdc04-S2000-VIg-554.1.jpg	<i>S. trutta</i>	200
tdc04-S2000-VIe-884.1.jpg	<i>S. trutta</i>	600
tdc06-IIIA-F15-34.jpg	<i>S. trutta</i>	600
tdc07-IIIB-F10-374A.jpg	<i>S. trutta</i>	600
tdc06-IIIA-F10-20A.jpg	<i>S. trutta</i>	700
tdc04-S2000-VIe-816.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIe-857.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIe-859.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIebase-904.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIebase-914.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIg-621.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIi-934.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIi-936.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc08-IIIB-E9-330A.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc09-IIIA-D11-65E.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc09-IIIC-G9-406E.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc10-IIIA-F14-47A.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc11-IIIC-E10-485A.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc2011-III-E14-533.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIg-568.1.jpg	<i>S. trutta</i>	900
tdc04-S2000-VIg-604.1.jpg	<i>S. trutta</i>	900
tdc08-IIIB-F9-344B.jpg	<i>S. trutta</i>	900
tdc11-IIIC-E10-487C.jpg	<i>S. trutta</i>	900
tdc11-IIIA-E15-488.jpg	<i>S. salar</i>	1000
tdc04-S2000-VIe-876.1.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
tdc04-S2000-VIebase-913.1.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
tdc04-S2000-VIg-567.1.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
tdc04-S2000-VIi-957.1.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
tdc05-E14-IIIf-748.1.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
tdc06-IIIA-G16-59.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
tdc04-S2000-VIe-821.1.jpg	<i>S. trutta</i>	1200
339-TDC09-AG-IIIB-E10-sc2.jpg	<i>S. salar</i>	3000
33-TDC06-IIh-F15-sc2.jpg	<i>S. salar</i>	3200
510-TDC11-EG-III-E14.jpg	<i>S. salar</i>	4500
486-TDC11-AG-IIIC-E10-sc3.jpg	<i>S. salar</i>	5000
781-TDC01-VId-S2000.jpg	<i>S. salar</i>	5000
469-TDC11-AG-IIIC-I8-sc4.jpg	<i>S. salar</i>	7000

627-TDC04-VIg-S2000.jpg	<i>S. salar</i>	7000
512-TDC11-EG-III-E14-GF4-sc1.jpg	<i>S. salar</i>	8000
513-TDC11-EG-III-E14-sc3.jpg	<i>S. salar</i>	8000
tdc06-IIIA-F15-33.jpg	<i>S. salar</i>	3200
167: tdc05-IIIA-G16-63.jpg	<i>S. salar</i>	8000

Réattribution précaudale moitié haute		
Identifiant vertèbres archéologiques	Réattribution	Poids réattribué
456-TDC11-AG-IIIC-E9-sc2.jpg	<i>S. salar</i>	7000
968-TDC01-VIb-S2000.jpg	<i>S. salar</i>	7000
518-TDC09-EG-III-G16-sc3.jpg	<i>S. salar</i>	8000
63-TDC05-IIh-G16-sc4.jpg	<i>S. salar</i>	8000
971-TDC04-VIcd-S2000.jpg	<i>S. salar</i>	8000

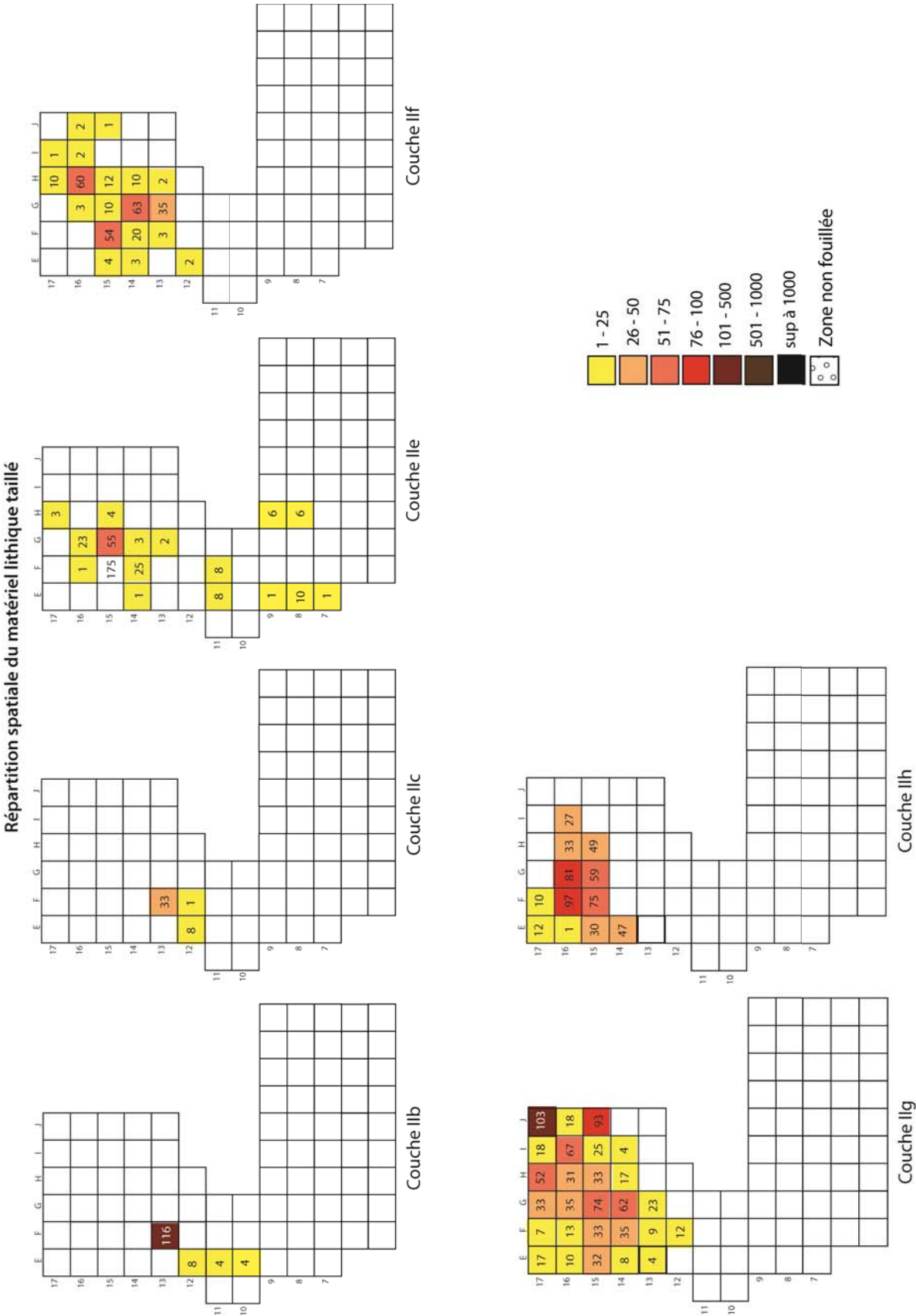
Réattribution précaudale moitié gauche		
Identifiant vertèbres archéologiques	Réattribution	Poids réattribué
342-TDC07-AG-IIIB-F9-sc1.jpg	<i>S. salar</i>	3000
98-TDC10-EG-IIIA-E14-sc2.jpg	<i>S. salar</i>	7000
1345a-TDC12-AG-IIIE-F9-sc3.jpg	<i>S. salar</i>	8000

Réattribution caudale complète		
Identifiant vertèbres archéologiques	Réattribution	Poids réattribué
tdc05-S2000-VIh-982.1.jpg	<i>S. trutta</i>	50
tdc11-IIIC-E10-485.jpg	<i>S. trutta</i>	400
tdc08-IIIB-F9-345A.jpg	<i>S. trutta</i>	600
tdc10-IIIA-E11-2A.jpg	<i>S. trutta</i>	600
tdc04-S2000-VIe-802.1.jpg	<i>S. trutta</i>	700
tdc09-IIIB-F11-395A.jpg	<i>S. trutta</i>	700
tdc09-IIIC-G9-406C.jpg	<i>S. trutta</i>	700
tdc06-IIIB-E9-323A.jpg	<i>S. salar</i>	800
tdc04-E11-IIebase-1035.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-IIIA-E10-126.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIc-717.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIc-729.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIc-730.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VII-940.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc06-E12-IIIf-750.1.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-S2000-VIebase-916.1.jpg	<i>S. trutta</i>	900
tdc09-IIIB-E10-389B.jpg	<i>S. trutta</i>	900

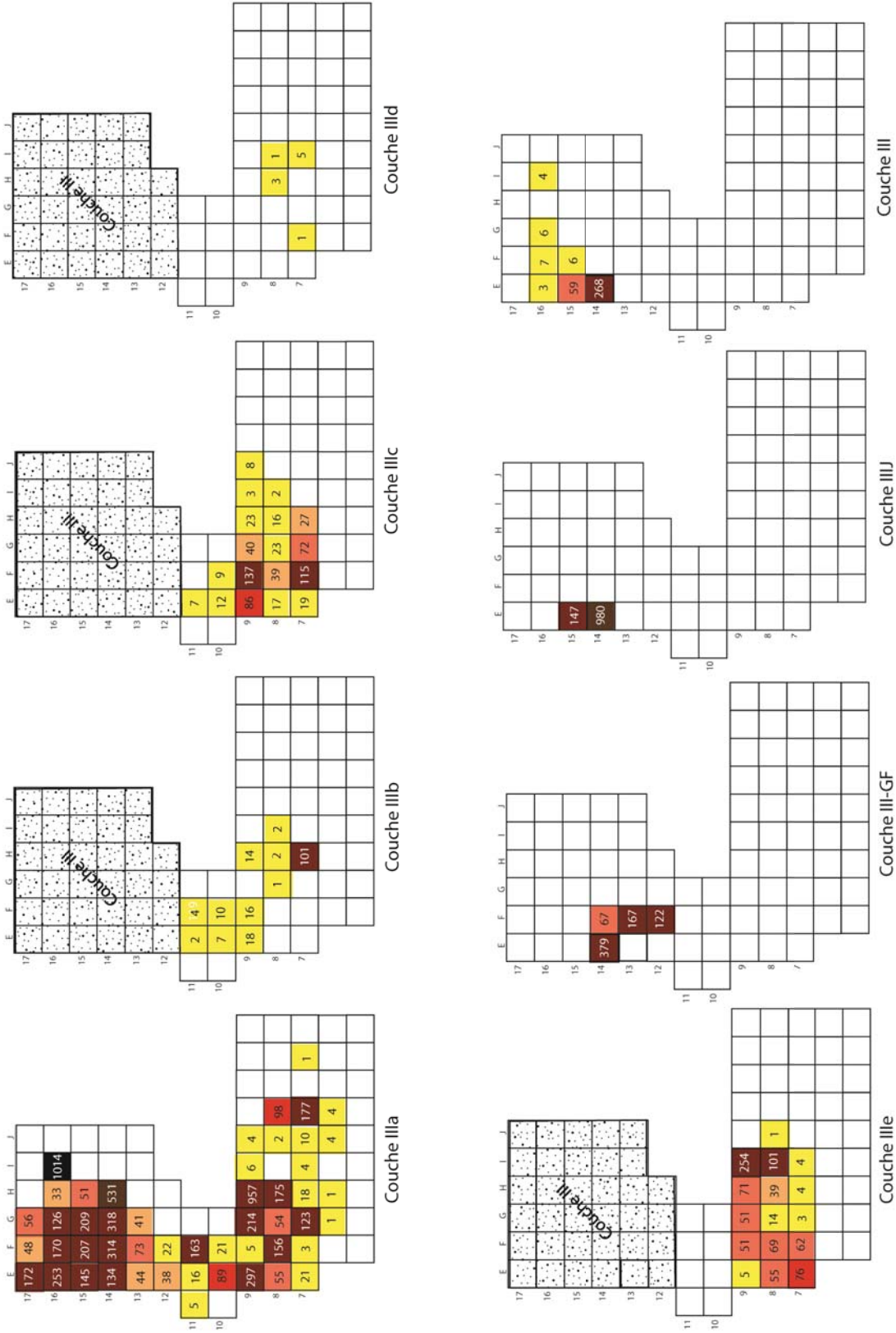
Réattribution caudale fragmentée		
Identifiant vertèbres archéologiques	Réattribution	Poids réattribué
<u>Sans le landmark 1</u>		
tdc09-IIIB-E10-389A.jpg	<i>S. trutta</i>	900
<u>Sans le landmark 2</u>		
tdc04-S2000-VIe-977.1.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
tdc08-IIIB-F9-350A.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
tdc09-IIIA-D11-65A.jpg	<i>S. trutta</i>	1200
<u>Sans le landmark 3</u>		
tdc07-IIIB-357A.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
<u>Sans le landmark 4</u>		
tdc04-S2000-VIe-854.1.jpg	<i>S. salar</i>	700
tdc09-IIIA-D11-65C.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
<u>Sans les landmarks 1 et 2</u>		
tdc09-IIIB-E10-387A.jpg	<i>S. trutta</i>	800
tdc04-IIIA-G16-58.jpg	<i>S. trutta</i>	1000
<u>Sans les landmarks 1 et 4</u>		
tdc09-IIIC-F10-433A.jpg	<i>S. trutta</i>	800
<u>Sans les landmarks 1, 2, 3 et 4</u>		
tdc04-S2000-VIe-805.1.jpg	<i>S. trutta</i>	500
tdc08-IIIB-F9-344A.jpg	<i>S. trutta</i>	500
tdc09-IIIB-F11-395B.jpg	<i>S. trutta</i>	700
tdc08-IIIB-E9-330C.jpg	<i>S. trutta</i>	800

Réattribution des vertèbres archéologiques faite par le biais de la méthode KNN en morphométrie géométrique

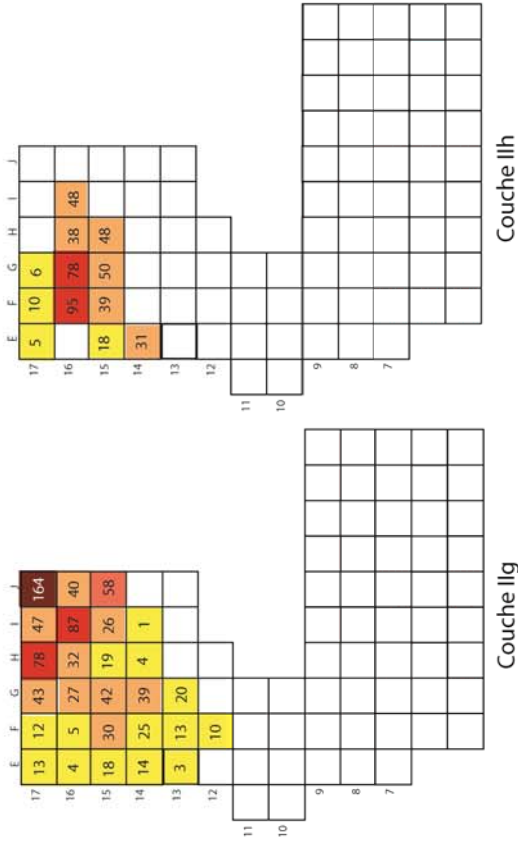
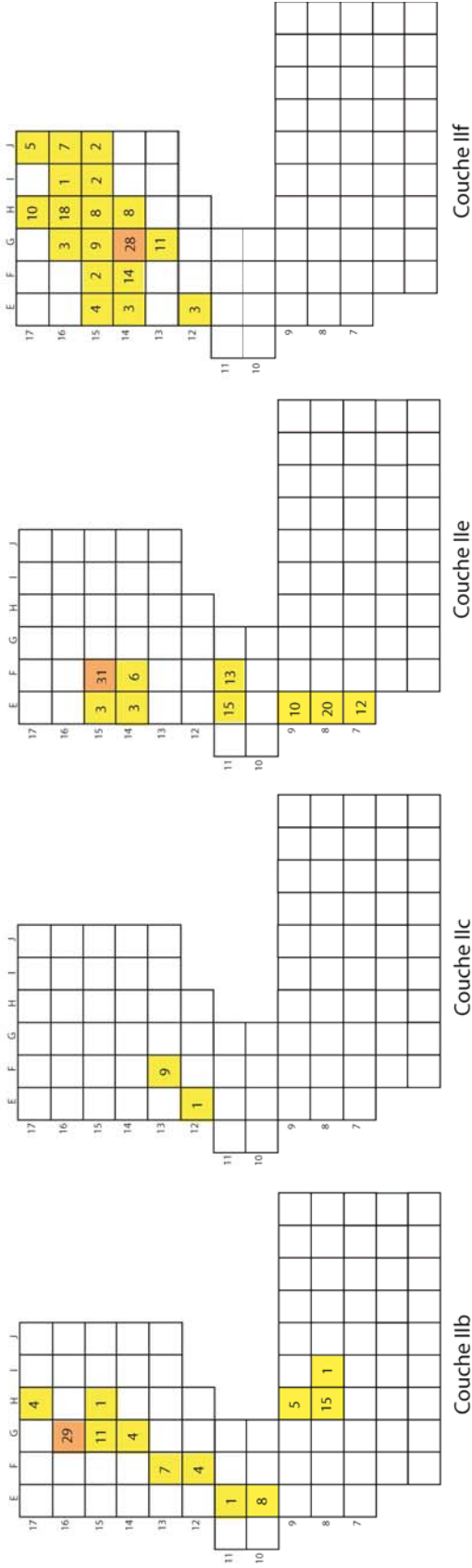
5. Répartition spatiale des autres faunes et du lithique du Taillis des Coteaux.



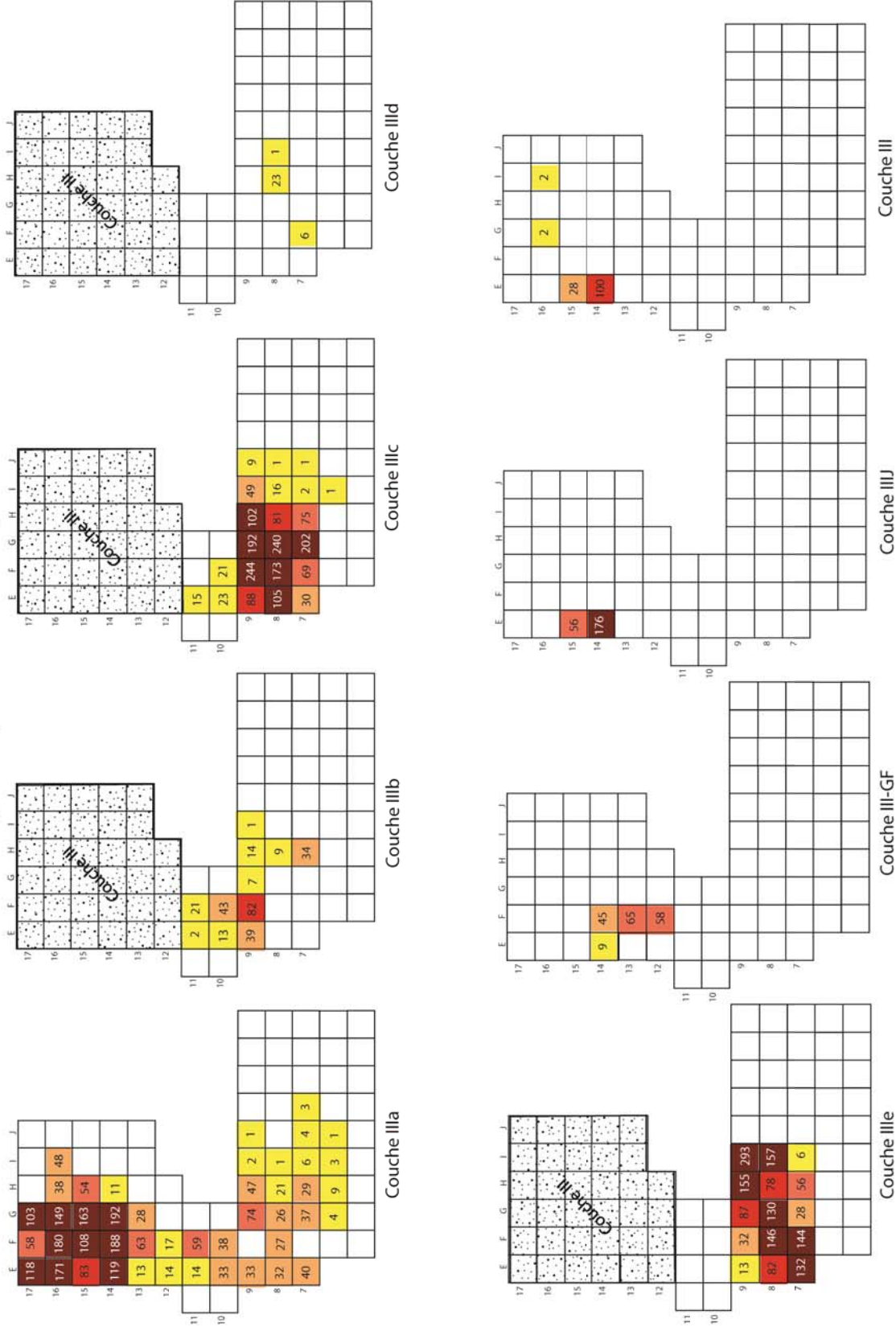
Répartition spatiale du matériel lithique taillé



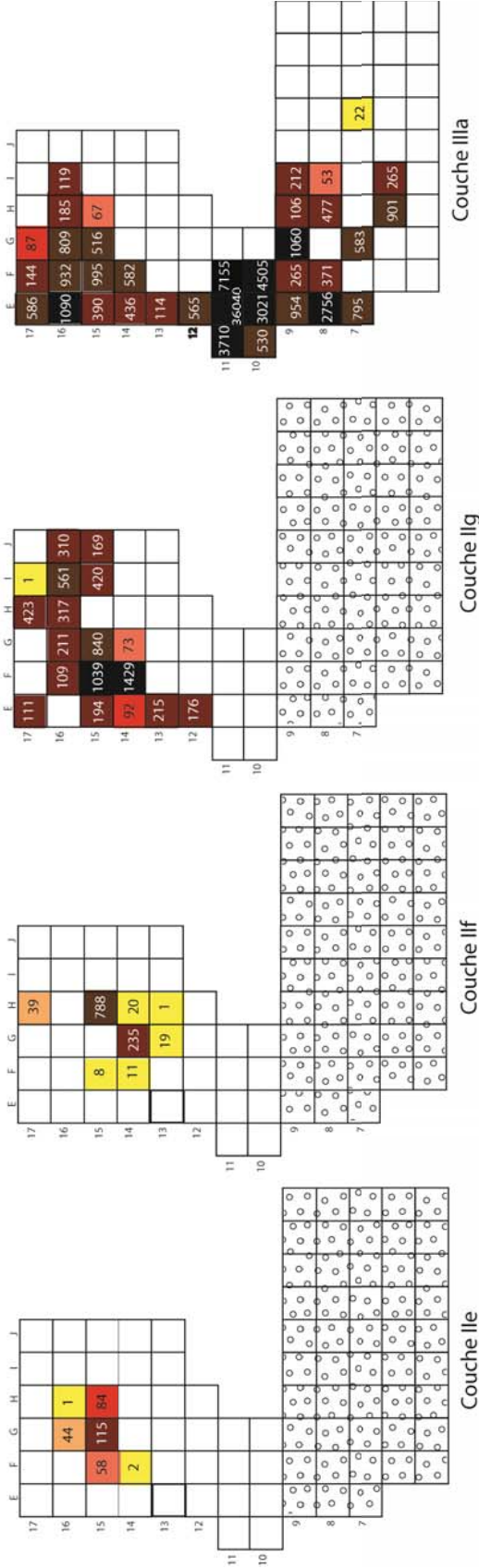
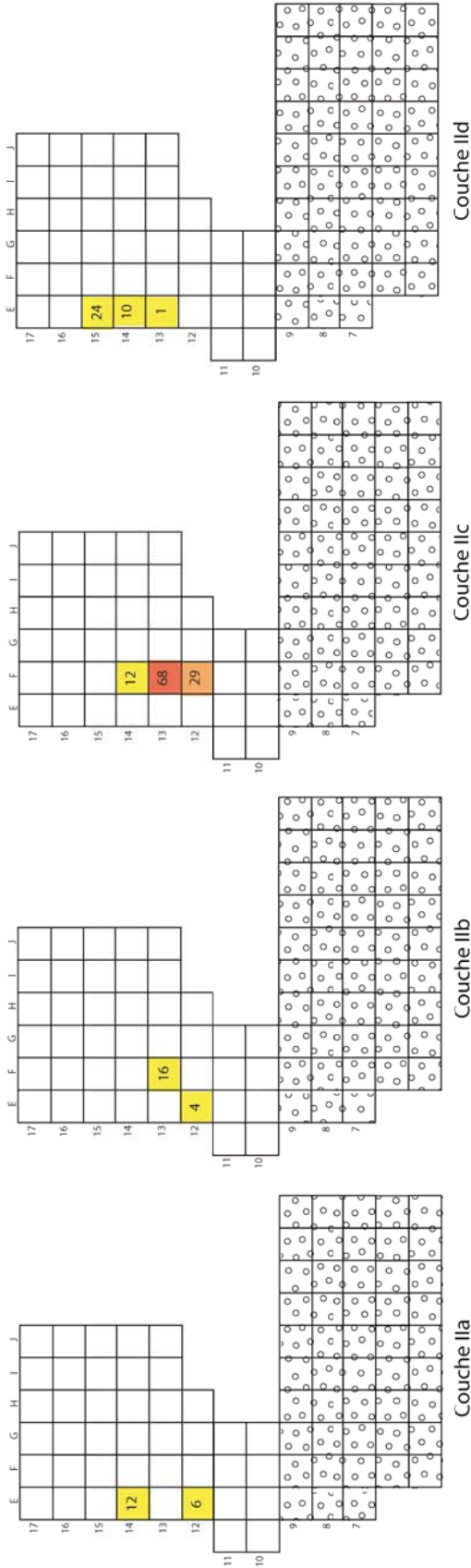
Répartition spatiale du matériel faunique



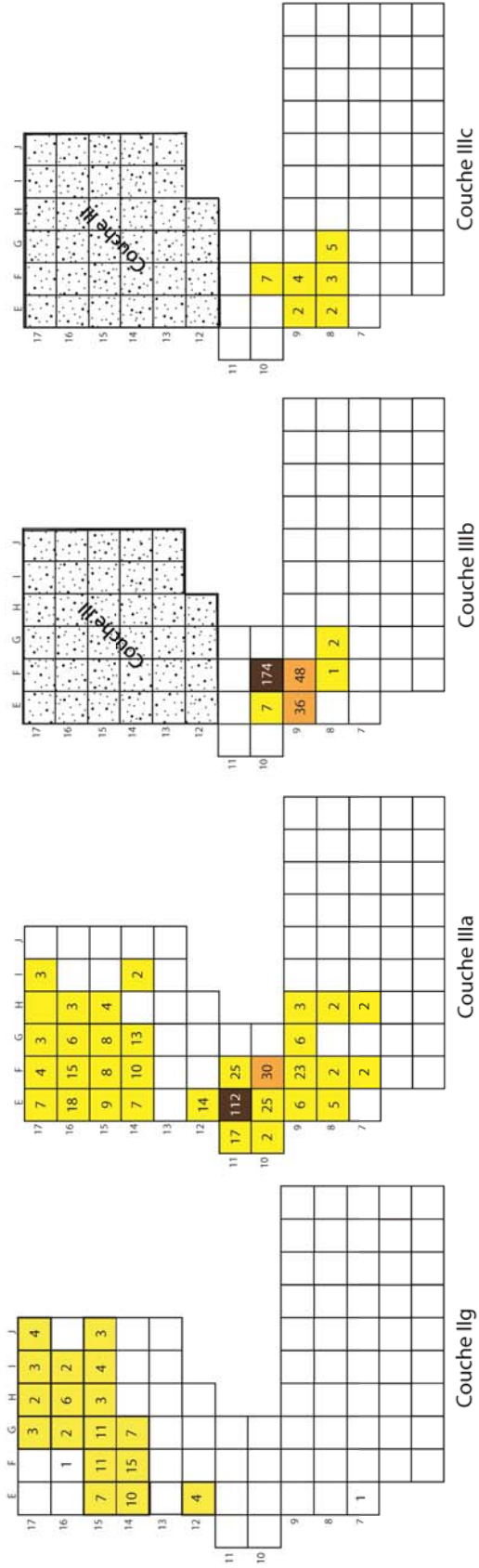
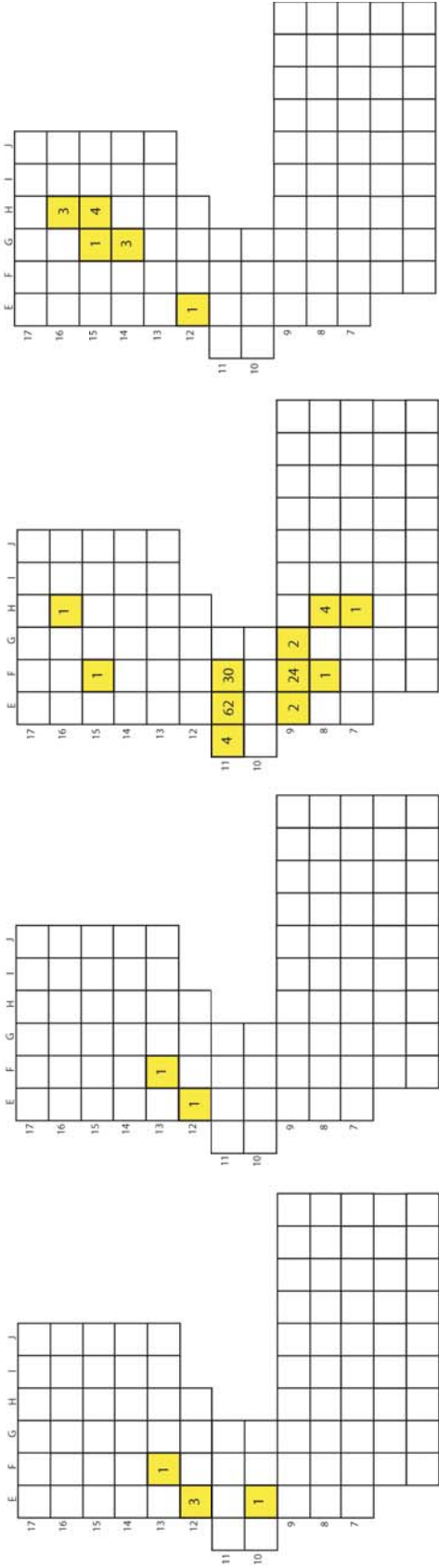
Répartition spatiale du matériel faunique



Répartition spatiale des restes de microfaune



Répartition spatiale de l'avifaune



6. Article au sujet des traces laissées par la loutre sur des ossements de poisson

Taphonomy of a fish accumulation by the European Otter (*Lutra lutra*) in central France

Emilie Guillaud¹, Philippe Béarez¹, Christiane Denys², Stéphane Raimond³

***Journal of Taphonomy* (accepté)**

¹ Muséum national d'Histoire naturelle, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 7209 Archéozoologie, archéobotanique: sociétés, pratiques et environnement, 55 rue Buffon, CP 56, 75005 Paris, France. E-mail: guillaud.emilie@gmail.com, bearez@mnhn.fr

² Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique et Évolution, UMR 7205 Origine, Structure et Evolution de la Biodiversité, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France. E-mail: denys@mnhn.fr

³ Objectif Loutres, Le moulin de Barthou, 19170 Bugeat, France. E-mail: objectif.loutres@gmail.com

Abstract

Fish remains are abundant and easily recognizable in many archaeological sites. But the origin of such assemblages is generally poorly known. However, the ability to create small fish bone accumulations is restricted to a small number of predators (including raptors, carnivores, and humans). In order to recognize the agents responsible for these concentrations in archaeological sites, we have investigated the taphonomy of the fish remains from otter spraints to determine the potential role of otters in the formation of fossil assemblages.

Currently, few data are available to characterize the accumulation of otter remains in natural or archaeological sites. We analyzed a collection of 29 otter spraints from Bugeat (Corrèze) in central France. We identified the remains of nine fish species including brown trout (*Salmo trutta*, Salmonidae), perch (*Perca fluviatilis*, Percidae), pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*, Centrarchidae), and several Cyprinidae, rudd (*Scardinius erythrophthalmus*), minnow (*Phoxinus phoxinus*), bullhead (*Cottus gobio*) and the indeterminate pair chub/dace (*Squalius cephalus/Leuciscus leuciscus*). The species and the body parts present, along with the reconstruction of the fish weight and observations of any modifications, such as deformation, rounding and polishing, give us insight into otter prey categories and their transformation after digestion. Among the ca. 200 bones constituting the whole fish skeleton, only between 6 and 39 bones survived according the different species. Cyprinids display a high moderate digestion grade and seems to be the taxon most affected by digestion (64.67%).

Based on surface modifications, such as breakage and digestion traces, as well as bone element representation, we produced a set of criteria as a new tool to be applied to the fossil record.

Keywords

Otter, predator, digestion, spraints, fish bones, taphonomy.

1. Introduction

The origin of small vertebrate deposits in caves occupied by man during Paleolithic times is a recurrent problem. There are multiple potential predators: birds, carnivores and humans may be involved, separately or together (Bon *et al.*, 2011).

In the case of fish remains, very few studies have been done in order to help identify the bone accumulator. The first studies on the effects of digestion on fish bones focused on domestic animals (dogs and pigs) and humans (Jones 1984, 1986; Nicholson, 1991), despite the knowledge that some bird and mammalian predators are able to capture and eat fish in great quantities. Erlandson and Moss (2001) identified a large number of predator species that could potentially deposit fish remains in caves located close to the coastline: canids (*Vulpes* sp., *Canis* sp.), bear (*Ursus* sp.), birds (cormorants, condors, eagles, gulls and Eurasian eagle owls). Nicholson (1991), Le Gall (1999) and Russ (2010) also identified the otter (*Lutra lutra*) as a potential predator.

There are many descriptions of current assemblages originating from various predators such as nocturnal and diurnal birds of prey (Mayhew, 1977; Dodson & Wexlar, 1979; Andrews, 1990; Laroulandie, 2002), crocodiles (Fisher, 1981), and carnivores (Andrews, 1990; Andrews & Evans 1983; Mondini 2001; Campmas & Beauval, 2008). Modern carnivores produce faeces containing bones that display varying degrees of damage and digestion. Andrews and Evans (1983), Andrews (1990) and Matthews (2002) have shown that faeces of small felids generally contain extremely broken bones with high levels of rounding and polishing produced by digestion. They also found that scats of small canids contain digested bones, but the degree of breakage is slightly less than in small felids. Claw marks and traces of digestion can also be seen. Other carnivores, like Mustelidae, produce faeces in which the bones tend to be less broken and digested (Andrews, 1990), but only *Meles* (Mallye, 2008, 2011) and *Martes* (Andrews, 1990) have been studied from a taphonomic aspect. Another member of the family, the otter (*Lutra lutra*) lives close to rivers and is a frequent predator of fish, but surprisingly has been poorly studied (Nicholson, 1991).

The otter is a semi-aquatic mustelid, probably the main fish predator among European mammals. Originally present all over Europe to North Africa, it is currently considered a threatened species throughout Western Europe (Kuhn & Jacques, 2011) and is subject to protection. It can measure up to 130 cm and weigh between 6 and 11 kg. The otter uses its spraints to mark its territory. Generally, they are deposited along the riverbanks or on high points such as rocks or tree stumps (Moors, 1980; Bouchardy, 1986; Rosoux, 1995). Although, the otter is mainly a piscivore, it will also eat crayfish and other aquatic invertebrates, amphibians, reptiles or birds. Its diet varies depending on the season and biotope (Bouchardy, 1986; Kuhn & Jacques, 2011). The otter lives close to all aquatic habitats: rivers, lakes, ponds, marshes, and even on the seashore (Nicholson, 2000).

Within its territory, the otter will use several dens, referred to as holts. They are usually burrows in the banks of rivers in dense forest areas, but otters may also roost in caves. Some holts are assigned for giving birth and rearing young. They can be located up to 249 m away from the river (Ruiz-Olmo, 2005).

Despite its behaviour and subsistence based on fish, the otter has rarely been considered a potential accumulator of fish remains in cave deposits (Nicholson, 1991), possibly because its presence is not specifically documented during the Paleolithic. This mammalian predator has never been studied using a taphonomic approach.

The aim of this article is to present the first taphonomic analysis of the diet and damage related to digestion in the European Otter in Central France. This will constitute an aid for understanding fish archaeological accumulations and will provide supplementary data to previously existing taphonomic references.

2. Materials and methods

A total of 29 spraints of *Lutra lutra* were collected (SR) on the banks of the "Petite Vézère", a small stream close to Bugeat (45°35'54" N - 1°56'58" E, Corrèze, France) between 15-12-2011 and 25-01-2012.

Several preparation methods for spraints have been cited in the literature:

-The spraints are soaked in a solution of washing powder for 24 hours, rinsed on a sieve (using a sieve measuring 0.5 mm in mesh size) and finally dried at 50°C for 24 hours (Ludwig *et al.*, 2002) or 70°C for one hour (Lemarchand, 2007).

-The spraints are soaked in an enzymatic solution during three days, and then rinsed with a rinse sieve (0.5 mm mesh) and dried on filter paper (Kortan *et al.*, 2010).

These preparations accelerate cleanup. However, their use can lead to morpho-structural changes in the sample (Fernández Jalvo & Monfort, 2008). In fact, the action of enzymatic solution on the bones during several days can lead to changes that resemble natural digestion of the bones (Denys *et al.*, 1995).

In the present study, the spraints (fig. 1) were cleaned through a sieve (0.5 mm mesh) with fresh tap water and then air-dried on filter paper.

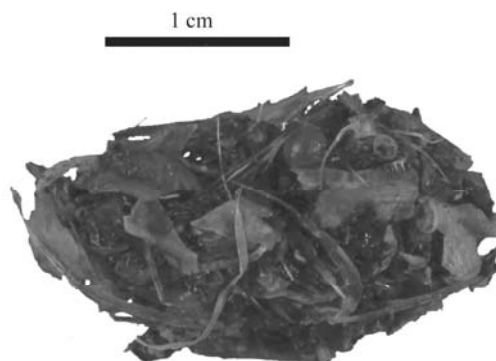


Figure 1: Global view of *Lutra lutra* spraint n°2.

Each bone was identified by anatomic and taxonomic comparison with the reference collection of freshwater fishes of the Muséum national d'histoire naturelle (MNHN, Paris), and also by using published keys (Lepiksaar 1994; Radu, 2005). All the remains were examined both macroscopically and microscopically. A binocular microscope was used for the identification of small bones and for the observation of marks caused by digestion.

For the quantitative analysis, we used the number of identified specimens (NISP) and the minimum number of individuals (MNI). The MNI was estimated from the number of first vertebrae or paired bones and according to the differences in the size of the bones (Poplin, 1976). Scales were counted separately. Prey sizes were estimated by direct comparison with the specimens from the osteological reference collection of the MNHN.

We also used the formula to calculate percentage of representation by Dodson and Wexlar (1979). The numbers of skeletal elements are usually expressed as follows: $PR = FO / FT \times MNI$ where FO is

the number of elements in the sample, and FT is the number of elements in the prey skeleton. This method was adapted for fish bones and gives an overview, since spraints were studied together and not separately.

For this study, we studied the extent of bone preservation. Surface modification was classified following Nicholson's method (2000). The percentage of visible surface was adapted from Villa and Mahieu (1991) (fig. 2). The proportions of bone damage on bone surface are:

- Absent: bone is not altered.
- Minimal: only 25% of the surface is attacked. The shape of the bone is unchanged.
- Moderate: only 50% of the bone's surface area was preserved. A slight to moderate pitting appears on teeth.
- Heavy or extreme: more than 75% of the bone is destroyed. The greater degree of digestion of teeth is observable through damage of the enameloid (Bergot, 1975).

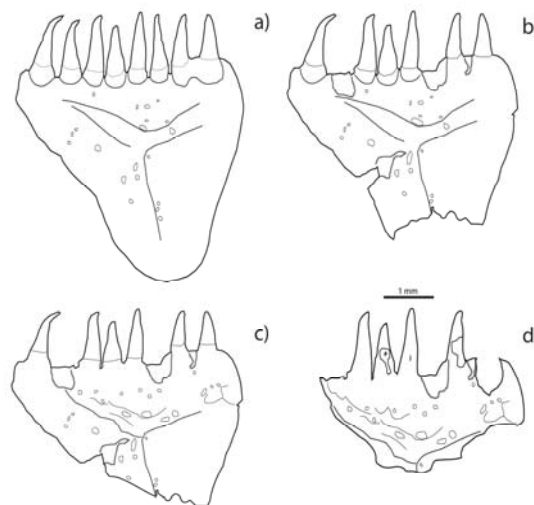


Figure 2: Percentage of visible surface: a) Bone loss absent; b) Bone loss minimal (~25 % is attacked); c) Moderate digestion (~50%); d) Heavy or extreme digestion (~75 %).

3.Results

Species composition of the otter's diet

Altogether, 9775 bone remains were recovered from the 29 spraints (table 1). Fish represented 82% of the identified remains. Several spraints also contained remains of birds (Passeriformes, NISP = 41, 0.4%), amphibians (Ranidae, NISP = 70, 0.7%), insects (Trichopteridae and Carabidae, NISP = 73, 0.7%) and plants (Caprifoliaceae and Betulaceae, NISP = 44, 0.5%).

Of all the remains attributed to fish (NISP = 7999), 48% (3842) were identified anatomically and specifically. Among them, 11% (884) belong to the cranial skeleton, and 19% (1529) to the axial skeleton. Bone fragments, neural and haemal spines, and scales represented 70% (5586) of all fish remains.

Nine fish species were-identified: brown trout (*Salmo trutta*), perch (*Perca fluviatilis*), pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), rudd (*Scardinius erythrophthalmus*), minnow (*Phoxinus phoxinus*), bullhead (*Cottus gobio*), and the indeterminate pair chub (*Squalius cephalus*) / dace (*Leuciscus leuciscus*).

The most frequently represented family was Percidae (NISP = 2142; MNI = 15), followed by Salmonidae (NISP = 1191; MNI = 56), Cyprinidae (NISP = 501 and MNI = 29) and Centrarchidae (NISP = 8 and MNI = 3).

Size estimations indicated that the fish eaten by otters had a fresh weight ranging between 10 and 200 g. The most abundant weight categories were: less than 10 g for centrarchids (~10cm); from 10 to 30g for cyprinids and percids (~10-20cm); from 100 to 200g for salmonids (~30cm).

Table 1 : Bone remains recovered from the 29 spraints.

Spraints	Skeletal remains	Identified (%)	Unidentified (%)	NISP Salmonidae	NISP Cyprinidae	NISP Percidae	NISP Centrarchidae	NISP (Birds, amphibians, insects, plants)
1	97	14 (14)	83 (86)	14	-	-	-	-
2	186	80 (43)	106 (57)	48	2	-	-	30
3	778	605 (78)	173 (22)	4	48	553	-	-
4	199	72 (36)	127 (64)	57	12	-	-	-
5	138	37 (27)	101 (73)	37	-	-	-	-
6	202	56 (28)	146 (72)	36	-	1	-	19
7	1420	1111 (78)	309 (22)	124	102	880	3	2
8	162	23 (14)	139 (86)	20	-	3	-	-
9	69	12 (17)	57 (83)	12	-	-	-	-
10	78	10 (13)	68 (87)	9	-	1	-	-
11	75	73 (97)	2 (3)	-	18	-	-	55
12	205	74 (36)	131 (64)	38	25	2	-	9
13	662	453 (68)	209 (32)	56	19	374	-	4
14	287	129 (45)	158 (55)	18	82	28	-	1
15	108	27 (25)	81 (75)	19	7	-	-	1
16	247	21 (9)	226 (91)	20	1	-	-	-
17	77	19 (25)	58 (75)	18	1	-	-	-
18	399	99 (25)	300 (75)	68	31	-	-	-
19	655	77 (12)	578 (88)	77	-	-	-	-
20	145	38 (26)	107 (74)	9	9	20	-	-
21	1011	188 (19)	823 (81)	164	1	22	-	1
22	64	12 (19)	52 (81)	7	3	2	-	-
23	52	4 (8)	48 (92)	4	-	-	-	-
24	222	64 (29)	158 (71)	47	17	-	-	-
25	380	78 (21)	302 (79)	78	-	-	-	-
26	272	73 (27)	199 (73)	69	2	-	2	-
27	258	32 (12)	226 (88)	30	2	-	-	-
28	1206	434 (36)	772 (64)	108	106	213	3	4
29	121	66 (55)	55 (45)	-	12	43	-	11
Total	9775	3981 (41)	5794 (59)	1191	500	2142	8	137

Bone modification

Deformation was recorded for vertebrae that were compressed or twisted (2.32%) (fig. 3b), or bearing tooth marks (0.63%). This deformation is the result of bone collapse under tooth pressure and produces a more or less oval morphology of the vertebra centrum. The compressed vertebrae showed a clear alteration of their shape when compared with reference specimens.

Several bones from each spraint assemblage were chewed or crushed. This damage occurred more often in vertebrae than head bones. Puncture marks were often seen on the articulating surface of chewed vertebrae.

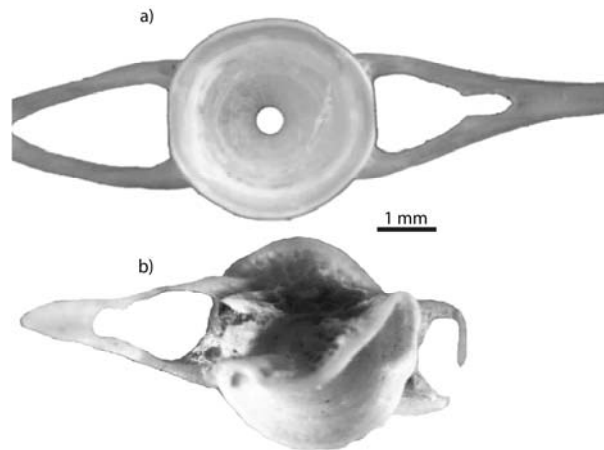


Figure 3: Deformation: a) fresh vertebra caudal of *Salmo trutta* without compression; b) compressed caudal vertebra of *Salmo* sp. from otter spraint.

Rounding and polishing

The action of the gastric juices results in a smooth and polished surface (Andrews, 1997), but prolonged transportation of bones in water also produces rounding and polishing. In our otter spraints, only digestion can cause such effects. Non digested fish bones represented 9.8% of the faunal material. The remains of fish bones were either moderately (56%) or strongly (34%) altered by gastric juices. All the remains examined showed a polished bone surface. The amount of material bearing modification was approximately 90%. The cranial bones appeared to be more sensitive to acid attacks than the vertebrae (32.20% against 67.79%). But this criterion may be biased because there were a large number of unspecified bones, which were not taken into account in this study.

On the SEM picture (fig. 4), we recognized advanced rounding of the tooth (fig. 3d) and digestion of most of the enameloid and lightly digested tip teeth (enameloid surface) (fig. 3a). The base of the teeth was heavily digested; enameloid was removed from the base of the teeth and we identified penetration of the enameloid.

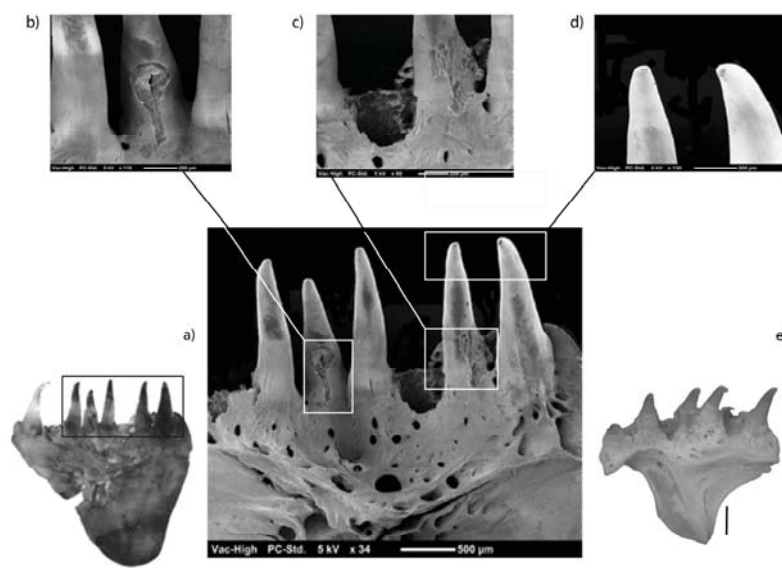


Figure 4: Modification of a premaxillary of *Salmo trutta* (SEM; scale: 1mm): a) Bone after digestion; b) hole made by gastric juice; c) enameloid removal; d) smooth surface on the top of tooth; e) reference bone of *Salmo trutta* without digestion.

Table 2 : Digestion rate by taxon

Taxon	Total remains number		Bone loss absent or minimal		Moderate digestion		Heavy or extreme digestion	
	NR		NR	%	NR	%	NR	%
Salmonidae	1191		68	5.71	610	51.22	513	43.07
Cyprinidae	501		84	16.77	324	64.67	93	18.56
Percidae	197		34	17.26	124	62.94	39	19.8
Centrarchidae	8		0	0	8	100	0	0

We observe that Cyprinidae, Percidae and Centrarchidae remains display moderate digestion while Salmonidae ones are more affected by extreme digestion (table 2). The eight preserved remains that are attributed to Centrarchidae are the most affected by moderate digestion (100%). With a larger number of remains, cyprinids display high rates of digested elements, and they are all affected by moderate digestion (65%) followed by percids (63%) and salmonids (51%). Salmonidae represents the most affected taxon by heavy digestion (43%).

Fragmentation and loss of bones

The otter accumulations are here characterized by the simultaneous presence of complete bones and fragments in the same spraint (fig. 5). In total there are 184 (9.7%) complete elements and 1713 (90.3%) fragmented elements in the samples.

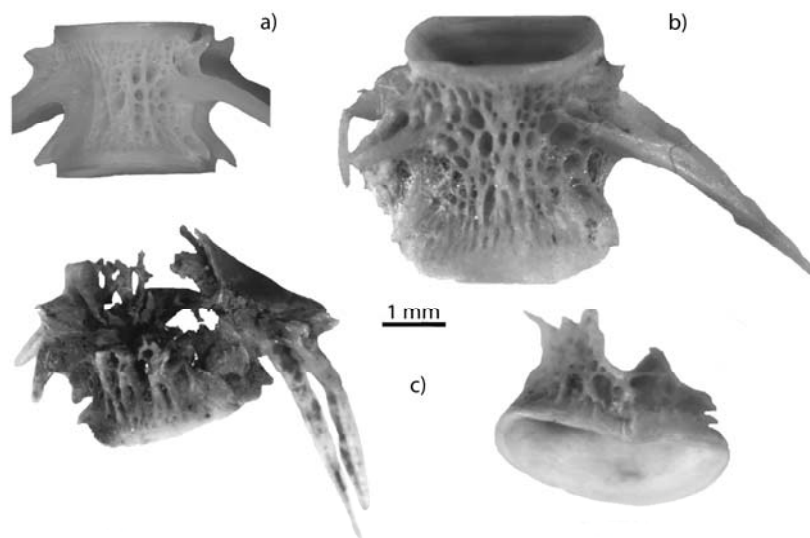


Figure 5: Fragmentation and bones surface modifications: a) modern vertebra of *Salmo trutta*; b) almost complete bone of *Salmo trutta* after ingestion by otter; c) bone damage: caudal and precaudal vertebrae of *Salmo trutta* (50 % and 75%).

Survival rate

In our study, only 39 skeletal elements from approximately 200 bones survived the digestive process and showed strong evidence of having been partially digested (fig. 6). Considering the total number of elements in the entire skeleton of fish and the number of individuals concerned, this was a very low survival rate (19%).

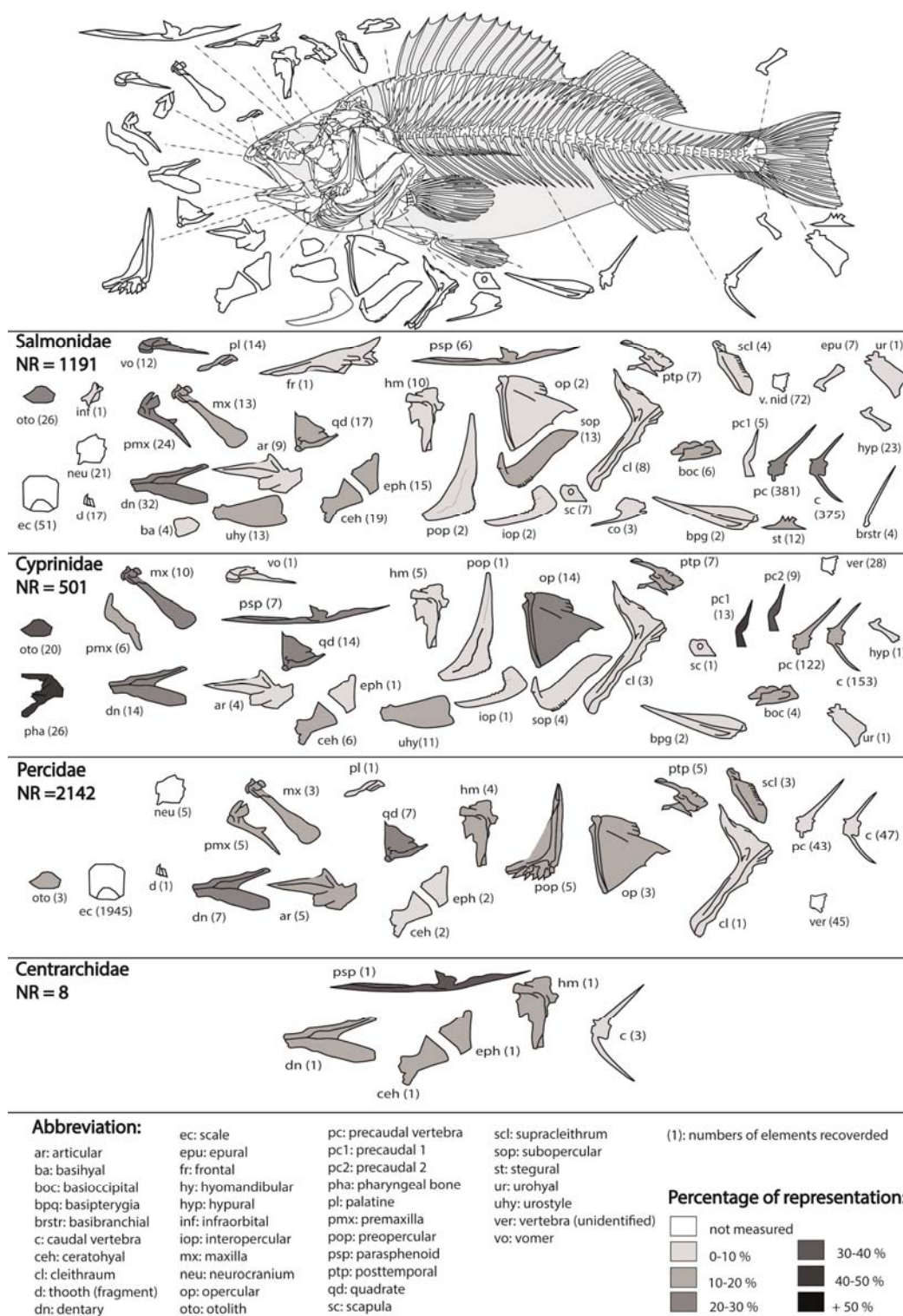


Figure 6: Skeletal elements before and after digestion in otter spraints (Perch skeleton, modified from Coutureau, 2005).

The percentage of representation was calculated according to Dodson and Wexlar (1979) and adapted to fish osteology. Overall, the percentage of representation in all species is low. Bone representation is characterized by good preservation of the parasphenoid in Centrarchidae (PR = 33.33%), the dentary and quadrate (PR = 23.33%) in Percidae, the pharyngeal bone and first vertebra in Cyprinidae (PR = 44.82 %), and the dentary (PR = 28.57 %) in Salmonidae. In total, the axial skeleton represents 54% of the studied material. The axial skeleton is better preserved in Salmonidae with 69%. In other taxa the preservation of the axial skeleton is 24% for Cyprinidae, 7% for Percidae, and 0.3% for Centrarchidae. The cranial elements are more abundant with 44% for Salmonidae, 38% for Cyprinidae, 17% for Percidae and only 0.7% for Centrarchidae.

4Discussion

Otter appears to be an opportunistic carnivore that adapts to food availability. Many studies concerning its diet have been carried out in France. According to Libois *et al.* (1991), eels dominate the food spectrum in the Marais Poitevin. In the Massif Central, Libois (1997) found a more diversified diet, dominated by small size species: bullhead (*Cottus gobio*), stickleback (Gasterosteidae), minnow (*Phoxinus phoxinus*), loach (*Barbatula barbatula*) and gudgeon (*Gobio gobio*), followed by trout and various cyprinids. In all these studies, evidence of consumption of amphibians, mostly *Rana* spp. and *Pelophylax* spp., is attested (Libois & Rosoux, 1991; Lanski *et al.*, 2006). Toads and urodeles are usually not consumed because of their poisonous glands (Adrian & Delibes, 1987). Consumption of snakes, lizards or turtles is also rarely mentioned (Libois *et al.*, 1991; Lemarchand, 2007). Birds represent a small part of the diet, and consist mostly of anatids and rallids. The species consumed are not necessarily confined to the aquatic environment. Invertebrates such as crayfish are commonly eaten. Mammals are infrequent. The Otter can also eat carrion. The presence of pork, deer and dog in spraints (Libois, 1997; Lanski *et al.*, 2001; Georgiev, 2006) probably originates from scavenging.

Erlinge (1968) indicates that the fish eaten by otters measure between 15 and 17 cm. However, in the wild, otters do not display such prey size selection; they consume mainly small and medium sized fish, as well as bigger specimens. The proportion of the different types of prey in an otter's diet does not necessarily reflect their abundance in nature since the otter may exert selection. In the Marais Poitevin, otters consume preferentially eel, tench and rudd, but underexploit roach, which exists in large numbers in this environment (Libois *et al.*, 1991). Erlinge (1968) postulates that otters have a preference for easy prey.

All species present in our study are coherent with the general diet of otters and with fish fauna currently living in French rivers. We found a predominance of trout remains, a species which is rather lively and hard to catch. This may seem contradictory to the idea that otters favor easy prey, but trout seems to be the dominant species in the small stream we studied.

Otters consume fish starting from the head. If they do not eat the fish in the water, they drag it on the ground, sometimes over several tens of meters (P. Martin, pers. com.). Bouchardy (1986) indicates that in otters, the method of ingestion depends on the fish species, the size of the fish, and the age of the individual that consumes it. Only the fleshy parts are consumed (fig. 7). The partial

consumption of large-sized fish may induce a bias in the faunal inventory of spraints as well as in archaeological sites. Hewson (1995) indicated that, in Scotland, otters consume the flesh from salmon carcasses after spawning. The bones of these specimens will therefore not be found in spraints, and this activity does not leave traces on the bones because they are not digested. This scavenging behavior may be related to opportunism or a difficulty in finding live prey (Kuhn & Jacques, 2011).



Figure 7: Fish consumption by otters: a) trout eating; b) large carp scavenging.

Nicholson (2000) studied the traces left by otters frequenting the coasts of Northern Scotland and the Northern Isles. She demonstrated that chewed or crushed bones “*were more often vertebrae than head bones*” and vertebrae also showed signs of puncture marks. She found no evidence of dissolution, but many of the bones were stained by the mucus that held the spraints together.

The impact of digestion on the skeleton varies according to the enzymes and acidity (pH) of the digestive system of the predator (Denys *et al.*, 1995). The age of the predator and the spraints, the type of bone, and the duration of exposure to acids and enzymes can alter this impact.

The representation of anatomical elements, the fragmentation, and state of bone surfaces and dental characteristics of a type of predator has led to the organization of five broad categories of modifications, depending on the intensity of the digestion and the type of predator (Dodson & Wexlar 1979; Andrews, 1990). Several experiments on the survival of fish bones during digestion were carried out in particular by Jones (1986) and Nicholson (1993), with examples of digestion in dog, pig and man. These studies found that 85% to 100% of fish skeletal elements had been destroyed by digestion in these mammals. The bones that had survived showed stigmata of compression, dissolution and rounding.

In our study, we observed some of the modifications mentioned by Nicholson (chewed and crushed bones). The bone examination with SEM showed traces of dissolution, but puncture marks were not observed. Pitting was not seen on fish bones and is in any case difficult to distinguish on salmonids because their vertebrae are naturally porous.

Our study of 29 spraints, which were produced by European otter, has permitted us to characterize the damage caused to bones during digestion. The assemblage studied consisted of 3842 identified remains. The most abundant skeletal parts were vertebrae. The specimens identified in our sample were generally small, and the most frequently found species was the trout. Most of the remains (90%) showed some characteristic signs of biochemical modifications, especially rounding and polishing. We also found fragmentation and loss of bones. This study confirms previous work by

finding the same modifications and in the present case a high percentage of altered bones (from 56% for moderate digestion to 34% for heavy digestion). Digestion in the otter produces faeces in which the bones tend to be broken and digested like in most other mammalian carnivores.

Several studies have demonstrated that element destruction is strongly correlated with the structural density of bones (Butler, 1996). Lyman and O'Brien (1987) explained that other properties, including shape and size, affect identification. This could explain the difference of representation between species. We also noticed that the majority of the bones that were preserved were vertebrae or the most compact cranial bone parts. Other cranial bones were broken into very small pieces and were more digested. Sometimes, they were very difficult to identify, a fact that contributes to an underestimated survival rate. Bone survival after digestion seems to be correlated with the species to which they belong.

The study of modern predator behavior offers important insights into potential predators on archaeological sites. During the Paleolithic, when the caves were not occupied by humans, other species could potentially create fish bone deposits in front of or in the cave. Fish are included in diets of many potential occupants; therefore, identifying the accumulation agent is complex. Erlandson and Moss (2001) have identified a large number of species that could potentially deposit fish remains in caves located close to the coast, including bears and Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*). Russ and Jones's (2010) experimental research on four female brown bears showed that bears eat salmonids of greater than 30 cm in total length. Bears selected head elements but whole fish were also consumed (Russ & Jones, 2011). The capture occurs during the spawning season (Robbins *et al.*, 2004), and bears consume fish close to the water. Undigested parts are deposited in or close to the water, and faeces are deposited in the wider environment. The results of Russ and Jones (2011) may not be representative of the impacts of digestion because the number of bears in their sample is low, but they provide an image of a feeding event.

The bone assemblages produced by raptors are characterized by their degree of digestion. Fragmentation is secondary in comparison to mammals. Some pitting can be observed, and broken edges are rounded. Sea birds eating fish tend to regurgitate pellets near the feeding zone (Nicholson, 1991). The Eurasian eagle owl has been identified as an accumulation agent at several archaeological cave sites (Andrews, 1990; Laroulandie, 2002).

Russ and Jones's (Russ & Jones 2011) experiment focused on the feeding habits of three eagle owls. Only one of the three eagle owls consumed a fish, and this was achieved by disguising a fish inside a rat. Russ and Jones (2011) indicated minimal damage to any bone element, but their encasing of the fish into a rat body during ingestion potentially protected the fish bones. The whole fish was eaten, head first. The fish specimens were small and medium in size, up to 40 cm in total length. In their natural environment, the eagle owl captures fish from spring to autumn. Also for *Bubo bubo*, digestion is less destructive than mammal carnivores; fish bones display lower rates of digestion and are less broken because these birds generally swallow the whole fish without cracking it. The accumulation of fish bones, in this case, was concentrated into the nest or immediately surrounding area (Russ, 2010). In contrast, the otter marks prominent rocks with its spraints, which are more dispersible. Otters seem to consume fish near the shore. There is no mention of the discovery of spraints in living areas. However, naturalists have observed an occasional otter occupation at the entrance to caves or rock-shelters that are located near rivers.

The accumulation agent can be identified by establishing taphonomic signatures for any possible agent of deposition. It is necessary to know the habits of potential accumulation species, as well as the element representation, fragmentation, surface modification, and spatial distribution of the

bones, and the size of digested fish. The comparative analysis of bone accumulations provides criteria for distinguishing potential accumulators. The otter produces very characteristic fish bone deposits, and it is now possible to identify its potential accumulations of fish bones in archaeological sites.

5 Conclusion

Fish remains from archaeological cave sites are generally considered to be the result of human activities. However, when caves were not occupied by human groups, other species could enter and potentially create fish bone deposits. The present work proposes criteria for analyzing remains from current spraints of otters, a potential fish bone accumulator. Our study shows that digestive processes often modify fish skeletal elements through rounding, deformation or fragmentation. Focusing a taphonomic study only on the presence of digestive remains is insufficient to identify the predator. We need to establish a complete taphonomic signature. Several criteria need to be taken into account, such as bone representation, surface modification and fragmentation, size of fishes, species representation, and the spatial distribution of bone accumulations. One of the problems in archaeology is that fish remains will often be identified and interpreted separately from other faunal remains. In order to identify the potential predator we must, however, consider the faunal register as a whole, especially when fish is mixed with the microfauna.

Acknowledgments

This study was funded by a doctoral fellowship granted by the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris). Many people deserve thanks for their contributions. We would like to particularly thank Marie-Pierre Ruas, Salvador Bailon and Jean-Bernard Huchet for their help with the taxonomic identification of plants, amphibians and insects respectively. We would also like to thank Michel Lemoine for making the SEM pictures with the neoscope of the "plateau archéobotanique de l'UMR 7209 équipement programme CoBota-IdF". We also thank Philip Hindley and Eréndira Quintana Morales for the English proof reading and for their valuable comments.

The authors express their thanks also to the anonymous reviewers for their valuable critical comments.

References

- Adrian, M.I. & Delibes, M. (1987). Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW Spain. *Journal of Zoology*, 212: 399-406.
- Andrews, P. (1990). *Owls, Caves and Fossils*. University of Chicago Press. Chicago.
- Andrews, P. (1997). What taphonomy can and cannot tell us. *Cuernos de Geología Ibérica*, 32: 53-72.
- Andrews, P. & Evans, E.N. (1983). Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9: 289-307.
- Bergot, C. (1975). Morphogenèse et structure des dents d'un téléostéen (*Salmo fario* L.). *Journal de biologie buccale*, 3: 301-321.
- Bon, C., Berthonaud, V., Fosse, P., Gély, B., Maksud, F., Vitalis, R., Philippe, M., Van der Plicht, J. & Elalouf, J.M. (2011). Low regional diversity of late cave bears mitochondrial DNA at the time of Chauvet Aurignacian paintings. *Journal of Archaeological Science*, 38(8): 1886-1895.
- Bouchardy, C. (1986). *La loutre d'Europe*. Paris: Sang de la Terre.
- Butler, V.L. (1996). Tui chub taphonomy and the importance of marsh resources in the western Great Basin of North America. *American Antiquity*, 61(4): 699-717.
- Campmas, E. & Beauval, C. (2008). Consommation osseuse des carnivores : résultat de l'étude de l'exploitation de carcasses de bœuf (*Bos taurus*) par des loups captifs. *Annales de Paléontologie*, 94(3): 167-186.
- Denys, C., Fernández-Jalvo, Y. & Dauphin, Y. (1995). Experimental taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammal bones in the laboratory. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 321(9): 803-809.
- Dodson, P. & Wexlar, D. (1979). Taphonomic investigation of owl pellets. *Paleobiology*, 5: 275-284.
- Erlandson, J.M. & Moss, M.L. (2001). Shellfish feeders, carrion eaters and the archaeology of aquatic adaptations. *American Antiquity*, 66(3): 413-432.
- Erlinge, S. (1968). Food studies on captive otter *Lutra lutra* L. *Oikos*, 19:259-270.
- Fernández-Jalvo, Y. & Marín-Monfort, M.D. (2008). Experimental taphonomy in museums: preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. *Geobios*, 41: 157-181.
- Fisher, D.C. (1981). Crocodilian scatology, microvertebrate concentrations and enamel less teeth. *Paleobiology*, 7: 262-275.
- Georgiev, D. (2006). Diet of the otter *Lutra lutra* in different habitats of South Eastern Bulgaria. *IUCN/SCC Otter Specialist Group Bulletin*, 23(1): 5-11.
- Hewson, R. (1995). Use of salmonid carcasses by vertebrate scavengers. *Journal of Zoology*, 235(1): 53-65.
- Jones, A.K.G. (1984). Some effects of the mammalian digestive system on fish bones. In (Desse-Berset, N., ed.) *2nd Fish Osteoarchaeology Meeting*. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique, pp. 61-65.
- Jones, A.K.G. (1986). Fish bone survival in the digestive systems of the pig, dog and man: some experiments. In (Brinkhuizen, D.C. & Clason, A.T., eds.) *Fish and Archaeology; Studies in Osteometry, Taphonomy, Seasonality and Fishing Methods*. BAR International Series 294. Oxford: BAR International, pp. 53-61.

- Kortan, D., Adámek, Z. & Vrána, P. (2010). Otter, *Lutra lutra*, feeding pattern in the Kamenice river (Czech Republic) with newly established atlantic salmon, *Salmo salar*, population. *Folia Zoologica*, 59(3): 223-230.
- Kuhn, R. & Jacques, H. (2011). *La loutre d'Europe Lutra lutra (Linnaeus, 1758)*. Encyclopédie des carnivores de France 8. Bourges: Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères.
- Lanski, J., Körmendi, S., Hancz, C. & Martin, T. (2001). Examination of some factor affecting selection of fish prey by otters (*Lutra lutra*) living by eutrophic fish ponds. *Journal of Zoology*, 255(1): 97-103.
- Lanski, J., Molnár, M. & Molnár, T. (2006). Factors affecting the predation of otter (*Lutra lutra*) on European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Journal of Zoology*, 270(2): 219-226.
- Laroulandie, V. (2002). Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine Falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. In (Bocheński, Z.M., Bocheński, Z. & Stewart, J., eds.) Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Kraków, Poland, 11-15 September, 2001. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 45(special issue): 331-339.
- Le Gall, O. (1999). *Ichtyophagie et pêches préhistoriques. Quelques données de l'Europe occidentale*. Unpublished PhD thesis, Bordeaux I University.
- Lemarchand, C. (2007). *Etude de l'habitat de la loutre d'Europe (Lutra lutra) en région Auvergne (France): relations entre le régime alimentaire et la dynamique de composés essentiels et éléments toxiques*. Unpublished PhD thesis, Clermont-Ferrand University.
- Lepiksaar, J. (1994). *Introduction to osteology of fishes for paleozoologists*. Göteborg.
- Libois, R.M. (1997). Régime et tactique alimentaire de la loutre (*Lutra lutra*) dans le Massif Central. *Vie et Milieu*, 47(1): 33-35.
- Libois, R.M. & Rosoux, R. (1991). Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais Poitevin-II. Aperçu général du régime alimentaire. *Mammalia*, 55: 35-47.
- Libois, R.M., Rosoux, R. & Delooz, E. (1991). Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais Poitevin-III. Variations du régime et tactique alimentaire. *Cahiers d'Ethologie*, 11(1): 31-50.
- Ludwig, G.X., Hokka, V., Sulkava, R. & Ylönen, H. (2002). Otter *Lutra lutra* predation on farmed and free-living salmonids in boreal freshwater habitats. *Wildlife Biology*, 8: 193-199.
- Lyman, R.L. & O'Brien, M.J. (1987). Plow-zone zooarchaeology: Fragmentation and identifiability. *Journal of Field Archaeology*, 14: 493-498.
- Mallye, J.B. (2011). Taphonomie et archéozoologie d'un animal fouisseur : méthode de caractérisation des accumulations de restes de Blaireau. In (Laroulandie, V., Mallye, J.B., Denys, Ch., eds.) *Taphonomie des Petits Vertébrés: Référentiels et transferts aux fossiles*. Actes de la Table ronde du RTP Taphonomie, BAR International Series 2269. Pp. 43-56.
- Mallye, J.B., Cochard, D. & Laroulandie, V. (2008). Accumulation osseuse en périphérie de terriers de petits carnivores : les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paléontologie*, 94(3): 187-208.
- Matthews, T. (2002). South African micromammals and predators: Some comparative results. *Archaeometry*, 44: 363-370.
- Mayhew, D.F. (1977). Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas*, 6: 25-31.
- Mondini, M. (2001). Taphonomic action of foxes in Punta Rockshelters: a case study in Antofagasta de la Sierra (Province of Catamarca, Argentina). In (Kuznar L.A., ed.) *Ethnoarchaeology of*

- Andean South America. Contributions to archaeological method and theory*. Ann Arbor: International Monographs in Prehistory, Ethnoarchaeological Series 4, pp. 266-295.
- Moors, P.J. (1980). Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habits and breeding systems. *Oikos*, 34: 147-158.
- Nicholson, R.A. (1991). *An investigation into variability within archaeologically recovered assemblages of faunal remains: the influence of pre-depositional taphonomic factors*. Unpublished PhD thesis, York University.
- Nicholson, R.A. (1993). An investigation into the effects on fish bone on passage through the human gut: some experiments and comparisons with archaeological material. *Circaea*, 10(1): 38-51.
- Nicholson, R.A. (2000). Otter (*Lutra lutra* L.) spraint: an investigation into possible sources of small fish bones at coastal archaeological sites. In (Huntley, J.P. & Stallibrass, S., eds.) *Taphonomy and Interpretation*. Oxford: Oxbow, pp. 55-64.
- Poplin, F. (1976). A propos du Nombre de Restes et du Nombre d'Individus dans les échantillons d'ossements, *Cahiers du Centre de Recherches Préhistoriques* 5: 61-74.
- Radu, V. (2005). *Atlas for the identification of bony fish bones from archaeological sites*, Asociatia romana de arheologie, studii de preistorie supplementum, Editura contrast, Bucurest.
- Robbins, C.T., Schwartz, C.C. & Felicetti, L.A. (2004). Nutritional ecology of ursids: a review of newer methods and management implications. *Ursus*, 15: 161-171.
- Rosoux, R. (1995). Cycle journalier d'activités et utilisation des domaines vitaux chez la loutre d'Europe (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin (France). *Cahiers d'Ethologie*, 15: 283-306.
- Ruiz-Olmo, J., Batet, A., Jiménez, J. & Martínez, D. (2005). Habitat selection by female otters with small cubs in freshwater habitats in northeast Spain. *Lutra*, 48(1): 45-56.
- Russ, H. (2010). The Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*): a fish bone accumulator on Pleistocene cave sites? *Journal of Taphonomy*, 8: 281-290.
- Russ, H. & Jones, A.K.G. (2011). Fish remains in cave deposits; how did they get there? *Cave and karst science*, 38(3): 57-60.
- Villa, P. & Mahieu, E. (1991). Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution*, 21: 27-48.
- Wheeler, A. & Jones, A.K.G. (1989). *Fishes*. Cambridge: Cambridge University Press.

7. Localisation des sites archéologiques en Europe de l'Ouest ayant fournis de l'ichtyofaune

• Allemagne

Localisation	Sites	Espèces déterminées	Période	Bibliographie
Rhénanie centrale	Gönnersdorf	<i>Salmo trutta</i> , <i>Lota lota</i> , Cyprinidae	Magdalénien	(Street <i>et al.</i> 2006)
Rhénanie centrale	Andernach 1	<i>Salmo trutta</i> , <i>Lota lota</i> , Cyprinidae, <i>Thymallus thymallus</i>	Magdalénien	(Street <i>et al.</i> 2006)
Rhénanie centrale	Andernach 2	<i>Esox lucius</i> , <i>Squalius cephalus</i>	Magdalénien	(Street <i>et al.</i> 2006)
Rhénanie centrale	Andernach 3	<i>Cottus gobio</i>	Magdalénien	(Street <i>et al.</i> 2006)
Rhénanie centrale	Gönnersdorf	<i>Salmo trutta</i> , <i>Lota lota</i> , Cyprinidae	Magdalénien	(Street <i>et al.</i> 2006)
Rhénanie centrale	Andernach 1	<i>Salmo trutta</i> , <i>Lota lota</i> , Cyprinidae, <i>Thymallus thymallus</i>	Magdalénien	(Street <i>et al.</i> 2006)
Rhénanie centrale	Andernach 2	<i>Esox lucius</i> , <i>Squalius cephalus</i>	Magdalénien	(Street <i>et al.</i> 2006)
Rhénanie centrale	Andernach 3	<i>Cottus gobio</i>	Magdalénien	(Street <i>et al.</i> 2006)

• Belgique

Localisation	Sites	Espèces déterminées	Période	Bibliographie
Namur	Hulsonniaux	<i>Chondrostoma nasus</i> , <i>Leuciscus</i> sp., Cyprinidae, <i>Esox lucius</i> , <i>Thymallus thymallus</i> , <i>Salmo trutta trutta</i> , <i>Lota lota</i>	Magdalénien	(Van Neer <i>et al.</i> 2007 ; Van Neer & Wouters 2007)
Namur	Furfooz	<i>Anguilla anguilla</i> , <i>Barbus barbus</i> , <i>Leuciscus</i> sp., Cyprinidae, <i>Esox lucius</i> , <i>Thymallus thymallus</i> , <i>Salmo salar</i> / <i>Salmo trutta trutta</i> , <i>Salmo trutta fario</i> , Salmonidae, <i>Lota lota</i>	Paléolithique supérieur	(Van Neer <i>et al.</i> 2007)
Namur	Montaigle	Cyprinidae, <i>Thymallus thymallus</i> , <i>Salmo trutta fario</i> , Salmonidae, <i>Lota lota</i>	Paléolithique supérieur	(Van Neer <i>et al.</i> 2007)
Namur	Liège	<i>Salmo trutta fario</i> , <i>Thymallus thymallus</i> , <i>Lota lota</i>	Magdalénien	(Van Neer <i>et al.</i> 2007)
Liège	Trooz	Salmonidae, <i>Thymallus thymallus</i> , <i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta fario</i> , <i>Lota lota</i> , Cyprinidae, <i>Esox lucius</i> , <i>Barbatula barbatula</i> , <i>Cottus gobio</i>	Paléolithique moyen et supérieur	(Van Neer <i>et al.</i> 2007 ; Van Neer & Wouters 2007)

• Suisse

Localisation		Sites	Espèces déterminées	Période	Bibliographie
Hauterive	Neuchâtel	Hauterive-Champréveyres 1	<i>Rutilus rutilus</i> , <i>Lota lota</i> , <i>Thymallus thymallus</i> , Salmonidae	Magdalénien	(Morel & Müller 1997)
Hauterive	Neuchâtel	Hauterive-Champréveyres 2	<i>Lota lota</i> , <i>Thymallus thymallus</i>	Magdalénien	(Leesch <i>et al.</i> 2004)
Hauterive	Neuchâtel	Monruz	<i>Thymallus thymallus</i> , <i>Salvelinus alpinus</i>	Magdalénien	(Müller 2006)

• France

Localisation		Sites	Espèces déterminées	Période	Bibliographie
Ain	Hostias	Grotte de Chenelaz	<i>Salmo trutta</i> , <i>Thymallus thymallus</i>	Magdalénien	(Le Gall 1999a)
Ain	Neuville-sur-Ain	Abri de la Colombière	Non identifié	Magdalénien supérieur	(Cleyet-Merle 1990)
Ain	Virignin	Grotte de Romaines de Pierre-Chatel	<i>Salmo trutta</i> , <i>Lota lota</i> , <i>Coregonus</i> sp., <i>Leuciscus leuciscus</i>	Magdalénien supérieur	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Le Gall 1999a)
Ardèche	Casteljau	Abri des Pêcheurs	Salmonidae	Magdalénien inférieur	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)
Ariège	Alliat	La vache	Salmonidae, <i>Salmo trutta</i>	Magdalénien supérieur / Proto-Azilien/ Azilien	(Cleyet-Merle 1984 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Pailhaugue 1995)
Ariège	Ussat	Grotte des Eglises	<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i>	Magdalénien supérieur	(Le Gall 1984a ; 1984b ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Cleyet-Merle 1984/85)
Aude	Belvis	Cauna de Belvis	<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Thymallus thymallus</i>	Magdalénien VI	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Le Gall 1999a)
Aude	Puilaurens	Grotte de l'Œil	<i>Salmo trutta</i> , <i>Thymallus thymallus</i>	Magdalénien VI	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Le Gall 1999a)
Aude	Sallèles-Cabardès	Grotte Gazel	<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , Cyprinidae	Magdalénien moyen	(Desse-Berset s.d)

Aude	Villardonnell	Canecaude	<i>Salmo salar, Salmo trutta</i>	Magdalénien moyen	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Le Gall 1999a)
Dordogne	Petit-Bersac	Badegoule	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Anguilla anguilla, Thymallus thymallus</i>	Solutréen	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990 ; Le Gall 1992)
Dordogne	Bézenac	Flageolet I	Salmonidae, Cyprinidae	Aurignacien	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Le Gall 1999a)
Dordogne	Bourdeilles	Le Fourneau du Diable	Non identifié	Solutréen supérieur	(Cleyet-Merle 1984 ; 1990 ; Le Gall 1992b)
Dordogne	Grand-Brassac	Grotte de Rochereil	Cyprinidae, <i>Esox lucius</i>	Magdalénien VI	(Jude 1960 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Dordogne	Lalinde	La Gare de Couze	<i>Rutilus rutilus</i>	Magdalénien VI	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Dordogne	Les-Eyzies-de-Tayac	Abri Pataud	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Anguilla anguilla, Thymallus thymallus</i>	Aurignacien, Périgordien V, VI, VII	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Le Gall 1999a)
Dordogne	Les-Eyzies-de-Tayac	Abri de Laugerie-Basse	Non identifié	Magdalénien	(Cleyet-Merle 1990)
Dordogne	Les-Eyzies-de-Tayac	Grottes d'Abzac	Salmonidae	Magdalénien final	(Le Gall 1999a ; 1999b)
Dordogne	Les-Eyzies-de-Tayac	Grotte du Château des Eyzies- de-Tayac	Salmonidae	Magdalénien VI/ Azilien	(Cravinho 2009)
Dordogne	Les-Eyzies-de-Tayac	Abri de Laugerie-Haute	Salmonidae	Périgordien/ Magdalénien	(Cleyet-Merle 1990)
Dordogne	Limeuil	Font-brunel	<i>Salmo salar, Cyprinidae</i>	Magdalénien	(Capitan & Bouyssonie 1924 ; Cleyet-Merle 1990 ; Le Gall 1992b)
Dordogne	Saint-Rabier	Le Peyrat	Salmonidae, <i>Salmo trutta, Anguilla anguilla, Cyprinidae, Esox lucius</i>	Magdalénien II et VI/ Azilien/ Sauveterrien/ Tardenoisien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Dordogne	Sarliac-sur-l'Isle	La Combe Saunière	<i>Salmo trutta, Cyprinidae</i>	Solutréen	(Le Gall 1999b)
Dordogne	Sergeac	Abri Castanet	<i>Salmo salar, Salmo trutta</i>	Aurignacien	(Cravinho 2009)
Dordogne	Terrasson-Lavilledieu	Jolivet	Non identifié	Magdalénien	(Le Gall 1992a ; 1992b)

Dordogne	Terrasson-Lavilledieu	Lachaud	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Cyprinidae</i>	Solutréen supérieur/ Magdalénien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992b)
Dordogne	Tursac	Reignac	Salmonidae	Magdalénien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)
Dordogne	Tursac	Abri de La Madeleine	Salmonidae	Magdalénien final	(Le Gall 1992a ; 1992b)
Dordogne	Tursac	Abri de Villepin	Non identifié	Magdalénien VI	(Peyrony 1936 ; Cleyet-Merle 1984 ; 1990)
Dordogne	Tursac	Liveyre	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Anguilla anguilla, Thymallus thymallus</i>	Solutréen	(Cleyet-Merle 1990)
Gard	Garn	Baume d'Oullins	Non identifié	Paléolithique supérieur	(Cleyet-Merle 1990)
Gard	Montclus	Baume de Monclus	Non identifié	Magdalénien final	(Le Gall 1992a ; 1992b)
Gard	Remoulins	La Salpêtrière	Non identifié	Paléolithique supérieur	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)
Gard	Sainte-Anastasie	Grotte de l'Esquichou-Crapaou	<i>Leuciscus leuciscus, Barbus barbus, Rutilus rutilus</i>	Aurignacien ancien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992b)
Gard	Vers-Pont-du-Gard	La Balauzière	Rajiformes	Aurignacien	(Cleyet-Merle 1990)
Gironde	Cessac	Abri de Faustin	Salmonidae, Cyprinidae	Magdalénien final	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Gironde	Juillac	Abri du Vidon	Non identifié	Magdalénien final	(Le Gall 1992a ; 1992b)
Gironde	Pessac-sur-Dordogne	Abri du Morin	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Esox lucius</i>	Magdalénien VI	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; Leroi-Gourhan 1988 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Gironde	Prignac-et-Marcamps	Roc de Marcamps	<i>Salmo salar, Salmo trutta</i>	Magdalénien IV	(Le Gall 1992a ; 1992b)
Gironde	Prignac-et-Marcamps	Grotte des Fées	Non identifié	Magdalénien supérieur	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)
Haute-Garonne	Aurignac	Rhode II	<i>Salmo salar, Salmo trutta</i>	Magdalénien final / Azilien	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992b)
Haute-Garonne	Lespugue	Grotte des Harpons	<i>Salmo trutta, Anguilla anguilla, Esox lucius, Squalius cephalus</i>	Magdalénien final / Azilien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)
Haute-Garonne	Saint-Martory	Grotte de la Tourasse	Non identifié	Magdalénien / Azilien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)

Haute-Loire	Polignac	Rond-du-Barry	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Esox lucius</i>	Magdalénien I et II	(Le Gall 1992a ; 1992b)
Haute-Loire	Retournac	Cottier	<i>Salmo salar, Salmo trutta</i>	Magdalénien IV	(Virmont 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Hautes-Pyrénées	Bagnères-de-Bigorre	Grotte d'Aurenson	<i>Salmo salar, Squalius cephalus</i>	Magdalénien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Haute-Savoie	Balme de Thuy	Abri de la Vieille Eglise	<i>Salmo trutta</i>	Paléolithique supérieur	(Célérier 1982)
Hautes-Pyrénées	Lourdes	Grotte des Espelugues	Non identifié	Magdalénien supérieur	(Cleyet-Merle 1990)
Hautes-Pyrénées	Troubat	Grotte abri du Moulin	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Esox lucius, Squalius cephalus</i>	Magdalénien/ Azilien/ Sauveterrien	(Le Gall 1993)
Hérault	Aniane	Bois-des-Brousses	<i>Salmo trutta, Anguilla anguilla, Lota lota, Thymallus thymallus</i>	Magdalénien moyen	(Cleyet-Merle 1984 ; Duché 1986 ; Le Gall 1999a ; Bazile & Bazile 2010)
Hérault	Laroque	Laroque II	<i>Salmo trutta, Anguilla anguilla, Cyprinidae</i>	Magdalénien moyen et supérieur/ Sauveterrien	(Bazile 1981 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)
Indre	Pouilligny-Saint-Pierre	Abri Fritsch	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Thymallus thymallus</i>	Magdalénien ancien	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Le Gall 1999a)
Indre	Saint-Marcel	La Garenne	<i>Salmo salar, Salmo trutta</i>	Magdalénien V et VI	(Desse & Granier 1976 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Meunier 2004)
Landes	Sorde-l'Abbaye	Dufaure	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Esox lucius</i>	Magdalénien / Azilien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Landes	Sorde-l'Abbaye	Duruthy	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Esox lucius</i>	Magdalénien IV et VI	(Delpech 1968 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Loire	Villereest	Saut-du-Perron	Non identifié	Magdalénien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)
Lot	Bouziès	Grotte de la Gare du Conduché	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Esox lucius, Squalius cephalus</i>	Magdalénien final	(Le Gall 1982 ; 1984b ; 1992a ; 1992b ; Cleyet-Merle 1984)
Lot	Caniac-du-Causse	Grotte de Pégourié	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Anguilla anguilla, Alosa alosa, Squalius cephalus, Leuciscus leuciscus, Barbus barbus</i>	Magdalénien / Azilien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Le Gall 1992b ; Le Gall 1993)
Lot	Orniac	Les Peyrugues	<i>Salmo salar, Salmo trutta, Cyprinidae, Anguilla anguilla</i>	Magdalénien final	(Le Gall 1992a ; 1992b)
Lot	Rocamadour	Murat	Salmonidae, Cyprinidae	Magdalénien	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)

Manche	Rozel	Abri-sous-roche de la Pointe du Rozel			supérieur / Azilien	1990)
Pyrénées-Atlantiques	Arancou	Grotte du Bourrouilla		Labridae	Magdalénien	(Cleyet-Merle 1990)
Pyrénées-Orientales	Villefranche-de-Conflent	Embulla		<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Anguilla anguilla</i> , <i>Esox lucius</i> , <i>Leuciscus leuciscus</i> , <i>Squalius cephalus</i>	Magdalénien final	(Le Gall 1999a ; 1999b)
Savoie	Saint-Thibaud-de-Couz	Grottes de Jean-Pierre 1 et 2		<i>Salmo trutta</i>	Solutréen supérieur	(Le Gall 1999a)
Tarn	Penne	Le Courbet		<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Lota lota</i>	Magdalénien supérieur / Mésolithique	(Desse & Granier 1976 ; Bintz 1994)
Tarn-et-Garonne	Bruniquel	Grotte de Bruniquel		Non identifié	Magdalénien supérieur	(Cleyet-Merle 1984/85 ; Cleyet-Merle 1990)
Tarn-et-Garonne	Saint-Antonin-Noble-Val	Abri de Fontalès		<i>Salmo salar</i>	Magdalénien supérieur	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b)
Vienne	Antigny	Abri du Taillis des coteaux		Salmonidae	Magdalénien V et VI	(Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Leroi-Gourhan 1988)
Vienne	Montmorillon	La Piscine		<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Thymallus thymallus</i> , Salmonidae, Cyprinidae, <i>Anguilla anguilla</i> , <i>Platichthys flesus</i>	Paléolithique supérieur	Cette étude
Vienne	Goux	Bois-Ragot		<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Thymallus thymallus</i> , Salmonidae, Cyprinidae, <i>Anguilla anguilla</i>	Paléolithique supérieur	Cette étude
Yonne	Arcy-sur-Cure	Grottes de la Cure		<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Anguilla anguilla</i> , <i>Thymallus thymallus</i> , <i>Leuciscus leuciscus</i>	Magdalénien final / Azilien	(Desse & Granier 1976 ; Cleyet-Merle 1984/85 ; 1990 ; Le Gall 1992a ; 1992b ; Cravinho & Desse-Berset 2005)
				Salmonidae, <i>Thymallus thymallus</i>	Paléolithique moyen / supérieur	(Baffier <i>et al.</i> 2005/2006)

• Espagne

Région	Sites	Espèces déterminées	Période	Bibliographie
Andalousie	Cueva Ambrosio	<i>Salmo salar</i>	Solutrén	(in Russ 2010)
Andalousie	Cueva de Nerja	<i>Acipenser sturio</i> , Gadidae, <i>Pollachius pollachius</i> , <i>Belone belone</i> , <i>Dicentrarchus labrax</i> , <i>Trachurus trachurus</i> , <i>Epinephelus marginatus</i> , Sparidae, <i>Dentex dentex</i> , <i>Diplodus</i> sp., <i>Pagellus erythrinus</i> , <i>Pagrus pagrus</i> , <i>Sparus aurata</i> , Labridae, <i>Labrus merula</i> , <i>Scomber</i> sp., <i>Thunnus thynnus</i> , <i>Scorpaena</i> sp., Triglidae, <i>Trigla</i> sp.	Paléolithique supérieur	(Morales-Muñiz <i>et al.</i> 1994; Morales-Muñiz & Rosello-Izquierdo 2004)
Asturies	Tito bustillo	<i>Salmo trutta</i> , <i>Salmo salar</i> , Pleuronectidae ?	Paléolithique moyen et supérieur	(Morales-Muñiz 1984; Rosello-Izquierdo 1992)
Asturies	Cueva Millán	<i>Salmo trutta fario</i> , <i>Anguilla anguilla</i> , <i>Pseudochondrostoma polylepis</i> , non identifié	Moustérien	(Morales-Muñiz 1984; Rosello-Izquierdo & Morales-Muñiz 2005)
Asturies	La Riera	<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , Sparidae, <i>Solea</i> sp.	Solutrén, Magdalénien inférieur et supérieur	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	Coberizas Cave	Non identifié	17.000 - 15.000 BP	(in Russ 2010)
Asturies	Cueto de la Mina	Salmonidae, Chondrichtyens, <i>Raja</i> spp., non identifié	Solutrén, Aurignacien, Azilien	(Rosello-Izquierdo & Morales-Muñiz 2005; Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	Fonfría B	<i>Solea</i> sp., non identifié	Fin Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Asturies	Bricia A	<i>Solea</i> sp., non identifié	Fin Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Asturies	Balmori E1-C1	<i>Solea</i> sp., non identifié	Magdalénien,	(Adán <i>et al.</i> 2009; Russ 2010)
Asturies	Penicial Conchero	Non identifié	Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Asturies	Arnero A	Non identifié	Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Asturies	Sofoxo	<i>Salmo salar</i> , Salmonidae	Magdalénien, Azilien	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	Cueva Oscura	Salmonidae	Azilien	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	El Buxu	<i>Salmo trutta</i> , <i>Salmo salar</i>	Solutrén	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	El Cierro	Non identifié	Paléolithique	(Adán <i>et al.</i> 2009)

				supérieur	
Asturies	La Güelga	Non identifié		Paléolithique supérieur	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	La Lluera	Salmonidae		Magdalénien, Azilien	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	La Paloma	Non identifié		Paléolithique supérieur	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	Las Caldas	Salmonidae		Magdalénien	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	Les Pedroses	Non identifié		Paléolithique supérieur	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	Los Azules	<i>Salmo salar</i> , non identifié		Azilien	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	Mazaculos	<i>Labrus</i> spp., non identifié		Paléolithique supérieur	(Adán <i>et al.</i> 2009)
Asturies	La Meaza	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Asturies	Cueva de los Canes	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	Bolinkoba	Non identifié		Paléolithique inférieur et supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	La Lloseta	Non identifié		Paléolithique inférieur et supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	Ekain	Non identifié		Paléolithique inférieur et supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	Cueva del Otero	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	Cueva de la Chora	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	Lumentxa	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	El Valle	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	El Mirón	<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i>		Paléolithique supérieur	(Straus <i>et al.</i> 2002; Russ 2010)
Cantabrie	Salitre	<i>Salmo</i> sp.		Azilien	(in Russ 2010)

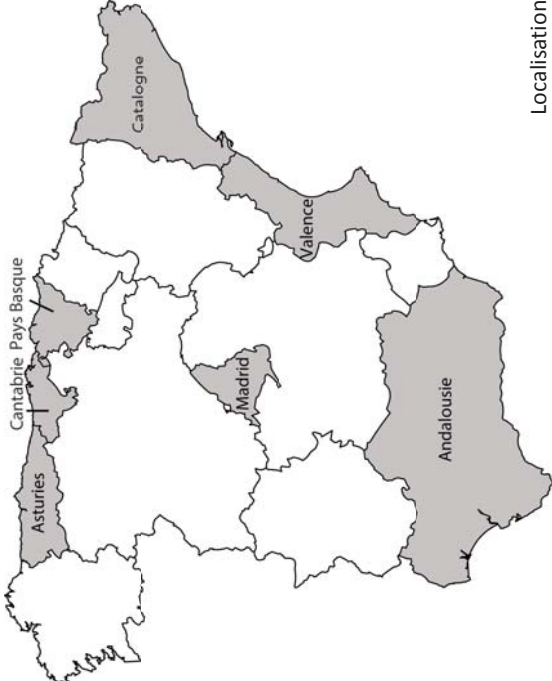
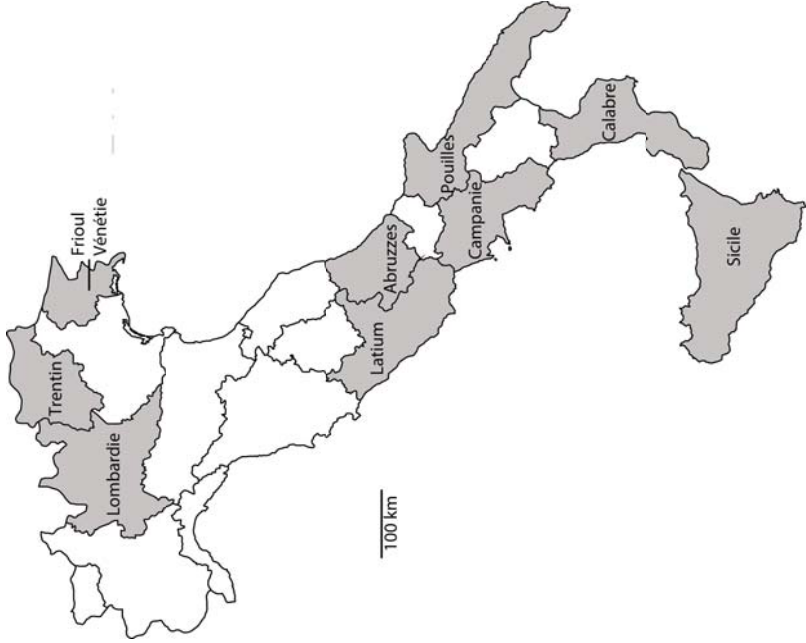
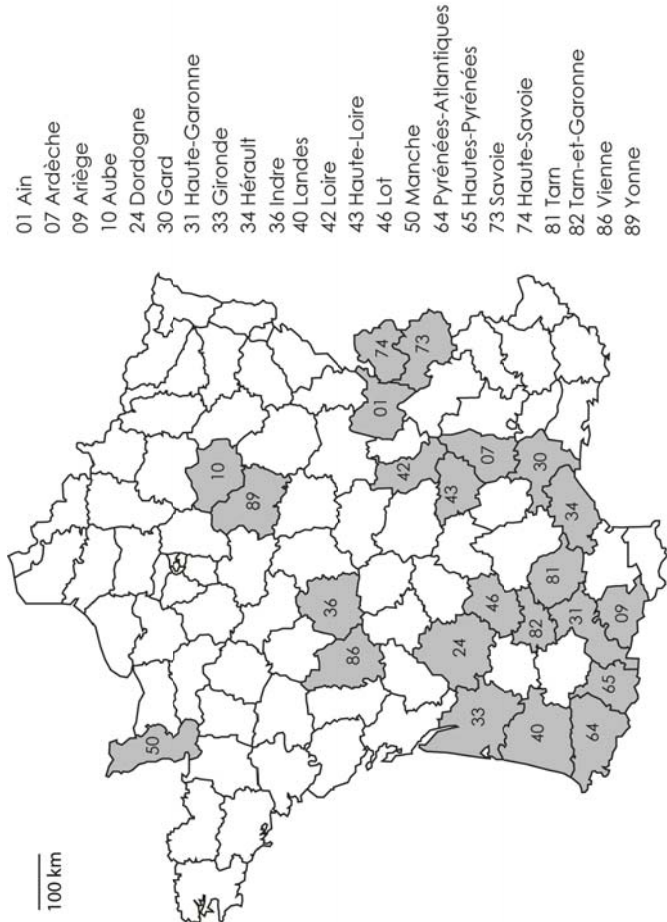
Cantabrie	Hornos de la Peña	Salmonidae		Solutréen	(in Russ 2010)
Cantabrie	Cueva Chufin	Salmonidae, non identifié		Solutréen	(in Russ 2010)
Cantabrie	Altamira	Salmonidae, Pleuronectidae, Elasmobranchie		Paléolithique inférieur et supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	El Juyo	Salmonidae, Pleuronectidae, <i>Raja</i> sp.		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	Rascaño	<i>Salmo</i> sp., Pleuronectidae, Elasmobranchie		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Cantabrie	Cueva del Castillo	<i>Salmo</i> sp., <i>Anguilla anguilla</i>		Paléolithique moyen et supérieur	(in Russ 2010)
Catalogne	Arbreda Cave	<i>Anguilla anguilla</i> , <i>Barbus</i> sp., <i>Leuciscus</i> sp., <i>Rutilus</i> sp., <i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Salmo</i> sp., non identifié		Moustérien au Solutréen	(Rosello-Izquierdo & Morales-Muñiz 2005)
Catalogne	Bora Gran d'en Carrera	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Catalogne	Cova dels Ermitons	<i>Salmo trutta fario</i>		Moustérien	(in Russ 2010)
Catalogne	Davant Pau	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Catalogne	El Cingle Vermell	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Catalogne	Mollet I	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Catalogne	Reclau Viver	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Madrid	Aridos	Non identifié		Solutréen	(in Russ 2010)
Pays basque espagnol	Isturitz	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Pays basque espagnol	Aitzbitarte III	<i>Salmo</i> sp, <i>Anguilla anguilla</i> , <i>Trisopterus minutus</i> , <i>Blennius</i> sp., <i>Scomber</i> sp., <i>Platichthys flesus</i> , Perciformes		Solutréen	(Rosello Izquierdo & Morales-Muñiz 2011)
Pays basque espagnol	Cueva de Abauntz	Non identifié		Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Pays basque espagnol	Cueva de Amalda	<i>Salmo salar</i> , <i>Salmo</i> sp., <i>Pagellus erthrinus</i> , <i>Merluccius merluccius</i> , Perciformes		Paléolithique moyen	(Morales-Muñiz & Rosello Izquierdo 1989)
Pays basque espagnol	Laminak II	<i>Anguilla anguilla</i> , <i>Salmo salar</i> , <i>Salmo trutta</i> , <i>Phoxinus phoxinus</i> , <i>Gobio gobio</i> , <i>Rutilus</i> sp., <i>Conger conger</i> , <i>Muraena helena</i> , Gadidae,		Paléolithique supérieur	(Rosello <i>et al.</i> 1994)

		<i>Dicentrarchus labrax/punctatus, Oedalechilus labeo, Chelon labrosus, Liza aurata, Labrus bergylta, Labrus merula, Blennidae, Gobiidae, Pleuronectiformes</i>	
Pays basque espagnol	Santa Catalonia	Non identifié	Paléolithique supérieur
Pays basque espagnol	Santimamiñe	Non identifié	Paléolithique supérieur
Valence	Tossal de la Roca	Non identifié	Paléolithique supérieur

• Italie

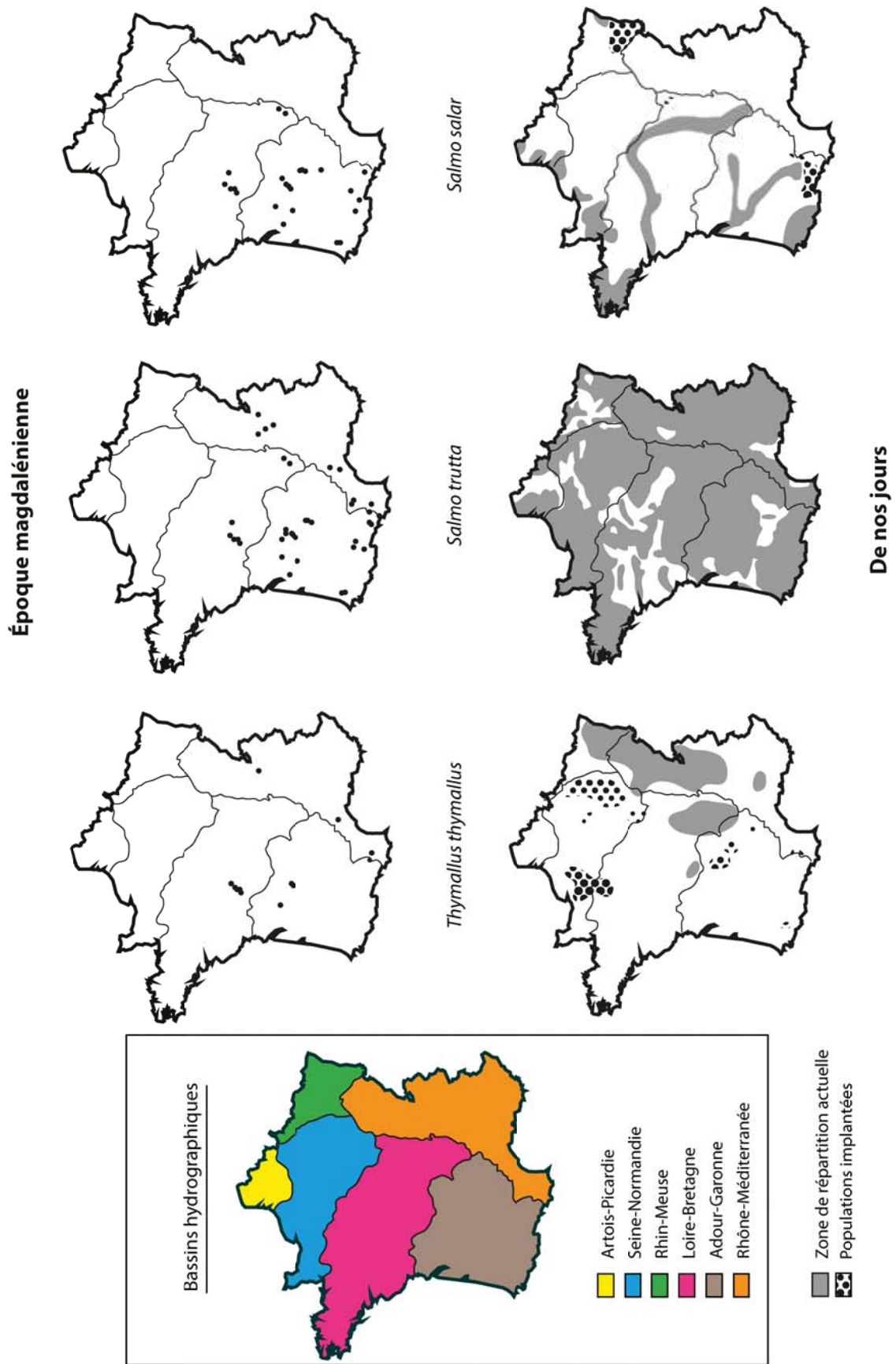
Région	Sites	Espèces déterminées	Période	Bibliographie
Abruzzes	Grotto di Pozzo	<i>Salmo trutta</i>	14 600 – 14 000 ans cal. BP	(Russ & Jones 2009 ; Russ 2010)
Abruzzes	Maurizio Shelter	<i>Salmo trutta</i>	Paléolithique supérieur	(Wilkins 1994)
Abruzzes	Ciccio Felice Cave	<i>Salmo trutta</i>	Paléolithique supérieur	(Wilkins 1994)
Abruzzes	La Punta Cave	<i>Salmo trutta</i>	Paléolithique supérieur	(Wilkins 1994 ; Russ 2010)
Abruzzes	Ortucchio Cave	<i>Salmo trutta</i>	Paléolithique supérieur	(Wilkins 1994 ; Russ 2010)
Abruzzes	Maritza Cave	<i>Salmo trutta</i>	Paléolithique supérieur	Wilkins 1994 ; Russ 2010)
Abruzzes	Grotta Graziani	Non identifié	Paléolithique supérieur	(Phoca-Cosmetatou 2009)
Alpes italiennes	Pradestel	Non identifié	Tardiglaciaire	(Albertini & Tagliacozzo 2004a)
Alpes italiennes	Romagnano III	Non identifié	Tardiglaciaire	(Albertini & Tagliacozzo 2004a)
Calabre	Grotta delle Madonna	<i>Salmo trutta, Anguilla anguilla, Sparus auratus</i>	Paléolithique supérieur, Mésolithique	(in Russ 2010)
Campanie	Grotta della Serratura	Non identifié	Paléolithique supérieur, Epigravettien	(in Russ 2010)
Frioul	Riparo di Biarzo	Non identifié	Paléolithique supérieur, Epigravettien	(Albertini & Tagliacozzo 2004a ; Phoca-Cosmetatou 2009)

Latium	Riparo Salvini	Non identifié	Paléolithique supérieur, Epigravettien	(Phoca-Cosmetatou 2009)
Lombardie	Riparo Cogola	<i>Squalius cephalus</i> , Cyprinidae, <i>Esox lucius</i> , non identifié	Paléolithique supérieur, Epigravettien	(Albertini & Tagliacozzo 2004a ; Phoca-Cosmetatou 2009)
Pouilles	Grotta delle Prazziche	Non identifié	Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Pouilles	Grotta delle Mura	Non identifié	Paléolithique supérieur, Epigravettien	(Phoca-Cosmetatou 2009)
Pouilles	Grotta Romanelli	Non identifié	Paléolithique supérieur, Epigravettien	(Phoca-Cosmetatou 2009)
Sicile	Grotta dell'Uzzo	Non identifié	Fin Paléolithique supérieur	(in Russ 2010)
Trentin	Riparo Dalmeri	<i>Barbus plebejus</i> , <i>Squalius cephalus</i> , Cyprinidae, <i>Salmo trutta trutta/marmoratus</i> , <i>Thymallus thymallus</i> , <i>Esox lucius</i> , non identifié	Paléolithique supérieur, Epigravettien	(Albertini & Tagliacozzo 2004a ; Phoca-Cosmetatou 2009)
Vénétie	Riparo Soman	Non identifié	Paléolithique supérieur, Epigravettien	(Albertini & Tagliacozzo 2004a ; Phoca-Cosmetatou 2009)



Localisation des régions où des sites à ichtyofaunes ont été découverts
[cartes modifiées de D-map.com].

8. Biogéographie des espèces étudiées. Evolution depuis l'époque magdalénienne jusqu'à nos jours



Époque magdalénienne



Leuciscus sp.

Squalius cephalus

Anguilla anguilla

Platichthys flesus



Leuciscus burdigalensis
Leuciscus leuciscus

De nos jours

9. Evolution des espèces piscicoles de la Gartempe de la période magdalénienne à nos jours et état de conservation des populations

Famille	Nom latin	Nom commun	Gartempe au Magdalénien	Gartempe actuellement	Introduction	UICN France	UICN Mon de
Anguillidae	<i>Anguille anguille</i>	Anguille				CR	CR
Balitoridae	<i>Barbatula barbatula</i>	Loche franche				LC	LC
Cottidae	<i>Cottus gobio</i>	Chabot				DD	LC
Cyprinidae	<i>Squalius cephalus</i>	Chevaine				LC	LC
Cyprinidae	<i>Leuciscus leuciscus</i>	Vandoise				DD	LC
Cyprinidae	<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon				LC	LC
Cyprinidae	<i>Phoxinus phoxinus</i>	Vairon				DD	LC
Cyprinidae	<i>Alburnus alburnus</i>	Ablette				LC	LC
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe commune			Epoque romaine / Haut Moyen Âge vers 1890		
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio carpio</i>	Carpe miroir					
Cyprinidae	<i>Gobio gobio</i>	Goujon				DD	LC
Cyprinidae	<i>Chondrostoma nasus</i>	Hotu			vers 1860	LC	LC
Cyprinidae	<i>Blicca bjoerkna</i>	Brème bordelière				LC	LC
Cyprinidae	<i>Abramis brama</i>	Brème commune				LC	LC
Cyprinidae	<i>Barbus barbus</i>	Barbeau fluviatile				LC	LC
Cyprinidae	<i>Alburnoides bipunctatus</i>	Spirin				LC	LC
Cyprinidae	<i>Leuciscus burdigalesis</i>	Vandoise rostrée				DD	LC
Esocidae	<i>Esox lucius</i>	Brochet				VU	LC
Percidae	<i>Gymnocephalus cernua</i>	Grémille			17 ^{ème} / 18 ^{ème}	LC	LC
Percidae	<i>Perca fluviatilis</i>	Perche				LC	LC
Percidae	<i>Sander lucioperca</i>	Sandre			vers 1888	-	LC
Petromyzontidae	<i>Lampetra planeri</i>	Lamproie de planer				LC	LC
Pleuronectidae	<i>Platichthys flesus</i>	Flet				DD	LC
Salmonidae	<i>Salmo salar</i>	Saumon atlantique				VU	LC
Salmonidae	<i>Salmo trutta fario</i>	Truite fario				LC	LC
Salmonidae	<i>Coregonus oxyrinchus</i>	Corégone oxyrinque				EX	
Salmonidae	<i>Thymallus thymallus</i>	Ombre commun				VU	LC
Siluridae	<i>Silurus glanis</i>	Silure glane			1857 puis 1956	DD	LC

EX : Eteinte au niveau mondial

CR : En danger

VU : Vulnérable

NT : Quasi menacée

LC : Préoccupation mineure

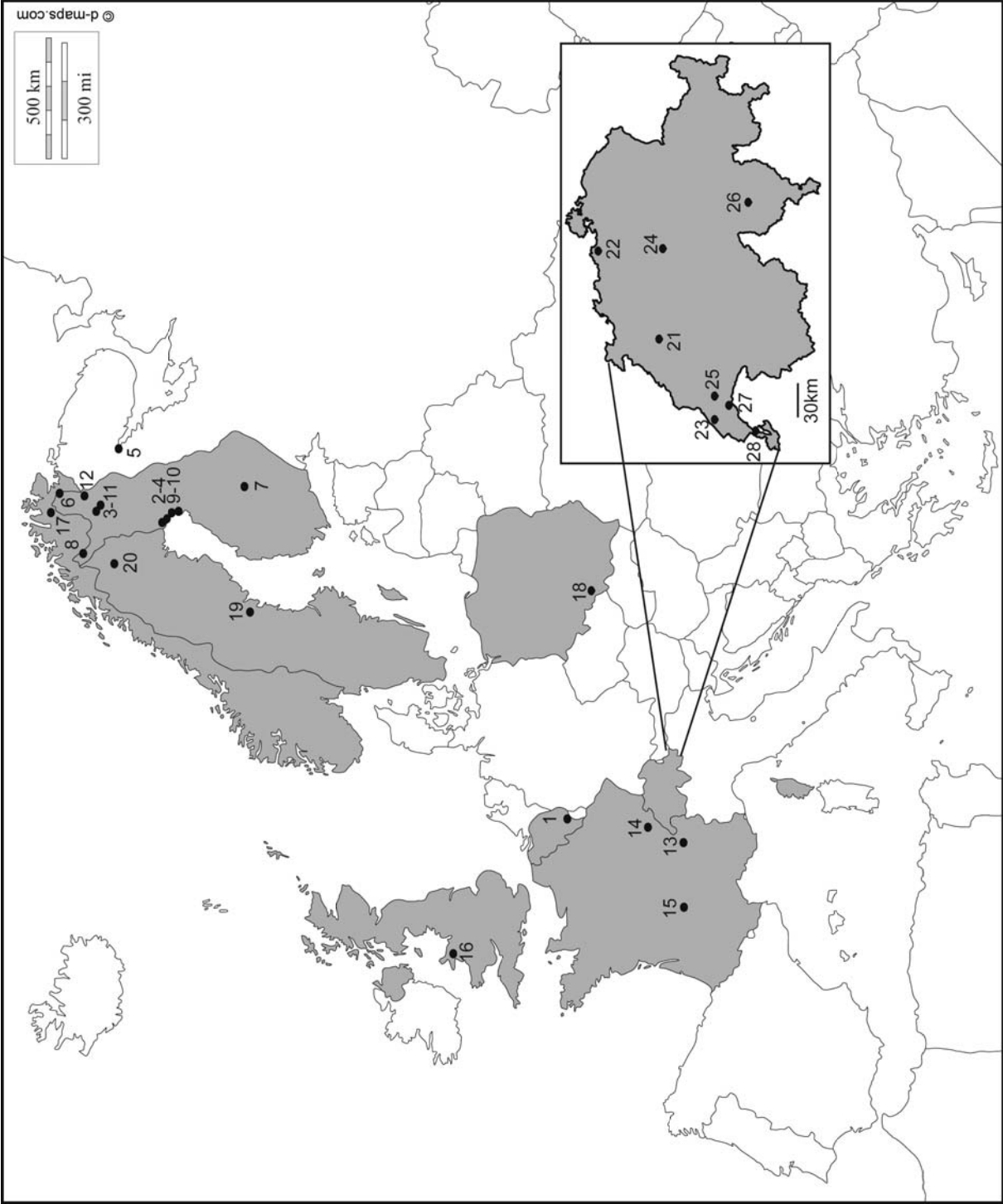
DD : Données insuffisantes

(Données tirées de Keith et al. 2011.)

10. Localisation des cours d'eau choisis pour étudier la croissance de l'ombre commun

Pays	Rivière	Identifiant carte
Belgique	Ourthe	1
Finlande	Iijoki	2
	Juutuanjoki	3
	Kemijoki	4
	Koutajoki	5
	Näätämö	6
	Rautalampi	7
	Rommaeno	8
	Simojoki	9
	Tornionjoki	10
	Vaskojoki	11
	Paastsjoki	12
France	Ain	13
	Loue	14
	Pranlac	15
Grande-Bretagne	Lugg	16
Norvège	Tenojoki	17
Pologne	Sola	18
Suède	Indalsälven	19
	Kaitum	20
Suisse	Aar	21
	Giess	22
	Orbe	23
	Reuss	24
	Talent	25
	Tessin	26
	Venoge	27
	Versoix	28

Liste des cours d'eau choisis pour l'étude de croissance de l'ombre commun.



Localisation des cours d'eau choisis pour l'étude de la croissance de l'ombre commun
[cartes modifiées de cmap.com].

11. Identifiants des échantillons du Taillis des Coteaux utilisés en ADN ancien

Identifiant	Correspondance base archéologique	Lavage	Etude
EG1	TDC 1345A	oui	oui
EG2	TDC 1528	non	non
EG3	TDC 1529	oui	non
EG4	TDC 1531	oui	non
EG5	TDC 1525	non	non
EG6	TDC 1525	oui	oui
EG7	TDC 1530	oui	oui
EG8	TDC 1527	non	non
EG9	TDC 1526	non	non
EG10	TDC 1526	non	non
EG11	TDC 1455	oui	oui
EG12	TDC 485	oui	oui
EG13	TDC 454	oui	oui

Résumé

L'exploitation des ressources aquatiques par les populations magdaléniennes est encore largement méconnue pour le nord de la France. Cette thèse se fonde sur l'étude du matériel ichtyofaunique des sites du Taillis des Coteaux et de La Piscine (bassin de la Gartempe, Vienne).

Les restes identifiés appartiennent majoritairement aux Salmonidae (ombre, truite, saumon) et sont représentés quasi exclusivement par des éléments vertébraux. La mise en œuvre de nouvelles méthodologies nous a permis d'optimiser l'étude de ce matériau, notamment par des développements en morphométrie et en sclérochronologie. Nous avons mis au point un modèle en morphométrie géométrique permettant de discriminer le saumon de la truite. L'application de la méthode des KNN aux contours de forme permet de différencier ces espèces à plus de 90 %. La sclérochronologie appliquée aux écailles se révèle utile pour la détermination des périodes de pêche et la reconstitution de la croissance de l'ombre au Magdalénien. La pêche s'exerçait essentiellement au printemps et la croissance des ombres était similaire à celle des populations scandinaves actuelles.

La thèse aborde aussi le problème de l'agent responsable des accumulations osseuses de poisson en contexte karstique. La mise en place d'un référentiel taphonomique concernant la loutre nous a permis de caractériser sa signature sur le matériel osseux et de déterminer son éventuel rôle dans les dépôts.

Cet ensemble de méthodes propose donc une amélioration des techniques de détermination des espèces et un approfondissement des connaissances sur les stratégies de subsistance mais aussi sur l'évolution des populations piscicoles au cours du temps dans le bassin de la Gartempe.

Enfin, cette thèse vise à illustrer comment, et avec quelles limites, les nouvelles méthodes d'étude des restes archéo-ichtyofauniques peuvent contribuer à la compréhension des sociétés préhistoriques.

Mots-clés : Poisson, Identification spécifique, Morphométrie géométrique, Scalimétrie, Taphonomie, Le Taillis des Coteaux, La Piscine, Paléolithique supérieur, Magdalénien

Abstract

The exploitation of aquatic resources by Magdalenian populations in northern France is still largely unknown. This thesis addresses this gap through the study of ichthyofaunal remains from the caves of Le Taillis des Coteaux and La Piscine (Gartempe basin, Vienne).

The identified remains consist mostly of salmonids (grayling, trout, salmon) and are represented almost exclusively by vertebral bones. The development of new methodologies, such as the application of morphometric analysis and sclerochronology, has allowed us to optimize the study of this type of material. We have developed a discriminating model using geometric morphometrics in order to distinguish between salmon and trout. The application of the knn method permits us to identify these species with 90% certainty. The application of sclerochronology to scales in the archaeological record allowed us to determine fishing season and to reconstruct the growth of the Magdalenian grayling. The results show that fishing was practiced during springtime and that the growth of the grayling during the Magdalenian period was similar to the growth of current Scandinavian populations.

This thesis also addresses the determination of fish bone accumulators present in a karst landscape. The establishment of a taphonomic reference that characterizes the effect of otters on fish bones allowed us to determine its potential role in the accumulation of archaeological deposits.

This set of methods contributes improved techniques for species identification and increased our knowledge of subsistence strategies during the Magdalenian as well as provided information about the evolution of fish populations in the Gartempe basin. Finally, this thesis illustrates how the application of these new methods for ichthyo-archaeological studies contribute to the understanding of prehistoric societies.

Keywords : Fish remains, Species identification, Geometric morphometrics, Scalimetry, Taphonomy, Le Taillis des Coteaux, La Piscine, Upper Paleolithic, Magdalenian