

CARACTERISATION DES VARIATIONS PALEOENVIRONNEMENTALES D'APRES L'ALIMENTATION DES CAPRINES CHASSES PAR LES HOMMES DU PALEOLITHIQUE INFERIEUR ET MOYEN EN LANGUEDOC-ROUSSILLON

RIVALS Florent, MOIGNE Anne-Marie, DENIAUX Brigitte

Résumé

L'étude de l'alimentation de trois espèces de caprinés, au travers de l'analyse des micro-traces d'usure dentaires, a été appliquée à trois gisements du Pléistocène supérieur de la région méditerranéenne pour compléter les études paléoenvironnementales classiques réalisées à partir de la méthode des cénogrammes. La méthode des micro-traces a permis de déceler des changements climatiques qui n'avaient pas été mis en évidence par l'étude de la faune ou par les analyses sédimentologiques.

Abstract

The diet of three species of Caprinae is studied through dental microwear analysis in three Upper Pleistocene sites of the North Mediterranean area. Microwear analysis complement the classical palaeoenvironmental results obtained with the cenogram method. Microwear analysis lead us to detect climatic changes which were not perceived though neither the study of faunas nor sedimentological analysis.

Introduction

Parmi les méthodes qui servent à reconstituer l'environnement et le climat au Pléistocène, celles basées sur l'étude des assemblages osseux ont été largement utilisées dans les sites européens, de l'Europe centrale jusqu'à la

péninsule ibérique (Montuire, 1998, 1999 ; Rodriguez et al., 1996 ; van Kolfschoten, 1995). On peut citer les diagrammes d'associations d'herbivores (Delpech *et al.* 1983), les histogrammes écologiques (Flemming, 1973 ; Guérin 1984), les courbes climatiques quantifiées (Griggo, 1996) ou les cénogrammes (Valverde, 1964 ; Legendre 1987). Cette dernière, qui décrit la structure des communautés de mammifères en relation avec les différents types d'environnements et les conditions climatiques, est basée sur l'association de faunes la plus complète possible, ne présentant aucun doute au niveau de la composition spécifique. Malheureusement, dans les sites archéologiques, la fragmentation des ossements rend souvent la détermination difficile. Il faut aussi y prendre en compte l'intervention de divers agents d'accumulation qui peuvent avoir réalisé une prédation et/ou une altération sélectives. Les faunes fossiles ne reflètent donc pas toujours exactement la composition de la faune d'origine, ce qui en limite les possibilités d'utilisation. En outre, ces méthodes sont basées pour la plupart sur la liste de faune, liste qui varie peu entre les niveaux archéologiques d'un même site et ne reflète pas alors les possibles différences détectées par l'analyse des sédiments ou la composition palynologique, par exemple. De telles difficultés ont été relevées dans quelques sites du sud de la France (Fig.1), comme l'Hortus à Valflaunès (Hérault), la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales), et le Portel-Ouest à Loubens (Ariège).

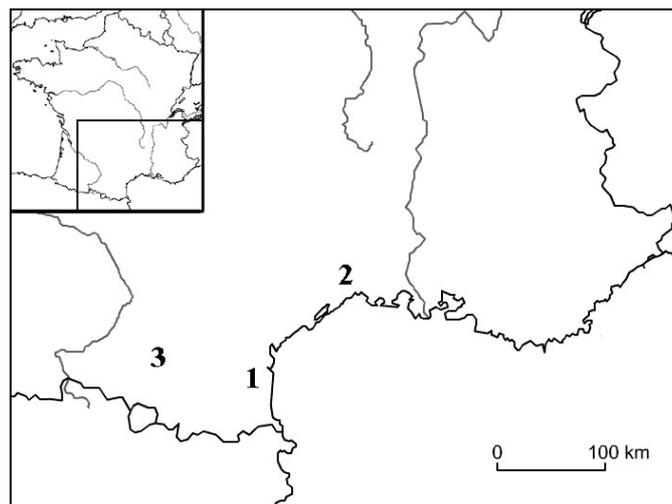


Figure 1. Carte de localisation des sites étudiés : 1: Caune de l'Arago, 2: Hortus, 3: Portel-Ouest.

L'analyse des micro-traces d'usure dentaires a été alors utilisée afin d'aider à clarifier les problèmes rencontrés dans chacun de ces gisements archéologiques. Cette méthode, peu commune dans l'étude des sites du Pléistocène, permet d'obtenir des données quantitatives très précises qui assurent la reconstitution du régime alimentaire des animaux fossiles, conduisent ainsi à l'acquisition de renseignements sur leurs adaptations alimentaires, en particulier en fonction des climats au cours du Pléistocène, à condition que l'on connaisse de manière précise la saison de chasse des animaux (Rivals et Deniaux 2003). L'objet de cette étude est de montrer quelles précisions paléoenvironnementales cette analyse a pu apporter dans ces trois sites du Pléistocène.

Méthodologie

Les méthodes d'analyse des micro-traces d'usure dentaire en microscopie électronique à balayage ont été développées à la fin des années 1970 et, depuis, elles ont été largement appliquées à la reconstitution du régime alimentaire des faunes de sites paléontologiques et préhistoriques (artiodactyles, caprinés domestiques, primates et hominidés). Jusqu'à présent les études sur les bovidés fossiles ont concerné soit le Tertiaire (Solounias et Moelleken, 1992) soit le Néolithique (Mainland, 1997 et 1998).

Le terme de micro-trace d'usure dentaire est donné à l'usure observée à l'échelle microscopique. Ces micro-traces, visibles sur la surface de toutes les dents, se forment pendant la mastication et sont plus abondantes dans les zones où le contact avec la nourriture et l'occlusion sont les plus importantes, face occlusale et labiale des incisives et face occlusale des dents jugales (Mainland, 1998). La densité, la taille et la forme des micro-usures reflète divers aspects du régime alimentaire de l'animal. Le degré d'abrasion des particules contenues dans l'aliment, l'acidité, la dureté de la nourriture, la puissance et la direction des mouvements de la mâchoire influent sur leur formation (Walker *et al.*, 1978 ; Gordon, 1982 ; Teaford, 1994). K. D. Gordon (1982) a classé les micro-usures en trois catégories : les rayures courtes (striations), les rayures longues (gouges) et les trous de piquetage (pits). L'intérêt de cette méthode est qu'elle est assez précise au niveau temporel puisque, par exemple, le taux de renouvellement des traces à la surface de l'émail est d'environ 15 jours pour les Caprini. Ainsi, les micro-traces observées reflètent l'alimentation des 15 derniers jours de la vie de l'animal (Mainland, 1998). Chez les herbivores, l'abrasion est causée par les phytolithes, particules de silice plus dures que l'émail, qui se trouvent dans tous les végétaux et qui sont très abondantes dans les graminées (Baker *et al.*, 1959 ; Piperno, 1988). L'alimentation peut inclure des particules exogènes. Les animaux peuvent ingérer des quantités

significatives de particules minérales du sol, surtout l'hiver et sous climat froid quand le couvert herbeux est irrégulier (Field et Purves, 1964). Cependant la largeur de leurs traces permet de les distinguer de celles causées par les phytolithes (Baker *et al.*, 1959).

Les ongulés sont généralement sélectionnés pour ce type d'études car, situés à la base de la pyramide écologique, ils dépendent étroitement de la végétation dont ils se nourrissent, donc suivent indirectement les variations climatiques.

Parmi les ongulés actuels il a été distingué trois grandes catégories en fonction de l'alimentation (Hofmann, 1973, 1989). Les tondeurs d'herbe ou paiseurs (grazers), qui consomment principalement des graminées, ont des dents jugales de type hypsodonte. Les brouteurs de feuilles ou folivores (browsers), qui se nourrissent essentiellement de plantes dicotylédones ligneuses comme les arbustes ou les feuilles d'arbres, ont des dents jugales de type brachyodonte. Les "mangeurs mixtes" (mixed feeders), constituent une catégorie intermédiaire entre les deux précédentes. Leur alimentation est qualifiée de mixte car elle inclut un mélange de plantes ligneuses et de graminées et varie en fonction des saisons (variation temporelle), ou en fonction des déplacements des populations (variation spatiale).

La méthodologie appliquée pour cette étude a été adaptée à partir de celle décrite par N. Solounias et S.M.C. Moelleken (1992) et largement utilisée par d'autres auteurs (Ungar et Teaford, 1996 ; Mainland, 1998). Pour ce travail les images ont été réalisées en utilisant le microscope électronique à balayage environnemental Philips XL 30 ESEM du laboratoire de Tautavel, qui permet d'observer les objets directement, sans avoir recours à leurs répliques (Deniaux, 2002). La crête d'émail du paracône est observée, d'abord à un grossissement de x 250 afin de localiser la zone d'étude ; ensuite trois images ou plus sont systématiquement prises à un grossissement de x 500. Les images sont traitées avec MICROWARE 4.0, un logiciel d'analyse d'image semi-automatique développé par P. Ungar (2001), spécialement conçu pour l'étude quantitative des micro-traces d'usure dentaire. La mesure du rapport longueur/largeur de chaque trace permet de déterminer sa catégorie : trous (rapport < 4), rayures (rapport > 4). Ces critères sont communément adoptés pour les études quantitatives (Walker et Teaford, 1989 ; Solounias et Hayek, 1993). Les taxons choisis pour cette étude sont des ongulés de la tribu des Caprini. Il s'agit de l'argali (*Ovis ammon antiqua*), du tahr des Cèdres (*H. cedrensis*), du bouquetin du Caucase (*Capra caucasica*) et de l'isard (*Rupicapra pyrenaica*). L'intérêt de ce groupe réside dans le fait que l'appartenance de ces espèces à la catégorie alimentaire des paiseurs pour la première, et des "mangeurs mixtes" pour les trois autres, est bien connue par des travaux sur les espèces actuelles (Schaller, 1998) qui ont été confirmés pour les espèces fossiles par l'analyse des micro-traces (Rivals, 2002).

Résultats et Discussion

Un total de 60 échantillons ont été analysés, soit dans le détail, 53 pour la Caune de l'Arago, échantillonnage

qui nous permet de confirmer la validité de la méthode, 3 pour l'Hortus et 4 pour le Portel-Ouest. Les comptages effectués sont donnés dans le tableau 1.

Taxons	Sites et niveaux	Ensemble strat.	O.I.S.	NR	N images	Densité (N/mm ²)		Pourcentage	
						rayures	trous	rayures	trous
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	Portel-Ouest B		2	2	3	1188,1	973,6	55,0	45,0
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	Portel-Ouest F2		5-4	1	4	1274,8	934,4	57,7	42,3
<i>Capra</i> aff. <i>caucasica</i>	Portel-Ouest G		5-4	1	3	503,3	726,1	40,9	59,1
<i>Capra</i> aff. <i>caucasica</i>	Hortus c.8		5-4	1	3	1344,1	297,0	81,9	18,1
<i>Capra</i> aff. <i>caucasica</i>	Hortus c.13		5-4	1	2	1076,7	160,9	87,0	13,0
<i>Capra</i> aff. <i>caucasica</i>	Hortus c.28		5-4	1	1	915,8	123,8	88,1	11,9
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago D	III	12	1	3	2978,5	24,8	99,2	0,8
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago E	III	12	4	18	1214,2	34,4	97,2	2,8
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago Fs	III	12	17	55	1426,2	28,4	98,1	1,9
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago Fb	III	12	5	13	1420,4	45,7	96,9	3,1
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago F-G	III	12	2	6	1344,9	24,8	98,2	1,8
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago Gs	III	12	4	13	1249,0	102,8	92,4	7,6
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago Gm	III	12	3	9	1738,2	96,3	94,8	5,2
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago Gi	III	12	1	5	1480,2	0,0	100,0	0,0
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago H	II	13	1	4	563,1	105,2	84,3	15,7
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago J	II	13	1	3	2417,5	173,3	93,3	6,7
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago K	I	14	1	4	1794,6	111,4	94,2	5,8
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago L	I	14	1	4	854,0	0,0	100,0	0,0
<i>Ovis ammon antiqua</i>	Caune de l'Arago MNO	I	14	3	7	855,7	46,0	94,9	5,1

Tableau 1. Nombre de dents analysées (NR), nombre d'images (N images), Densité de rayures et de trous de piquetage (N/mm²) et pourcentages respectifs. O.I.S. = Stade isotopique.

- La Caune de l'Arago

Le remplissage de la Caune de l'Arago présente plusieurs niveaux archéologiques datés entre 700 et 100 000 ans environ. Ces niveaux recèlent une abondante industrie acheuléenne, de nombreux restes d'anté-néandertaliens, des restes osseux de grands mammifères et de microvertébrés. Les variations de la liste de la faune ont permis de proposer un cadre biostratigraphique pour le Pléistocène moyen de cette région méditerranéenne. Toutefois ces variations ne sont pas assez radicales pour être illustrées dans les courbes qualitatives caractérisant les paléoenvironnements. Elles ne reflètent pas les micro-variations enregistrées par l'étude sédimentaire ou l'étude palynologique.

Une des caractéristiques de cet assemblage est la richesse en caprinés, en particulier le mouflon, très abondant dans tous les niveaux étudiés et considéré comme un gibier privilégié des hominidés.

Le nombre de micro-traces des différents niveaux examinés montre des variations significatives en fonction des ensembles stratigraphiques. Dans les trois niveaux de l'ensemble I du complexe moyen (CM I, stade isotopique 14) l'émail des dents présente peu de trous de piquetage et peu de rayures par rapport aux autres ensembles, notamment les niveaux L et M, N, O. Cette faible densité dans le CM I n'est pas liée à un problème de préservation car l'émail est bien conservé, sa surface ne présente pas plus de zones d'altération que celui des échantillons des autres

niveaux. L'ensemble II (CM II, stade isotopique 13) se distingue par un nombre plus élevé de trous. L'ensemble III (CM III, stade isotopique 12) se caractérise par un plus grand nombre de rayures que dans le CM I. Dans le CM I et le CM III, la proportion de trous de piquetage indique que l'alimentation des argalis était sans doute globalement composée de graminées alors que dans le CM II les végétaux ligneux étaient plus consommés que dans les deux autres ensembles, mais toujours avec beaucoup de graminées. Ces similitudes sont bien celles qui ont été mises en évidence par la méthode des cénogrammes. Dans les niveaux du CM I, le paysage était plutôt ouvert, avec un climat sec et froid (Montuire et Desclaux, 1997), donc riche en graminées. Dans le CM II, le paysage devient légèrement plus fermé et le climat moins sec, les animaux trouvaient donc des végétaux ligneux plus abondants. Enfin, le niveau G du CM III reflète un milieu légèrement plus humide et un climat moins froid par rapport au sol F, donc un environnement un peu plus fermé (Montuire et Desclaux, 1997). Lorsque les niveaux archéologiques de la Caune de l'Arago sont considérés de manière globale en fonction des ensembles stratigraphiques, l'analyse des micro-traces confirme les résultats obtenus à partir des cénogrammes.

Certains sols archéologiques se distinguent nettement des autres. Les niveaux L et Gi se caractérisent par une absence totale de trous de piquetage (Fig. 2a). Bien que leur densité soit faible, la présence exclusive

de rayures indique une alimentation composée de graminées, les animaux n'ayant pas accès aux végétaux ligneux. Cette abondance de graminées reflète un climat froid et sec, déjà bien décrit dans le sol L par les analyses sédimentologiques et palynologiques. Dans le niveau de base du sol G au contraire, les proportions des faunes correspondent plutôt à celles de l'horizon sous-jacent et l'interprétation paléoclimatique tendait plutôt à considérer ce niveau comme une transition entre le sol H contemporain d'un interglaciaire et le sol G moyen caractéristique d'un épisode glaciaire avec les migrations massives de mammifères d'origine

septentrionale. L'étude des micro-traces du niveau Gi illustre le début de la phase de refroidissement. A l'opposé, l'échantillon du sol H (Fig. 2b) se distingue par une forte proportion de trous de piquetage (15,7 % des micro-traces). Cette abondance de trous, par rapport aux autres niveaux, est à mettre en relation avec une consommation importante de végétaux ligneux. Les micro-traces reflètent bien un climat plus clément, en accord avec l'environnement végétal composé de taxons tempérés et thermophiles repérés dans les échantillons de pollens (Renault-Miskovsky, 1980).

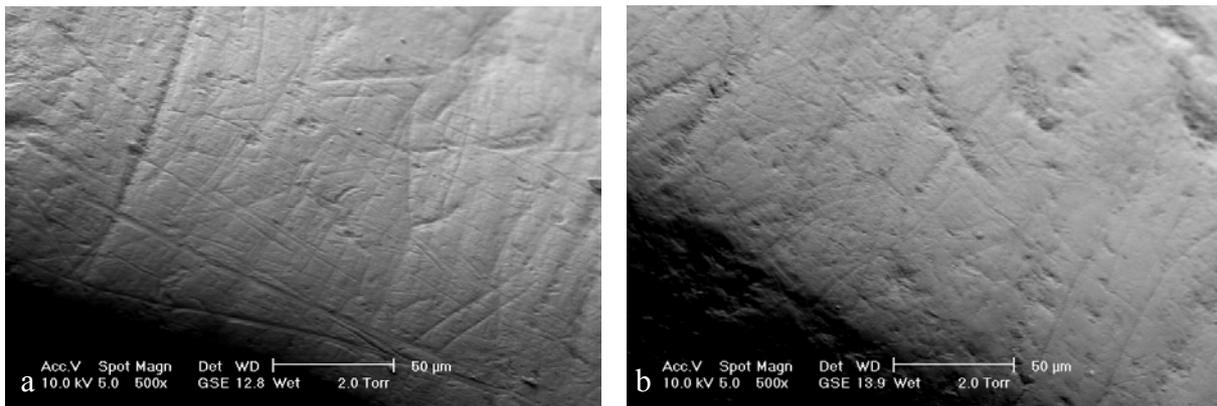


Figure 2. Micro-traces d'usure sur l'émail de dents d'argali de la Caune de l'Arago. (a) Spécimen du sol L (D10 DBL3 599), grandissement x500. (b) Spécimen du sol H (H14 HFH15 4165), grandissement x500.

La méthode des micro-traces d'usure a été appliquée aux niveaux archéologiques définis dans le sol F. Il s'agit d'un niveau archéologique de 40 cm d'épaisseur qui correspond probablement à de multiples occupations humaines. Bien que plusieurs niveaux archéostratigraphiques y aient été identifiés, la distribution des restes d'argali y est verticalement uniforme (Rivals *et al.*, 2002). Dans l'ensemble du sol F, la saison de chasse de l'argali a été estimée d'après la séquence d'éruption et d'usure des dents. Elle s'étend de la fin du printemps au début de l'été, et plus précisément de mai à août. A cette saison, l'alimentation des argalis actuels est composée de 88 % de graminées (Schaller, 1998). En hiver, la nourriture est constituée de feuilles et de bourgeons de végétaux ligneux, buissons et arbres, mais aussi de lichens et de mousses et les graminées ne représentent alors que 24 % de son alimentation.

En considérant la variation de la densité des trous, la consommation de plantes ligneuses par l'argali a diminué vers le sommet du sol F alors que la saison de chasse ne variait pas. Ceci ne peut en conséquence être expliqué que par un refroidissement climatique qui induit la raréfaction des végétaux ligneux en faveur du développement des graminées. Un climat plus froid a aussi été détecté par l'analyse des pollens (Renault-Miskovsky, 1980) alors que ce changement n'était pas évident dans l'enregistrement sédimentaire

(Lumley *et al.*, 1984). Le paysage était dominé par les graminées et parsemé de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) et de genévriers (*Juniperus*), les taxons frais ou froids étant plus abondants au sommet. Ces observations sont également confirmées par la proportion de bœuf musqué et de bison dans ces niveaux qui ont permis d'individualiser le sol F en deux unités (Kacimi, 2003), Fb (base du sol F) et Fs (sommet du sol F). Les NMI du bœuf musqué et du bison sont plus élevés dans le niveau Fs que dans Fb. L'augmentation de l'abondance de ces taxons indique également que le niveau Fs s'est déposé pendant un climat plus froid que Fb.

Les micro-traces d'usure dentaire des dents d'argali de la Caune de l'Arago confirment les deux subdivisions réalisées dans le sol F. Les caractéristiques des micro-traces de ces deux niveaux archéostratigraphiques diffèrent par leur densité, bien que leurs dimensions ne varient pas de manière significative (Rivals et Deniaux, 2003). Cette différence doit être corrélée avec l'existence d'une phase plus froide vers le sommet du sol F. L'analyse des micro-traces d'usure dentaire du niveau archéologique F reflète la saisonnalité des occupations humaines et, de manière indirecte, met en évidence les variations climatiques.

L'Hortus

Le fossé de l'Hortus a livré un remplissage épais de 7 mètres dans lequel une succession de 27 niveaux correspondant à autant d'occupations humaines et par des carnivores (Lumley, 1972). Les analyses sédimentologiques et palynologiques ont révélé une alternance de conditions froides, sèches ou humides.

Les courbes ainsi établies ont servi de courbe de référence pour définir les différentes phases climatiques du Languedoc pendant le Pléistocène supérieur. La grande faune est largement dominée par le bouquetin qui représente 70 % des restes osseux de grands mammifères. La présence de cerfs ou de chevaux, grands mammifères qui interviennent ponctuellement dans le menu des hommes qui ont fréquenté cette grotte pendant de grandes chasses aux bouquetins, confirme l'interprétation paléoclimatique avec une ensemble froid et humide jusqu'à la couche 25 favorisant le développement de la forêt et un ensemble très froid et aride jusqu'à la couche 7 correspondant à une ouverture nette du paysage.

Dans la grotte de l'Hortus, seules trois dents, provenant de trois couches différentes, ont pu être analysées au microscope électronique en raison de l'altération chimique qui a affecté la plupart des restes. Malgré sa taille, cet échantillon est significatif. Les échantillons des couches 28 et 13 révèlent une signature assez similaire alors que l'échantillon de la couche 8 se démarque de ces deux dernières puisque le nombre de trous de piquetage augmente de manière significative.

Les cénogrammes (Montuire et Desclaux, 1997) indiquent un environnement plutôt ouvert et un climat plutôt froid, aussi bien pour la phase Vb (couche 13) que pour la phase Vc (couche 8). Toutefois la présence de quelques espèces de rongeurs, telles que *Clethrionomys glareolus*, *Glis glis* ou *Microtus mediterraneus-dentatus*, indique que le climat conserve un cachet méditerranéen. L'analyse des micro-traces d'usure dentaire permet de préciser un radoucissement du climat dans la couche 8. Malgré des conditions climatiques très sèches, voire arides, les bouquetins consomment des végétaux ligneux, suggérant ainsi une alternance de niveaux reflétant un climat plus humide accompagné du développement de la forêt. Cette observation est bien en accord avec l'analyse des pollens qui suggère un climat froid et

humide avec une proportion de pollens d'arbres pouvant atteindre 75 à 90 %. Il s'agit surtout du chêne, *Quercus ilex*, et du pin, *Pinus sylvestris* (Renault-Miskovsky, 1972).

- Le Portel-Ouest

Le Portel-Ouest est une grotte perchée faisant partie d'un important réseau karstique dans la commune de Loubens, Ariège. La séquence sédimentaire comprend 14 niveaux archéologiques distincts correspondant à l'ensemble du Pléistocène supérieur (Vézian, 1989). Les niveaux moustériens, F, F1, F2 et F3 ont livré de l'industrie lithique majoritairement réalisée sur quartz et des ossements de grands mammifères parmi lesquels les os de rennes, de chevaux puis de grands bovidés sont le plus abondants. Des restes humains, 36 ossements correspondant à 5 individus, proviennent des niveaux les plus riches, F2 et F3.

L'émail des dents de bouquetin du Portel-Ouest présente des micro-traces nettement différentes de celles observées pour cette même espèce à la Caune de l'Arago ou à l'Hortus. En effet les trous atteignent 59,1 % du total des micro-traces dénombrées.

L'alimentation de ces bouquetins est donc constituée majoritairement de végétaux ligneux, indiquant de manière globale l'existence d'un climat plus humide que ce qui a été observé pour la Caune de l'Arago et l'Hortus. Cette différence est vraisemblablement liée à la situation géographique de la grotte du Portel-Ouest à une altitude de 590 m.

Le cénogramme obtenu pour le niveau F est caractéristique d'un environnement froid et humide, fermé, il ne présente pas de différence significative avec les cénogrammes des différentes couches étudiées (Marquet *et al* 1998).

L'analyse des micro-traces sur les échantillons appartenant à l'isard suggère que le climat était froid et sec dans les niveaux moustériens, puis froid et plus humide dans les niveaux supérieurs. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus sur la grande faune par A. Gardeisen (1999). Les données palynologiques semblent confirmer cette tendance (Renault-Miskovsky et Girard, 1998).

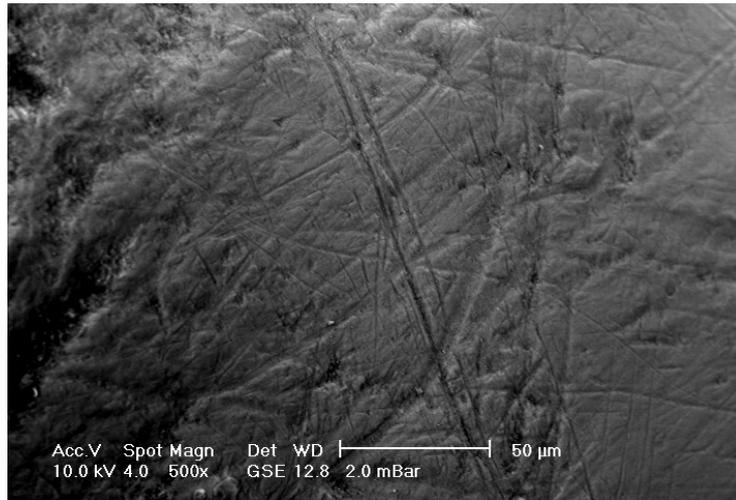


Figure 3. Micro-traces d'usure sur l'émail d'une dent de bouquetin de l'Hortus. Spécimen Hortus J9 c.8 53, grandissement x 500.

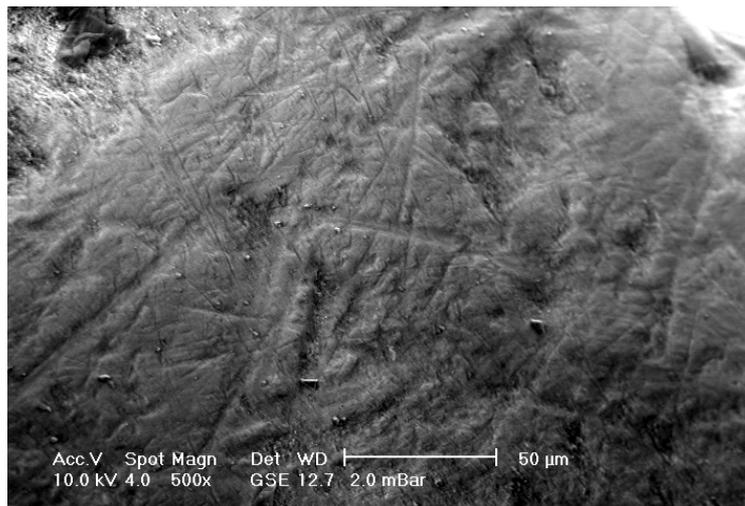


Figure 4. Micro-traces d'usure sur l'émail d'une dent de bouquetin du Portel-Ouest. Spécimen LPO Moustérien couche G, grandissement x 500.

Conclusion

Les facteurs climatiques déterminent largement la répartition des ongulés qui sont fortement dépendant du climat. Les populations de Caprini, par exemple, déploient des stratégies adaptatives qui se manifestent généralement par des déplacements. Les variations observées au niveau des micro-traces peuvent donc être mises en parallèle avec des phénomènes climatiques de plus ou moins grande ampleur. Cette méthode est d'un grand intérêt lorsque l'on considère de fines subdivisions d'ensembles chronologiques, lorsque les autres méthodes ne détectent pas de variation ou lorsque les pollens ne sont pas conservés. La reconstitution de l'alimentation au travers de l'analyse des micro-traces d'usure dentaire reflète les données obtenues à partir des études classiques sur la faune et avec les données sédimentologiques et palynologiques.

Bibliographie

Baker G., Jones L.W.P., Wardrop I.D. (1959), Cause of wear in sheep's teeth, *Nature* 184, 1583-1584.

Delpech F., Donard E., Gilbert A., Guadelli J.-L., Le Gall O., Martini-Jacquin A., Paquereau M.-M., Prat F., Tournepiche J.-F. (1983), Contribution à la lecture des paléoclimats quaternaires d'après les données de la paléontologie en milieu continental. Quelques exemples de flores et de faunes d'Ongulés pris dans le Pléistocène supérieur d'Aquitaine. in : *Actes du Colloque de l'A.G.S.O.*, Bordeaux, Mai 1983, Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, n°34 et CNRS, *Cahiers du Quaternaire*, n° spécial, 1983, pp. 165-177.

Deniaux B. (2002), La microscopie à balayage environnementale. in: J.-C. Miskovsky (Ed.). *Géologie de la préhistoire*. Géopré, Paris, pp. 589-599.

Field A.C., Purves D. (1964), The intake of soil by grazing sheep, *Proceedings of the Nutrition Society* 23, 24-24.

Flemming T.H. (1973), Numbers of mammals species in North and Central America forest communities, *Ecology* 54, 555-563.

Gardeisen A. (1999), Middle Palaeolithic subsistence in the West Cave of "Le Portel" (Pyrénées, France), *Journal of Archaeological Science* 26, 1145-1158.

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

Toutefois cette méthode d'analyse permet de détecter des variations climatiques dans les niveaux archéologiques qui ne sont parfois pas visibles à partir des méthodes classiques utilisées en paléocéologie ou bien par la palynologie. Il s'agit donc d'une méthode complémentaire qui permet d'apporter des précisions sur l'évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats, aussi bien pour des petites que des grandes échelles de temps.

Florent Rivals¹, Anne-Marie Moigne² et Brigitte Deniaux¹

1- UMR 5590 du CNRS, Laboratoire de Préhistoire, CERP, Avenue Léon-Jean Grégory, 66720 Tautavel.

2- Département de Préhistoire du Muséum National d'Histoire Naturelle, Avenue Léon-Jean Grégory, 66720 Tautavel.

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 de Bois-Ragot (Vienne), *Paleo* 8, 81-97.

Guérin C. (1984), Grands mammifères marqueurs de l'environnement et des climats du Villafranchien d'Europe occidentale : méthodologies et résultats, *Paléobiologie continentale* 14, 287-299.

Hofmann R.R. (1973), *The ruminant stomach, East African monographs in biology*, East African Literature Bureau, Nairobi.

Hofmann R.R. (1989), Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system, *Oecologia* 78, 443-457.

Kacimi S. (2003), *Les grands bovidés au Pléistocène en Languedoc-Roussillon et en Catalogne. Etude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléocéologique*. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan, 267 p. (inédit).

Legendre S. (1987), Les communautés de mammifères et leur milieu en Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène, *Revue de Paléobiologie* 6, 183-188.

Lumley H. de (1972), *La grotte de l'Hortus*. Etudes Quaternaires 1, Université de Provence, Marseille, 668 p.

Lumley H. de, Fournier A., Park Y.C., Yokoyama Y., Demouy A. (1984), Stratigraphie du remplissage

- Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983, *L'Anthropologie, Paris*, 88, 5-18.
- Mainland I. L. (1997), A qualitative approach to dental microwear analysis, in: Sinclair A., Slater E., Gowlett J. (Eds.), *Archaeological Sciences 1995: Proceedings of a Conference on the Application of Scientific Methods to Archaeology*, Oxford Books Monograph Series 64, Oxford, pp. 213-221.
- Mainland I. L. (1998), Dental microwear and diet in domestic sheep (*Ovis aries*) and goats (*Capra hircus*): Distinguishing grazing and fodder-fed Ovicaprids using a quantitative analytical approach, *Journal of Archaeological Science* 25, 1259-1271.
- Marquet J.C., Vézian R., Gardeisen A. (1998), Le Portel-Ouest. Associations fauniques et paléoenvironnements sur la frange septentrionale des Pyrénées ariégeoises au Würm ancien, *Quaternaire* 9, 303-314.
- Montuire S. (1998), Analyse paléoécologique d'une première séquence de faunes de mammifères et évolution des environnements en Allemagne au Pléistocène, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 326, 221-226.
- Montuire S. (1999), Mammalian faunas as indicators of environmental and climatic changes in Spain during the Pliocene-Quaternary transition, *Quaternary Research* 52, 129-137.
- Montuire S., Desclaux E. (1997), Paleoecological analysis of mammalian faunas and environmental evolution in the South of France during the Pleistocene, *Boreas* 26, 355-365.
- Piperno D. (1988), *Phytolith analysis. An archaeological and geological perspective*, Academic Press, London, 280 p.
- Renault-Miskovsky J. (1972), La végétation pendant le Würmien II, aux environs de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault) d'après l'étude des pollens, in : *La grotte de l'Hortus*. H. de Lumley, (Ed.) *Etudes Quaternaires* 1, Université de Provence, Marseille, pp. 313-324.
- Renault-Miskovsky J. (1980), Le Paléoenvironnement de l'Homme de Tautavel (Caune de l'Arago, Tautavel, Pyrénées-Orientales) : la faune et la flore en Roussillon au Pléistocène moyen, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 290, 747-750.
- Renault-Miskovsky J., Girard M. (1998), Palynologie des grottes de Montmaurin (Haute-Garonne) et du versant nord pyrénéen. Corrélations interséquentielles du Pléistocène moyen à l'Holocène, *Quaternaire* 9, 185-201.
- Rivals F. (2002), *Les petits bovidés pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Etude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique*. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan : 417 p. (inédit).
- Rivals F., Deniaux B. (2003), Dental microwear analysis for investigating the diet of an argali population (*Ovis ammon antiqua*) of mid-Pleistocene age, Caune de l'Arago cave, eastern Pyrenees, France, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 193, 443-455.
- Rivals F., Moigne A.-M., Lumley H. de. (2002), La chasse aux petits bovidés à la Caune de l'Arago (Tautavel, France) : opportunisme ou sélection des proies ?, *Anthropozoologica* 36, 3-12.
- Rodriguez J., Díez C., Laplana C., Nicolás E. (1996), Estudio paleoecológico de la asociación de mamíferos del nivel TD6 (Pleistoceno inferior, Sierra de Atapuerca, Burgos, España), *Revista Española de Paleontología* 11, 199-206.
- Schaller G. B. (1998), *Wildlife of the Tibetan Steppe*. University of Chicago Press, Chicago: 373 p.
- Solounias N., Moelleken S.M.C. (1992), Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids, *Journal of Vertebrate Palaeontology* 12, 113-121.
- Solounias N., Hayek L.A.C. (1993), New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes, *Journal of Zoology* 229, 421-445.
- Teaford M. F. (1994), Dental microwear and dental function, *Evolutionary Anthropology* 3, 17-30.
- Ungar P.S. (2001), *Microware software, Version 4.0. A semi-automated image analysis system for the quantification of dental microwear*. Unpublished: Fayetteville, AR USA.
- Ungar P.S., Teaford M.F. (1996), Preliminary examination of non-occlusal dental microwear in anthropoids: implications for the study of fossil primates, *American Journal of Physical Anthropology* 100, 101-113.
- Valverde J.A. (1964), Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. I. Structure d'une communauté. II. Rapport entre prédateurs et proies, *Terre et Vie* 111, 121-154.

Van Kolfsochten T. (1995), On the application of fossil mammals to the reconstruction of paleoenvironments of Northwestern Europe, *Acta Zoologica Cracoviensia* 38, 73-84.

Vézian J. (1989), Les fouilles à l'entrée du Portel-Ouest (Loubens, Ariège) : stratigraphie générale et passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur, *Bulletin de la Société Préhistorique de l'Ariège* 44, 225-261.

Walker A., Hoek H.N., Perez L. (1978), Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet, *Science* 201, 908-910.

Walker A., Teaford M. (1989), Inferences from quantitative analysis of dental microwear, *Folia Primatologica* 53, 177-189.