# Author's personal copy



Disponible en ligne sur www.sciencedirect.com

ScienceDirect

Annales de Paléontologie 94 (2008) 245-265

ANNALES
DE
PALÉONTOLOGIE

www.em-consulte.com

Article original

Rôle du gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) dans la constitution de l'assemblage osseux de la grotte du Noisetier (Fréchet-Aure, Hautes-Pyrénées, France)

Bearded vultures activity and its incidence on the bone accumulation of the Noisetier cave (Fréchet-Aure, Hautes-Pyrénées, France)

Sandrine Costamagno<sup>a,\*</sup>, Isabelle Robert<sup>b</sup>, Véronique Laroulandie<sup>c</sup>, Vincent Mourre<sup>a</sup>, Céline Thiébaut<sup>d</sup>

Disponible sur Internet le 28 octobre 2008

#### Résumé

La grotte du Noisetier qui s'ouvre à une altitude de 825 m dans les Hautes-Pyrénées a livré une industrie moustérienne associée à de nombreux vestiges osseux. Les spectres fauniques sont largement dominés par l'isard et, dans une moindre mesure, le bouquetin et le cerf. L'étude taphonomique met en évidence la présence de deux stocks fauniques distincts. Les traces relevées sur les ossements de bouquetin et de cerf dénotent une accumulation d'origine anthropique. En revanche, les os d'isard portent très peu de stries de boucherie alors que les os semi-digérés sont particulièrement nombreux. C'est du point de vue des portions squelettiques que les différences sont les plus perceptibles. En effet, pour les os longs notamment, que ce soit pour le bouquetin ou le cerf, les portions diaphysaires sont largement prépondérantes alors que pour l'isard, les extrémités spongieuses dominent à une écrasante majorité. Sur la base de ces constatations

Adresse e-mail: costamag@univ-tlse2.fr (S. Costamagno).

<sup>&</sup>lt;sup>a</sup> UMR 5608 du CNRS, TRACES, université Toulouse-2 Le Mirail, Maison de la Recherche, 5, allées A.-Machado, 31058 Toulouse cedex 9, France

b UMR 5197 du CNRS, archéozoologie, histoire des Sociétés humaines et des peuplements animaux, Muséum national d'histoire naturelle, musée de la Tapisserie de Bayeux, 13, rue de Nesmond, 14400 Bayeux, France

<sup>&</sup>lt;sup>c</sup> UMR 5199 du CNRS, PACEA, université de Bordeaux-1, avenue des Facultés B18, 33405 Talence cedex, France

<sup>&</sup>lt;sup>d</sup> UMR 6636 du CNRS, LAMPEA, MMSH, université de Provence, 5, rue du Château-de-l'Horloge, BP 647, 13094 Aix-en-Provence cedex 2, France

<sup>\*</sup> Auteur correspondant.

et par la confrontation avec des référentiels actualistes provenant de divers prédateurs, l'hypothèse d'une accumulation par le gypaète barbu des restes osseux d'isard est avancée.

© 2008 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

#### Abstract

Located in the Aure Valley (French central Pyrénées), the Noisetier cave opens at 825 m asl. This Middle Palaeolithic site has produced a Mousterian industry associated with a rich faunal assemblage. Bone remains are dominated by Chamois then Ibex and Red deer. Taphonomic analysis strongly suggests a human origin for the Ibex and the Red deer but questions arise for the Chamois. The chamois assemblage differed from the bones of both species by its low cut marks ratio. Semi-digested bones are particularly abundant. Differences are even more perceptible for skeletal portions. For Red deer and Ibex, long bone remains are mostly shaft portions whereas for Chamois, ends are the most abundant. Comparisons of the Noisetier cave bone assemblage with different present-day reference data leads to the conclusion that Chamois bones have mostly been accumulated by bearded vultures.

© 2008 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés: Taphonomie ; Agents d'accumulation ; Gypaète barbu ; Traces de semi-digestion ; Moustérien

Keywords: Taphonomy; Accumulator agents; Boarded vulture; Semi-digested marks; Mousterian

#### 1. Introduction

La question de l'origine des accumulations osseuses au sein des dépôts archéologiques constitue un axe de recherche majeur en taphonomie. Si W. Buckland (1823) avec ses travaux sur les hyènes captives fut précurseur en la matière, il fallut attendre la remise en cause de la culture ostéodontokératique (Dart, 1957) par les recherches de C.K. Brain (1967, 1969, 1976, 1981) pour que ce type d'étude commence, réellement, à se généraliser. En contexte karstique, cette problématique est d'autant plus cruciale que les occupants des cavités, potentiellement très variés (hommes, carnivores, oiseaux, chiroptères, etc.), peuvent contribuer aux accumulations osseuses soit passivement, en y périssant (e.g. Andrews, 1990; Gargett, 1996; Stiner, 1998; Laroulandie, 2000; Quiles, 2004; Mallye, 2007), soit activement, en y introduisant des carcasses destinées, le plus fréquemment, à leur consommation (e.g. Brain, 1981; Fosse, 1996; Letourneux, 2005). La recherche de critères pertinents permettant de caractériser l'action de divers prédateurs s'est ainsi largement développée. Concernant les restes d'Ongulés, les études se sont d'abord intéressées aux grands carnivores, en particulier l'hyène qui est susceptible d'accumuler, dans des tanières, une grande quantité d'ossements (voir notamment Blumenschine, 1988; Marean et al., 1992; Blumenschine et Marean, 1993; Brugal et al., 1997; Bartram et Villa, 1998; Fosse et al., 1998 pour l'hyène; Binford, 1981; Castel, 2004 pour le loup) puis, plus récemment, aux grands rapaces (Robert et Vigne, 2002a, 2002b). La mise en évidence de l'origine mixte de différents ensembles osseux moustériens (e.g. Marean et Kim, 1998; Marean et al., 2000; Costamagno et al., 2005) montre, plus encore que pour le Paléolithique supérieur, la nécessité d'identifier les agents à l'origine des accumulations osseuses avant de formuler des hypothèses sur les économies de subsistance des Néandertaliens.

## 2. Le gisement du Noisetier

La grotte du Noisetier (Fréchet-Aure, Hautes-Pyrénées) s'ouvre à 825 m d'altitude aux dépens d'un massif de calcaires namuriens et surplombe la vallée de la Neste. C'est en 1898 que A. Viré

(1898) mentionne, pour la première fois, cette cavité, dénommée alors grotte de Peyrère 1. Il faudra attendre 1985, avec la découverte de vestiges archéologiques dans la grotte par L. Casteret, pour que le site soit signalé à la Direction des Antiquités préhistoriques. En 1987, un sondage fut réalisé sous la direction de M. Allard afin d'évaluer l'importance du site et d'en assurer sa protection. Deux autres campagnes, en 1992 et 1993, confirmeront l'intérêt du gisement et conduiront à la pose d'une clôture de protection efficace (Allard, 1993, 1994). Depuis 2004, ce gisement fait l'objet de nouvelles recherches pluridisciplinaires dans le cadre d'une reprise des fouilles coordonnée par V. Mourre (Mourre et al., sous presse a, sous presse b).

Les études géomorphologiques indiquent un creusement de la cavité en régime noyé (Bruxelles in Mourre, 2004). Au cours du Quaternaire, l'élargissement de la vallée de la Neste conduit à l'ouverture de la galerie sur l'extérieur et l'influence climatique se traduit alors par la gélifraction des parois qui produit une importante accumulation de cailloutis. L'utilisation de la cavité par les groupes préhistoriques est contemporaine de ce remplissage détritique dont on ne connaît pas encore l'extension verticale. La présence de structures de combustions particulièrement bien conservées et l'excellent état de fraîcheur du matériel archéologique montrent que les remaniements post-dépositionnels ont eu un impact limité ou localisé sur le remplissage.

La couche 1 a été explorée dans la partie centrale du gisement sur une surface de  $13\,\mathrm{m}^2$  et a livré une industrie lithique moustérienne essentiellement réalisée aux dépens de matériaux locaux disponibles sous forme de galets dans la Neste (quartzites, lydiennes, etc.) (Mourre et al., sous presse a, sous presse b). Les silex sont relativement rares et traduisent une importation, les gîtes les plus proches se trouvant dans la région de Tarbes à une trentaine de kilomètres à vol d'oiseau mais à une cinquantaine de kilomètres en suivant la vallée. L'outillage retouché est relativement peu abondant et associe des outils ubiquistes (racloirs, denticulés) à des pièces jusqu'ici inconnues dans la partie centrale des Pyrénées, à savoir un biface et un hachereau. La principale méthode de taille mise en œuvre est le débitage Discoïde mais le débitage Levallois est également attesté sur quartzite. Une datation radiocarbone sur os réalisée lors des travaux conduits par M. Allard est disponible pour cette couche :  $42,000 \pm 3\,100$  BP (Gif 7997) (Allard, 1993). Ce résultat est cohérent avec les indications biochronologiques issues de l'étude des ongulés et des rongeurs et la mise en place de la couche 1 pourrait être contemporaine d'un épisode tempéré du stade isotopique 3. D'autres datations par radiocarbone et surtout par thermoluminescence sont prévues pour confirmer ou préciser l'âge de la séquence (Mourre et al., sous presse a, sous presse b).

# 3. Présentation générale de l'assemblage osseux

Le matériel osseux analysé provient des fouilles conduites par M. Allard puis V. Mourre (années 2004 et 2005) dans la couche 1. Cet horizon, qui est à ce jour le plus extensivement fouillé, a livré plus de 800 restes déterminés de grands mammifères (Tableau 1). L'assemblage osseux est dominé à plus de 50 % par l'isard (*Rupicapra rupicapra*) suivi du bouquetin (*Capra pyrenaica*), du cerf (*Cervus elaphus*) et des grands bovidés (*Bos/Bison*). Les autres taxons, en particulier les carnivores, sont très faiblement représentés. Quelques restes d'oiseaux, dominés par les passériformes de petite taille et les corvidés (chocard et grand corbeau), (Laroulandie in Mourre, 2004) et de poissons (truite et ombre), (Cravinho in Mourre, 2005) ainsi qu'une abondante microfaune viennent compléter ce spectre faunique (Jeannet, 2001; Niclot in Mourre, 2005).

Représentant 73 % des restes de grands mammifères, les ongulés de montagne (isard et bouquetin) dominent largement le spectre faunique. La grotte du Noisetier, très proche du gisement magdalénien des Églises par de nombreux aspects (situation géographique, sporadicité des occupations, spectre faunique dominé par les ongulés de montagne; Clottes et Simonnet, 1979; Delpech

Tableau 1 Liste des taxons présents dans la couche 1 de la grotte du Noisetier en nombre de restes (NRD=nombre de restes déterminés).

Qualitative and quantitative composition of the level 1 Noisetier cave large mammal fauna in NISP (Number of identified specimens).

Taxon	NRD	% NRD
Canis lupus	10	1,2
Vulpes vulpes	9	1,1
Panthera pardus	3	0,4
Meles meles	1	0,1
Bovinae	33	4,1
Capra pyrenaica	182	22,5
Rupicapra pyrenaica	409	50,5
Cervus elaphus	136	16,8
Rangifer tarandus	2	0,2
Capreolus capreolus	1	0,1
Leporidae	9	1,1
Marmota marmota	15	1,9
Total	810	100

et Le Gall, 1983; Delpech et Villa, 1993), pourrait correspondre à un site spécialisé dans la chasse à l'isard et au bouquetin (Jaubert et Bismuth, 1996). Dans ce cadre, il témoignerait de déplacements logistiques en relation avec l'exploitation du milieu montagnard par les Néandertaliens. L'étude taphonomique menée sur les trois ongulés les mieux représentés soulève cependant des interrogations sur le rôle joué par les hommes dans l'accumulation, notamment pour l'isard.

## 4. Représentation des éléments et portions squelettiques

Le squelette axial post-crânien et les os courts (carpiens et tarsiens) sont faiblement représentés pour les trois ongulés étudiés (Fig. 1 et Tableau 2). Pour le cerf et le bouquetin, à l'exception des métapodes de ce dernier, les os longs sont principalement représentés par des portions diaphysaires aux dépens des extrémités articulaires (Fig. 2a et b et Tableau 3). Cette répartition des portions osseuses est commune à de nombreux sites archéologiques du Paléolithique supérieur et moyen (Marean et Kim, 1998): Les Pradelles (Moustérien) (Costamagno et al., 2005), Combe Saunière (Solutréen) (Castel et al., 1998), Cuzoul de Vers (Solutréen, Badegoulien) (Castel, 2003), le Ronddu-Barry (Magdalénien) (Costamagno, 1999), El Horno (Magdalénien) (Costamagno et Fano Martínez, 2005), Troubat (Magdalénien, Azilien) (Costamagno, 2005). Elle diffère largement de celle qui caractérise l'isard (Fig. 2c). Pour ce petit ongulé, près des trois-quarts des restes d'os longs (74 %; NRD = 77) sont des extrémités articulaires, contre un quart environ (26,5 %; NRD=49) pour le bouquetin et moins de 7 % (NRD=81) pour le cerf. La rareté des portions diaphysaires d'isard est étonnante puisque, en raison de leur forte densité, ce sont généralement les parties squelettiques qui se conservent le mieux (Lyman, 1984; Marean et Frey, 1997; Bartram et Marean, 1999). Il est donc légitime de s'interroger sur le ou les agents taphonomiques susceptibles de provoquer ce type de profil squelettique.

Les extrémités articulaires d'os longs riches en graisse sont très largement consommées par les carnivores, exceptés les félidés. Il en résulte systématiquement, une sous-représentation de ces portions anatomiques relativement aux fragments de diaphyses (e.g. Hill, 1980; Brain, 1981; Payne et Munson, 1985; Morey et Klippel, 1991; Blumenschine et Marean, 1993; Castel, 1999).

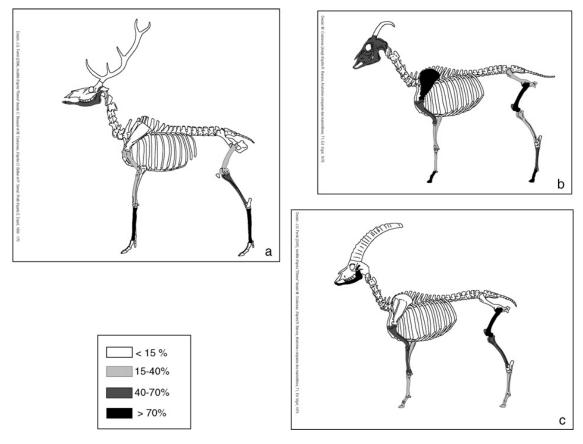


Fig. 1. Abondance relative des éléments squelettiques :  $\mathbf{a}$  : cerf ;  $\mathbf{b}$  : isard ;  $\mathbf{c}$  : bouquetin (cf. Tableau 1). Relative frequencies of skeletal parts:  $\mathbf{a}$  : Red deer;  $\mathbf{b}$  : Chamois;  $\mathbf{c}$  : Ibex (cf. Table 1).

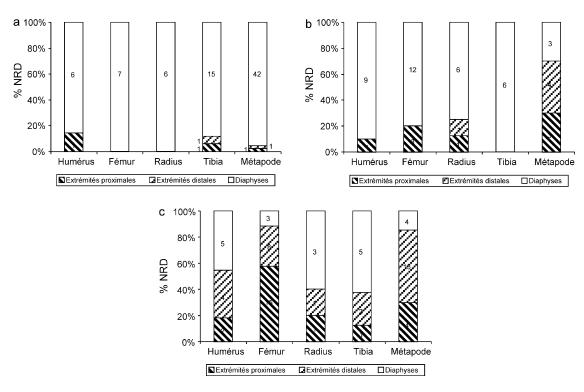


Fig. 2. Abondance relative des portions squelettiques d'os longs :  $\mathbf{a}$  : cerf ;  $\mathbf{b}$  : bouquetin ;  $\mathbf{c}$  : isard (en nombre de restes). Relative frequencies of longbone portions:  $\mathbf{a}$  : Red deer;  $\mathbf{b}$  : chamois;  $\mathbf{c}$  : Ibex (in NISP).

Tableau 2

Abondance relative des éléments squelettiques. Le pourcentage calculé correspond au nombre de restes divisés par le nombre d'éléments squelettiques présent dans un squelette entier puis pondérés par le nombre de restes de l'élément squelettique le mieux représenté (ex : pour l'isard, l'élément le plus abondant est le fémur représenté par 26 restes. Comme il y a deux fémurs par squelette, le nombre de restes pour chaque élément est donc pondéré par 13).

Relative frequencies of skeletal parts. For each skeletal part, NISP is divided by the number of times that anatomical unit occurs in one complete skeleton then by the NISP of the skeletal part the most abundant (ex: for the Chamois, the most abundant element is the femur (NISP = 26). There are two femurs in a complete skeleton. So, for each element, NISP is divided by 13).

	Cerf		Bouquetin		Isard	
	NRD		NRD		NRD	%
Crâne	1	8,0	1	13,3	7	13,3
Mandibule	11	44,0	11	73,3	11	73,3
Dent	9	2,3	27	11,3	40	11,3
Vertèbre	7	2,1	15	7,4	47	7,4
Côte	17	5,2	5	2,6	18	2,6
Scapula	0	0,0	0	0,0	19	0,0
Humérus	7	28,0	10	66,7	11	66,7
Radius	6	24,0	8	53,3	5	53,3
Ulna	1	4,0	3	20,0	6	20,0
Carpien	0	0,0	10	11,1	20	11,1
Métacarpe	25	100,0	4	26,7	6	26,7
Pelvis	0	0,0	1	6,7	6	6,7
Fémur	7	28,0	15	100,0	26	100,0
Patella	0	0,0	7	46,7	18	46,7
Tibia	17	68,0	6	40,0	8	40,0
Tarsien	0	0,0	5	6,7	14	6,7
Métatarse	19	76,0	5	33,3	6	33,3
Phalange	7	2,3	42	23,3	268	23,3

Ces dernières sont parfois présentes sous forme de cylindres (Fosse et al., 1998; Castel, 1999). À la grotte du Noisetier, les fragments de diaphyses, quelle que soit l'espèce considérée, ne sont jamais des cylindres. La proportion d'extrémités articulaires d'os longs de mouton consommés par des loups en captivité (Castel, 2004) relativement à celle de l'isard du Noisetier met en évidence de nombreuses différences, particulièrement flagrantes pour le fémur (Fig. 3a et c). Le référentiel

Tableau 3
Fréquences des traces d'attaques gastriques sur certaines catégories d'os d'isard du Noisetier comparativement à celles issues des référentiels actuels (les os compacts comprennent les patellas, les carpiens, les tarsiens et les sésamoïdes).

Absolute and relative frequencies of semi-digestion marks on Chamois bones from Noisetier and on bones from modern nests of bearded vulture (compact bones = patellas, carpals, tarsals, sesamoids).

	Fréchet	Actuel		
	NR dig	NR	% NR dig	% NR dig
Crânien	17	57	29,8	5,7
vertèbres	28	48	58,3	28,6
Ceintures	17	25	68,0	5,8
os longs	53	83	63,8	22,5
Os compacts	50	65	76,9	53,6
Phalanges	91	111	82,0	77,5

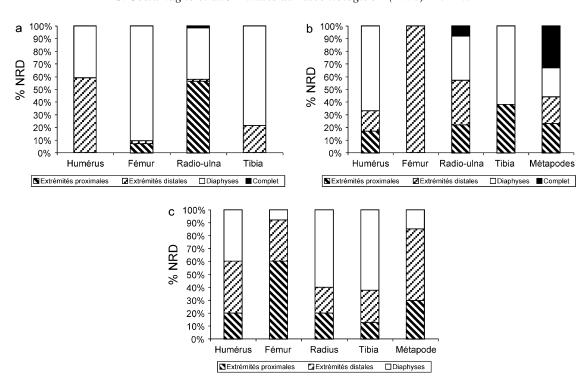


Fig. 3. Abondance relative des portions squelettiques d'os longs : **a** : de moutons consommés par des loups en captivité (Castel, 2004) ; **b** : retrouvés dans des aires de gypaètes barbus (Robert et Vigne, 2002b) ; **c** : d'isard au Noisetier (en nombre de restes).

Relative frequencies of longbone portions:  $\mathbf{a}$ : ravaged by captive wolves (Castel, 2004);  $\mathbf{b}$ : in modern nests of bearded vultures (Robert et Vigne, 2002b);  $\mathbf{c}$ : Noisetier chamois (in NISP).

créé par les loups se caractérise par une absence quasi-totale des deux extrémités du fémur alors que, à la grotte du Noisetier, ces portions constituent plus de 90 % des restes identifiés (Z = 6,529,  $p < 10^{-10}$ ). Pour l'humérus, le radius et le tibia, dans le cas du matériel modifié par les loups, les épiphyses les plus riches en graisse sont, à quelques rares exceptions près, absentes (épiphyse proximale pour l'humérus et le tibia, épiphyse distale pour le radius) alors qu'au Noisetier, elles sont présentes dans des proportions non négligeables mais l'échantillon restreint ne permet pas de tester si ces différences sont statistiquement significatives. D'après ces caractères, les carnivores ne semblent pas être responsables de l'accumulation des ossements d'isard de la grotte du Noisetier.

Parmi les grands rapaces fréquentant les parois rocheuses, peu d'espèces sont susceptibles d'accumuler des ossements de macrofaune. En effet, les espèces nocturnes et la plupart des diurnes se nourrissent de microfaune ou de mésofaune (lagomorphes, petits carnivores, oiseaux, reptiles; Géroudet, 1984; Andrews, 1990; Seguin et al., 1998). Le grand-duc (*Bubo bubo*) et l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) ont la capacité d'ingurgiter des restes de proies de plus grande taille (jeunes caprinés, renard, etc.) mais l'essentiel de leur régime alimentaire reste fidèle au schéma général (op. cit.). Les vautours quant à eux se nourrissent majoritairement de charognes de macrofaune. Mais, à l'exception du gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*), ils n'avalent que la peau, la viande et les viscères d'animaux morts (Mundy et al., 1992) parfois mêlés à des petits ossements ou fragments osseux, notamment lorsqu'il s'agit de nourrir les jeunes (Bertran et Margalida, 1997; Géroudet, 1984; König, 1975; Richardson et al., 1986; Robert, en préparation). Le gypaète barbu, le « casseur d'os », possède quant à lui la capacité physiologique d'ingurgiter des os de grande taille (20–25 cm de long et 7 cm de diamètre). Les ossements dont il extrait, grâce à l'acidité de ses sucs digestifs, les graisses et l'osséine (Boudoint, 1976) constituent la majeure partie de son régime alimentaire (Terrasse, 2001). Ces os ne sont cependant pas entièrement digérés et peuvent

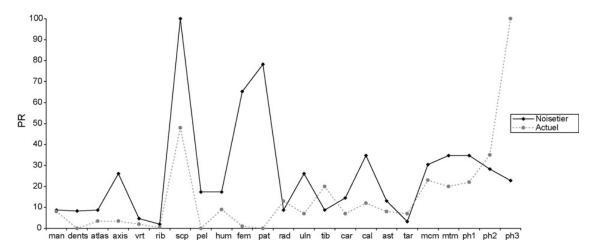


Fig. 4. Comparaison des représentations proportionnelles (PR: Dodson et Wexlar, 1979) des éléments squelettiques provenant d'aires de gypaètes barbus et de celle des restes osseux d'isards de la grotte du Noisetier (man: mandibule, vrt: vertèbres, rib: côtes, scp: scapula, pel: pelvis, hum: humérus, fem: fémur, pat: patella, rad: radius, uln: ulna, tib: tibia, car: carpiens, cal: calcanéum, tal: talus, tar: tarsiens, mcm: métacarpien, mtm: métatarsien, ph1: première phalange, ph2: deuxième phalange, ph3: troisième phalange).

Proportional representation (PR: Dodson et Wexlar, 1979) of skeletal parts from modern nests of bearded vultures and Noisetier Chamois bone (man: mandible, vrt: vertebrae, rib: ribs, scp: scapula, pel: pelvis, hum: humerus, fem: femur, pat: patella, rad: radius, uln: ulna, tib: tibia, car: carpals, cal: calcaneus, tal: astragalus, tar: tarsals, mcm: metacarpal, mtm: metatarsal, phl: first phalanx, ph2: second phalanx, ph3: third phalanx).

constituer des accumulations en deux occasions (Robert, en préparation) : sur les aires de cassage où les adultes laissent tomber les portions alimentaires en vol afin de faciliter l'ingestion, dans et aux alentours des nids où ces mêmes adultes rapportent des portions alimentaires ingérables ou non par les jeunes (Thibault et al., 1993), et où les jeunes régurgitent des pelotes non totalement dépourvues d'os (Vigne, 1995). Parmi les grands rapaces, c'est donc le seul capable d'accumuler un grand nombre d'éléments squelettiques d'ongulés de petite et moyenne taille à l'intérieur de son aire.

Dès leur plus jeune âge, les gypaètes sont nourris d'ossements. Leur capacité d'ingurgitation étant moindre que celle des adultes, les os compacts et surtout les phalanges constituent une grande part de leur régime alimentaire. Les adultes fournissent également à leurs petits des extrémités articulaires d'os longs qu'ils récupèrent dans les zones de cassage. L'analyse des restes collectés sur onze aires actuelles de gypaètes barbus de Corse (Robert et Vigne, 2002a, 2002b) montre ainsi, pour les os longs, une sur-représentation des extrémités articulaires au sein des aires comparable à ce que l'on observe pour l'isard à la grotte du Noisetier (Fig. 3b et c). Concernant les profils squelettiques dans leur entier, les troisièmes phalanges protégées par les onglons régurgitées par les gypaètes sont les éléments les plus fréquemment retrouvés dans les aires actuelles de Corse et ce, dans des proportions très importantes (Fig. 4). Au Noisetier, bien que présents, ces éléments sont nettement sous-représentés par rapport, notamment, au fémur et à la scapula.

# 5. Traces affectant les ossements

Seuls 3 % des restes d'isards et moins de 7 % des ossements de cerfs portent des traces de dents (Fig. 5a). Ces proportions, qui ne diffèrent pas significativement (cerf/bouquetin, Z = 0,366, cerf/isard, Z = 1,052, bouquetin/isard, Z = 1,652), confirment le rôle mineur des carnivores dans la constitution des assemblages. D'après le diamètre des traces de dents relevées sur l'os compact (*pits*), le loup et/ou le renard pourraient être responsables de ces attaques (Castel, 2004).

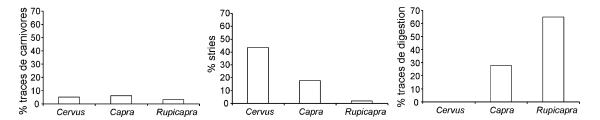


Fig. 5. Fréquence des marques de dents, stries de boucherie et traces de semi-digestion sur les ossements de cerf (NRD = 136), bouquetin (NRD = 180) et isard (NRD = 408).

Relative frequencies of toothmarks, cutmarks, and semi-digestion marks on Red deer (NISP = 136), Ibex (NISP = 180) and Chamois bones (NISP = 408).

Aucun os de cerf n'est digéré alors que près de 45 % portent des marques de découpe. Chez l'isard, moins de 2 % des ossements attestent d'une intervention anthropique et près de 75 % sont semi-digérés. Ces différences sont hautement significatives comme l'atteste les valeurs de l'écart-réduit (pour les stries :  $Z = 12,730, p < 10^{-10}$ ; pour les traces de semi-digestion :  $Z = 13,076, p < 10^{-10}$ ). Avec 18,1 % de restes portant des stries et 28,7 % de vestiges digérés, le bouquetin occupe une place intermédiaire. Ces proportions diffèrent significativement de celles enregistrées pour le cerf (pour les stries :  $Z = 4,977, p < 10^{-6}$ ; pour les traces de semi-digestion :  $Z = 6,699, p < 10^{-10}$ ) et l'isard (pour les stries :  $Z = 7,020, p < 10^{-10}$ ; pour les traces de semi-digestion :  $Z = 8,273, p < 10^{-10}$ ).

L'abondance des attaques acides constitue un nouvel argument en faveur du gypaète barbu comme agent d'accumulation principal de l'isard. En effet, dans les aires actuelles, près de 50 % des os rapportés au nid sont digérés, cette fréquence pouvant excéder 80 % au sein d'aires fossiles (Robert et Vigne, 2002a, 2002b). De manière générale, les os d'isards de la grotte du Noisetier sont plus fréquemment affectés par les traces de semi-digestion que les os provenant des référentiels actuels (Tableau 3). À l'exception des ceintures qui sont beaucoup plus attaquées dans l'assemblage archéologique que dans les nids actuels, les éléments squelettiques présentent des rangs similaires (coefficient de corrélation de Spearman,  $r_s = 0.900$ , p < 0.05, exclusion faite des ceintures). Ainsi, les phalanges suivies des os compacts (carpiens, patella, tarsiens) sont les pièces les plus fréquemment semi-digérées alors que les éléments crâniens sont plus rarement affectés. Par ailleurs, les restes d'os longs du Noisetier présentent des fréquences de digestion très élevées, comparables à celles relevées sur les os compacts, si l'on ne tient compte que des pièces comprenant une extrémité articulaire (82,8 %).

D'un point de vue qualitatif, à la grotte Noisetier, pour une même portion squelettique, l'intensité de la semi-digestion est variable: certaines pièces présentent des attaques très sporadiques alors que d'autres sont tellement affectées qu'elles en deviennent presque impossibles à identifier (Fig. 6). Ce gradient dans les attaques est une caractéristique des ossements recueillis dans les nids de gypaète barbu, l'intensité de l'attaque digestive dépendant de plusieurs paramètres: digestion incomplète, animal perturbé, quantité de nourriture absorbée, etc. (Robert, en préparation).

Les os compacts d'isard du Noisetier, affectés sur leur pourtour, se caractérisent par des attaques comparables à celles enregistrées sur des ossements issus d'aires de gypaètes barbus. Pour des surfaces articulaires, on observe d'abord un enlèvement de matière en périphérie des surfaces, au niveau des zones les plus saillantes (Fig. 7 et 8). Ce creusement, lorsque l'attaque acide s'amplifie, s'étend progressivement à l'ensemble de la surface articulaire, les autres surfaces étant, dans le même temps, largement affectées. Un schéma similaire est observé sur des ossements semi-digérés par des gypaètes barbus (Fig. 9).

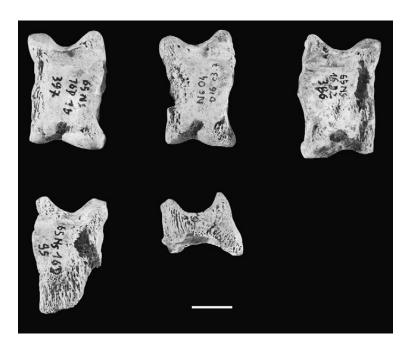


Fig. 6. Talus semi-digérés d'isard provenant de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier) (le trait blanc représente 1 cm). Semi-digested Chamois astragalus from Noisetier (photo J. Viguier) (the white line represents 1 cm).

Au Noisetier, les extrémités proximales de fémur et d'humérus, et les scapulas se caractérisent par des morphologies tout à fait particulières. Selon l'intensité de l'attaque gastrique, les têtes fémorales et humérales et les cavités glénoïdes comportent ou non un vestige de diaphyse ou de bord axial qui s'effile progressivement en s'éloignant de la surface articulaire (morphologie « en clou » Fig. 10a et b). Le site de Gritulu dont la majeure partie des ossements de macrofaune pléistocène a été accumulée par le gypaète barbu (Vigne, 1995; Robert et Vigne, 2002a, 2002b) a livré des pièces présentant des morphologies comparables (Robert, 1999) (Fig. 10c).

Au Noisetier, l'attaque acide visible sur les deux premières phalanges intéresse en premier lieu la face médiale moins épaisse que la face latérale, comme cela a été observé sur des phalanges semi-digérées par des gypaètes (Robert et Vigne, 2002a). Dans l'ensemble osseux fossile, la perforation des extrémités distales de premières phalanges semble directement liée, en raison de sa récurrence, à l'attaque digestive et non à l'élargissement, par les sucs gastriques, de traces de

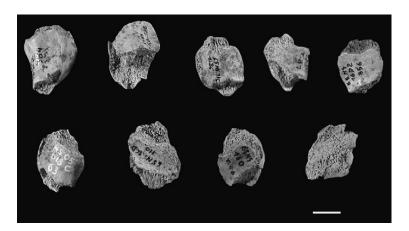


Fig. 7. Patellas semi-digérées d'isard provenant de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier) (le trait blanc représente 1 cm). Semi-digested Chamois patellas from Noisetier (photo J. Viguier) (the white line represents 1 cm).

## S. Costamagno et al. / Annales de Paléontologie 94 (2008) 245–265

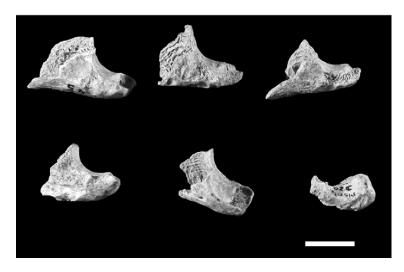


Fig. 8. Troisièmes phalanges semi-digérées d'isard provenant de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier) (le trait blanc représente 1 cm).

Semi-digested chamois third phalanxes from Noisetier (photo J. Viguier) (the white line represents 1 cm).



Fig. 9. Troisième phalange issue d'une aire de nidification actuelle de gypaète barbu (Espagne) (photo I. Robert) (le trait blanc représente 1 cm).

Semi-digested third phalanxes from Spain modern nest of Bearded vulture (photo I. Robert) (the white line represents 1 cm).

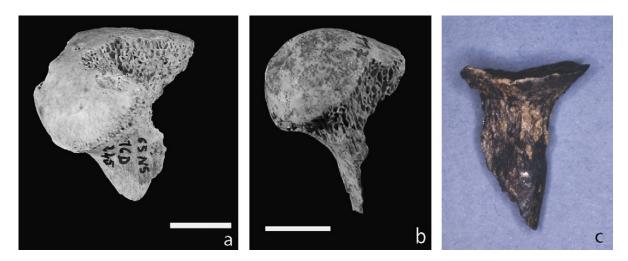


Fig. 10. Morphologie « en clou » de vestiges fossiles : **a** : humérus d'isard de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier) ; **b** : fémur d'isard de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier) ; **c** : scapula de *Megaloceros cazioti* de Gritulu (photo I. Robert) (le trait blanc représente 1 cm).

Morphology "en clou" of fossil bones: **a**: Chamois humerus from Noisetier (photo J. Viguier); **b**: Chamois femur from Noisetier (photo J. Viguier); **c**: Megaloceros cazioti scapula from Gritulu (photo I. Robert) (the white line represents 1 cm).

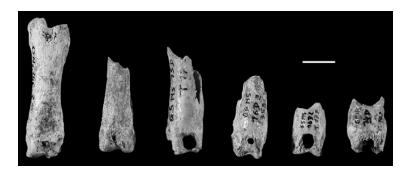


Fig. 11. Premières phalanges semi-digérées d'isard provenant de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier) (le trait blanc représente 1 cm).

Semi-digested Chamois first phalanxes from Noisetier (photo J. Viguier) (the white line represents 1 cm).

dents laissées par l'action des carnivores (Fig. 11). Ce type de perforations a été relevé sur des phalanges régurgitées par des gypaètes barbus (Fig. 12).

Sur la majorité des troisièmes phalanges, une attaque digestive est nettement visible sur le pourtour de la surface articulaire allant jusqu'à des perforations complètes de l'angle palmaire (Fig. 8 et 9). Au Noisetier, ces traces sont présentes sur des phalanges toujours fragmentaires (degré 3,6 majoritairement). Les apex seuls (degré 3,5) sont très peu représentés par rapport à ce qui est observé dans le référentiel actuel et à Gritulu (Robert et Vigne, 2002a).

Des traces comparables ont été relevées sur certains ossements appartenant au bouquetin (Fig. 13).

#### 6. Discussion

Sur les restes osseux d'isard, les marques d'origine anthropique sont anecdotiques comparativement aux traces de semi-digestion, relevées sur près des trois-quarts de l'échantillon, excluant

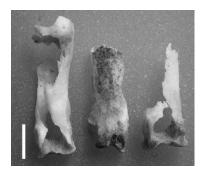


Fig. 12. Premières phalanges semi-digérées issues d'une aire de nidification actuelle de gypaète barbu (Espagne) (photo I. Robert) (le trait blanc représente 1 cm).

Semi-digested first phalanxes from modern nest of bearded vulture (Spain) (photo I. Robert) (the white line represents 1 cm).

l'homme comme agent d'accumulation principal. Les traces de dents peu abondantes sur les ossements d'isard témoignent d'une intervention limitée des carnivores sur cette espèce. Le profil de représentation des portions des os longs confirme cette assertion. La fréquence des attaques digestives sur les os compacts et les phalanges ainsi que la forme que prennent ces attaques sont, globalement, comparables à ce qui a été décrit dans des assemblages osseux accumulés par le gypaète barbu (Robert et Vigne, 2002a), faisant de ce rapace l'agent d'accumulation le plus probable de la majeure partie des restes osseux d'isard de la grotte du Noisetier. L'absence de traces de digestion sur les ossements de cerf ainsi que l'abondance des stries de boucherie exclut en revanche le gypaète barbu comme agent d'accumulation de cette espèce à la grotte du Noisetier. Pour le bouquetin, les valeurs intermédiaires des fréquences de stries et de traces d'attaque acide plaident en faveur d'une origine mixte de cet ongulé, accumulé par l'homme et par le gypaète.

Des arguments supplémentaires viennent conforter l'hypothèse du gypaète barbu comme agent d'accumulation principal des restes d'isards et d'une partie des restes de bouquetins. Les mammifères de taille moyenne sont les taxons les plus fréquemment retrouvés dans les aires actuelles (Cramp et Simmons, 1980). Dans les Pyrénées, l'isard représente la source de nourriture la plus importante des gypaètes barbus, si l'on exclut la manne fournie par les espèces domestiques



Fig. 13. Os semi-digérés de bouquetin provenant de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier) (le trait blanc représente 1 cm).

Semi-digested Ibex bones from Noisetier (photo J. Viguier) (the white line represents 1 cm).

(Carron, 1993; Terrasse, 2001). Dans les massifs montagneux où les populations de bouquetins sont à nouveau présentes, cette espèce constitue également une part non négligeable de leur régime alimentaire. À la grotte du Noisetier, les ongulés de grande taille (cerf, grands bovidés) ne sont nullement affectés par les attaques acides. Les espèces concernées par les traces de digestion s'inscrivent dans les tailles d'ongulés consommés par le gypaète barbu.

Les falaises constituent un lieu privilégié pour l'implantation des aires de reproduction des gypaètes barbus qui choisissent préférentiellement des cavités sombres et inaccessibles, protégées des intempéries et du soleil par un vaste surplomb (Terrasse et al., 1961; Heredia et Heredia, 1991). « Le sol de la grotte doit être assez plat pour que les matériaux ne glissent pas dans le vide et l'entrée assez grande pour permettre l'atterrissage » (Terrasse, 2001 : 109–110). La morphologie de la grotte du Noisetier est compatible avec le type de cavité recherché par le gypaète barbu pour l'implantation de son nid (Fig. 14). Si, aujourd'hui, la présence d'arbres barrant l'entrée de la grotte n'est pas vraiment favorable à l'installation de ce rapace, les études menées sur la microfaune indiquent la présence d'un milieu ouvert au moment de l'occupation de la cavité (Jeannet, 2001). Dans ces pentes rocheuses, une faible couverture végétale devait alors être propice à l'exposition d'éboulis ou de roches compactes qui pouvaient être utilisés par le gypaète barbu comme sites de cassage d'os (Boudoint, 1976; Carron, 1993; Rouillon et Lenuz, 2002).

Enfin, une multitude de vestiges parallélépipédiques de couleur blanc orangé présentant une structure crayeuse très dense a été mise au jour au sein du remplissage de la grotte (Fig. 15). Exception faite de la couleur, leur aspect semble très proche de celui des fèces retrouvées au sein d'aires actuelles de gypaète barbu (Fig. 16).

Si, face à l'ensemble des arguments développés, l'intervention du gypaète barbu sur le stock osseux du Noisetier ne fait guère de doute, en revanche, les différences observées entre les référentiels actuels et la grotte du Noisetier méritent d'être discutées. Dans les nids actuels, les os courts et compacts (carpiens, tarsiens, sésamoïdes, phalanges) représentent 75 % des restes récoltés. Au Noisetier, bien que dominants, leur fréquence<sup>1</sup> est de 45,2 %. Par ailleurs, certaines extrémités articulaires, notamment les cavités glénoïdes de scapulas et les têtes fémorales, sont très abondantes relativement à ce qui a été reporté pour les nids actuels (Robert et Vigne, 2002a). Les nombreuses scapulas non ingérées relevées dans les aires actuelles sont interprétées comme des réserves de nourriture (Robert et Vigne, 2002a). L'ingestion de scapulas est donc envisageable et d'autant plus probable au Noisetier que la fréquence, extrêmement haute, des restes osseux d'isard semi-digérées semble témoigner d'une exploitation nutritive plus intense des éléments rapportés au nid. L'absence d'extrémités articulaires sur les zones de cassage, prioritairement consommées par les adultes ou rapportées au nid pour les jeunes, a été signalée par Boudoint (1976). Il n'est donc pas aberrant de retrouver certaines de ces portions en quantité non négligeable au Noisetier, qui se présente comme un site complémentaire des aires de cassage. Ainsi, si l'on tient compte des extrémités articulaires, qui tant par leur taille que par leurs caractéristiques nutritives sont très proches des os compacts, près de 65 % des restes osseux d'isard entrent dans la catégorie « os courts/os et portions compacts », rappelant la fréquence d'os courts et compacts obtenue dans les référentiels actuels.

La différence la plus flagrante entre le Noisetier et les référentiels actuels concerne les troisièmes phalanges. Largement majoritaires dans les nids actuels, leur pourcentage de représentation n'est que de 22,8 % dans l'ensemble fossile, cette différence étant hautement significative  $(Z=11,450,\,p<10^{-10})$  (Fig. 4). Les formes sous lesquelles on les retrouve sont également très

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Les patellas, qui sont nombreuses au Noisetier, ont été décomptées dans les os compacts.

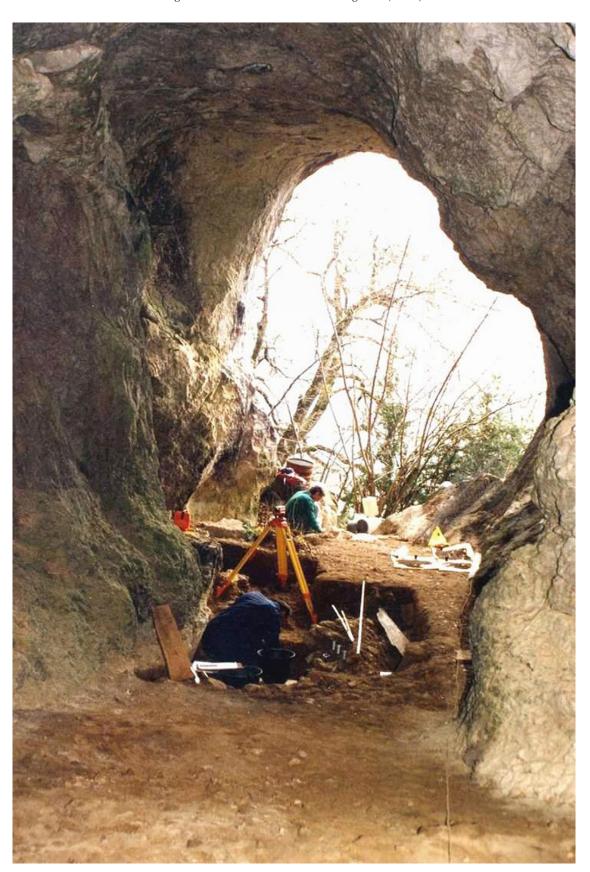


Fig. 14. Morphologie de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier). *The Noisetier cave (photo J. Viguier)*.

S. Costamagno et al. / Annales de Paléontologie 94 (2008) 245–265

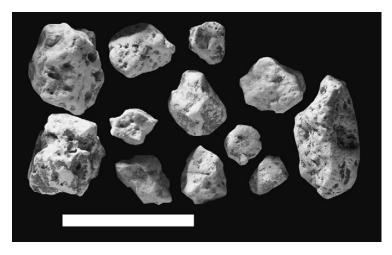


Fig. 15. Fragments de coprolithes de gypaète provenant de la grotte du Noisetier (photo J. Viguier) (le trait blanc représente 1 cm).

Bearded vulture coprolith fragments from Noisetier (photo J. Viguier) (the white line represents 1 cm).



Fig. 16. Fèces de gypaètes barbus récoltés sur une aire de nidification actuelle de gypaète barbu (photo I. Robert) (le trait blanc représente 1 cm).

Bearded vulture feces from bearded vulture modern nest (photo I. Robert) (the white line represents 1 cm).

différentes: dans les aires actuelles, les apex (3,5) suivis des phalanges complètes présentant des attaques acides sur le bord dorsal et la surface articulaire (3,2) dominent alors qu'au Noisetier, les parties articulaires dépourvues d'apex (3,6) sont très largement prépondérantes (cf. Robert et Vigne, 2002a: Fig. 5). Si, en raison de l'intensité des attaques acides mises en évidence au Noisetier, l'absence de phalanges complètes n'apparaît pas incohérente, la sous-représentation des apex semble plus difficile à expliquer. Les sédiments sont actuellement tamisés à l'eau, à des mailles de 2 et 1 mm mais les refus de tamis ne sont pas triés en laboratoire sous loupe binoculaire comme cela était le cas à Gritulu, (Vigne, communication personnelle): au Noisetier, les fouilleurs effectuent un premier tri et ce n'est que dans un second temps que l'archéozoologue intervient. En procédant de la sorte, seuls trois apex ont été mis au jour dans le matériel issu des fouilles récentes. Une procédure identique à celle utilisée à Gritulu devra être mise en œuvre au Noisetier afin d'évaluer si la sous-représentation des troisièmes phalanges est, en partie, imputable aux méthodes de tri jusqu'à présent utilisées. Quoiqu'il en soit, même en supposant qu'au Noisetier la majeure partie des apex est absente, la proportion de troisièmes phalanges est toujours très basse par rapport au référentiel actuel : si l'on exclut les apex présents dans l'ensemble moderne, la proportion de troisièmes phalanges reste de 21,9 % alors qu'au Noisetier, elle n'est que de 4,4 % (Z = 7.821,  $p < 10^{-10}$ ). De manière générale, au Noisetier, très peu de phalanges complètes ou fragmentaires conservent leur zone apicale. Le piétinement ou des phénomènes de compaction pourraient être à l'origine d'une fragmentation de cette partie qui, chez les Caprinés, est particulièrement peu épaisse. Cette fragmentation en réduisant le taux de détermination et de récupération à la fouille de ces restes pourrait expliquer, en partie, la faible représentation des troisièmes phalanges d'isard dans l'assemblage osseux fossile. En outre, il n'est pas rare que les gypaètes barbus ingèrent, à nouveau des portions osseuses déjà régurgitées (Margalida et Bertran, 1996). Au Noisetier, où l'intensité des attaques acides est particulièrement forte, n'est-il pas possible d'imaginer des ingestions successives qui pourraient libérer les troisièmes phalanges de l'onglon qui les protège ? Ces pièces seraient alors autant sujettes aux attaques gastriques que les autres éléments squelettiques.

#### 7. Conclusion

L'intervention du gypaète barbu dans la formation de l'ensemble osseux de la couche 1 de la grotte du Noisetier ne semble guère faire de doute aux regards des caractéristiques intrinsèques de l'échantillon étudié (sur-représentation des os compacts et des portions articulaires d'os longs, fréquence très élevée des traces de semi-digestion, attaques acides portant exclusivement sur des ongulés de petite ou moyenne taille) et des données contextuelles (morphologie de l'abri, altitude, couverture végétale, coprolithes). Relativement aux référentiels actuels accumulés par les gypaètes, les troisièmes phalanges sont largement sous-représentées. Cette situation peut résulter des méthodes de collecte, de phénomènes de compaction post-dépositionnels défavorables aux portions de troisièmes phalanges réduites et fragilisées par la digestion ou de comportements différents des gypaètes. Bien que de nouvelles études soient nécessaires pour mieux évaluer les facteurs responsables, il semble ressortir que, sur les sites archéologiques qui, contrairement aux aires de nidification actuelles, résultent de fréquentations multiples parfois très intenses, la prépondérance des troisièmes phalanges, pour la mise en évidence de l'action du gypaète barbu, n'est pas toujours un critère déterminant.

Enfin, cette étude souligne, une nouvelle fois, la nécessité de mener des études taphonomiques en amont des études archéozoologiques. En effet, le spectre faunique largement dominé par l'isard et le bouquetin renvoyait à l'idée d'un site spécialisé dans la chasse aux ongulés de

montagne. L'étude taphonomique, en soulignant le rôle du gypaète barbu dans l'accumulation des restes osseux d'isard et, dans une moindre mesure, de ceux du bouquetin, permet de réévaluer l'hypothèse de déplacements logistiques des néandertaliens du Noisetier en relation avec l'exploitation du milieu montagnard. Dans la couche 1, le cerf constitue le gibier de prédilection. Présent en plaine, sa chasse ne nécessite pas la mise en œuvre d'expéditions de chasse en montagne. Ainsi, une révision de l'interprétation fonctionnelle du site comme halte de chasse, avancée jusqu'à présent, semble nécessaire au regard des espèces réellement exploitées par les groupes néandertaliens. L'occupation paléolithique de la grotte du Noisetier n'est donc pas motivée par l'exploitation de ressources animales spécifiques au milieu montagnard, pas plus qu'elle n'est motivée par l'utilisation de matières premières lithiques particulières, les matériaux locaux exploités étant également accessibles en aval (Mourre et al., sous presse a, sous presse b). L'interprétation fonctionnelle du site constitue l'une des principales problématiques des nouvelles recherches en cours.

#### Remerciements

La fouille programmée de la grotte du Noisetier a bénéficié de crédits de fonctionnement et d'analyses accordés par le ministère de la Culture et par le Conseil général des Hautes-Pyrénées. Les auteurs remercient tous les fouilleurs bénévoles pour leur participation efficace. Les clichés de vestiges archéologiques de la grotte du Noisetier ont été réalisés par Julien Viguier. La collecte de restes à l'intérieur des nids actuels de gypaète a été réalisée avec l'aide du Parc naturel régional de Corse (notamment Jean-Claude Thibault) et d'Antonio Margalida en Espagne. Les recherches sur le gypaète barbu ont, en partie, été financées par le CNRS dans le cadre d'une APN jeunes chercheurs « Référentiels taphonomiques créés par des agents non humains modernes » dirigé par Philippe Fosse (CNRS, UMR 5608, Toulouse). Merci à Joelle Reumer (Muséum de Rotterdam) d'avoir mis à la disposition d'Isabelle Robert le matériel ostéologique de la grotte de Mavro Mouri (Crête) et à Jean-Denis Vigne (CNRS, UMR 5197) pour la relecture d'une version préliminaire de ce manuscrit.

# Références

- Allard, M., 1993. Fréchet-Aure, Grotte du Noisetier. Bilan scientifique 1992 de la Direction Régionale des Affaires Culturelles de Midi-Pyrénées. Ministère de la Culture, pp. 113–114.
- Allard, M., 1994. Fréchet-Aure, Grotte de Peyrère 1 (du Noisetier). Bilan scientifique 1993 de la Direction Régionale des Affaires Culturelles de Midi-Pyrénées. Ministère de la Culture, pp. 156.
- Andrews, P., 1990. Owls, caves and fossils: Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammals Bones in Caves, with an analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-Sub-Mendip, Somerset. The Natural History Museum, London.
- Bartram, L.E., Marean, C.W., 1999. Explaining the "Klasies patterns": Kua ethnoarchaeology, the Die Kelders Middle Stone Age archaeofauna, long bone fragmentation, and carnivore ravaging. Journal of Archaeological Science 26, 9–29.
- Bartram, L.E., Villa, P., 1998. The archaeological excavation of prehistoric hyena dens: why bother? In: Brugal, J.-P., Meignen, L., Patou-Mathis, M. (Eds.), Économie préhistorique: les comportements de subsistance au Paléolithique. APCDA-CNRS, XVIII<sup>e</sup> Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, pp. 15–29.
- Bertran, J., Margalida, A., 1997. Griffon vultures (*Gyp. fulvus*) ingesting bones at the ossuaries of Bearded vultures (*Gyp. barbatus*). Journal of Raptor Research 31, 287–288.
- Binford, L.R., 1981. Bones: Ancient Men and Modern Myths. Academic Press, New York.
- Blumenschine, R.J., 1988. An experimental model of the timing of hominid and carnivore influence on archaeological bone assemblages. Journal of Archaeological Science 15, 483–502.

- Blumenschine, R.J., Marean, C.W., 1993. A carnivore's view of archaeological bone assemblages. In: Hudson, J. (Ed.), From bones to behavior: Ethnoarchaeological and Experimental Contributions to the Interpretation of Faunal Remains. Center for Archaeological Investigations. Southern Illinois University at Carbondale, Carbondale, pp. 273–300.
- Boudoint, Y., 1976. Techniques de vol et cassage d'os chez le gypaète barbu Gyp. barbatus. Alauda 44, 1-21.
- Brain, C.K., 1967. Hottentot food remains and their bearing on the interpretation of fossil bone assemblages. Scientific Papers of the Namib Desert Research Station 32, 1–7.
- Brain, C.K., 1969. The contribution of Namib Desert Hottentots to an understanding of australopithecine bone accumulations. Scientific Papers of the Namib Desert Research Station 39, 13–22.
- Brain, C.K., 1976. Some principles in the interpretations of bone accumulations associated with man. In: Isaac, G.L., McCown, B.R. (Eds.), Human Origins: Louis Leakey and the East African Evidence. Benjamin, Menlo Park, CA, pp. 97–116.
- Brain, C.K., 1981. The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy. University of Chicago Press, Chicago.
- Brugal, J.-P., Fosse, P., Guadelli, J.-L., 1997. Comparative study of bone assemblages made by recent and pleistocene Hyenids. In: Hannus, L.A., Rossum, L., Winham, R.P. (Eds.), The Eight Meeting of Working Group 1 on Bone Modification. Archaeology laboratory, Augustana College, Hot Springs, pp. 158–187.
- Buckland, W., 1823. Reliquiae Diluvianae, or, Observations on the Organic Remains Contained in Caves, Fissures, and Diluvial Gravel, and on other Geological Phenomena, Attesting to the Action of a Universal Deluge. Murray, London.
- Carron, P., 1993. Le gypaète barbu (*Gyp. barbatus*). Thèse de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Castel, J.-C., 1999. Le rôle des petits carnivores dans la constitution et l'évolution des ensembles archéologiques du Paléolithique supérieur. L'exemple du Solutréen de Combe Saunière, Dordogne, France. Anthropozoologica 29, 33–54.
- Castel, J.-C., 2003. Économie de chasse et d'exploitation de l'animal au Cuzoul de Vers (Lot) au Solutréen et au Badegoulien. Bulletin de la Société Préhistorique Française 100, 41–65.
- Castel, J.-C., 2004. L'influence des canidés sur la formation des ensembles archéologiques. Caractérisation des destructions dues au loup. Revue de Paléobiologie 23, 675–693.
- Castel, J.-C., Liolos, D., Chadelle, J.-P., Geneste, J.-M., 1998. De l'alimentaire et du technique : la consommation du renne dans le Solutréen de la grotte de Combe Saunière. In: Brugal, J.-P., Meignen, L., Patou-Mathis, M. (Eds.), Économie préhistorique : les comportements de subsistance au Paléolithique. APCDA-CNRS, XVIII<sup>e</sup> Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, Antibes, pp. 433–450.
- Clottes, J., Simonnet, R., 1979. Le Paléolithique final dans le bassin de Tarascon-sur-Ariège, d'après les gisements des Églises (Ussat) et de Rhodes II (Arignac). La fin des temps glaciaires en Europe. Chronostratigraphie et écologie des cultures du Paléolithique final. CNRS, Paris, pp. 647–657.
- Costamagno, S., 1999. Stratégies de chasse et fonction des sites au Magdalénien dans le sud de la France. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, 2 tomes.
- Costamagno, S., 2005. Mobilité, territoires de chasse et ressources animales au Magdalénien final en contexte pyrénéen: le niveau 7a de la grotte-abri du Moulin (Troubat, Hautes-Pyrénées). In: Jaubert, J., Barbaza, M. (Eds.), Territoires, déplacements, mobilité, échanges. Actes du 126<sup>e</sup> congrès national des sociétés historiques et scientifiques, Toulouse, avril 2001. Paris, pp. 371–383.
- Costamagno, S., Beauval, C., Lange-Badré, B., Vandermeersch, B., Mann, A., Maureille, B., 2005. Homme ou carnivores? Protocole d'étude d'ensembles osseux mixtes: l'exemple du gisement moustérien des Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente). Archaeofauna 14, 43–68.
- Costamagno, S., Fano Martínez, M.A., 2005. Pratiques cynégétiques et exploitation des ressources animales dans les niveaux du Magdalénien supérieur-final de El Horno (Ramales, Cantabrie, Espagne). Paleo 17, 31–56.
- Cramp, S.K., Simmons, K.E.L. (Eds.), 1980. The birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, Oxford.
- Dart, R., 1957. The osteodontokeratic culture of *Australopithecus prometheus*. Transvaal Museum Memoirs 10, 1–105.
- Delpech, F., Le Gall, O., 1983. La faune magdalénienne de la grotte des Églises (Ussat, Ariège). Bulletin de la Société Préhistorique de l'Ariège 36, 91–118.
- Delpech, F., Villa, P., 1993. Activités de chasse et de boucherie dans la grotte des Églises. In: Desse, J., Audoin-Rouzeau, F. (Eds.), Exploitation des animaux sauvages à travers le temps. XIII<sup>e</sup> Rencontre Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes. IV<sup>e</sup> Colloque international de l'Homme et de l'Animal, APDCA, Antibes, pp. 79–102.
- Dodson, P., Wexlar, D., 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. Paleobiology 5, 275-284.
- Fosse, P., 1996. La grotte nº 1 de Lunel-Viel (Hérault, France): Repaire d'hyènes du Pléistocène moyen. Étude taphonomique du matériel osseux. Paleo 8, 47–79.

- Fosse, P., Brugal, J.-P., Guadelli, J.-L., Michel, P., Tournepiche, J.-F., 1998. Les repaires d'hyènes des cavernes en Europe occidentale: présentation et comparaisons de quelques assemblages osseux. In: Brugal, J.-P., Meignen, L., Patou-Mathis, M. (Eds.), Économie préhistorique: les comportements de subsistance au Paléolithique. APCDA-CNRS, XVIII<sup>e</sup> Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, pp. 43–61.
- Gargett, R.H., 1996. Cave bears and modern human origins. The spatial taphonomy of Pod Hradem Cave, Czech Republic. University Press of America, Lanham.
- Géroudet, P., 1984. Les Rapaces diurnes et nocturnes d'Europe. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- Heredia, R., Heredia, B. (Eds.), 1991. El Quebrantahuesos (*Gyp. barbatus*) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación. Ministerio de agricultura pesca y alimentación, Icona.
- Hill, A., 1980. Early postmortem damage to the remains of some contemporary East African mammals. In: Behrensmeyer, A.K., Hill, A. (Eds.), Fossils in the Making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology. University of Chicago Press, Chicago, pp. 131–152.
- Jaubert, J., Bismuth, T., 1996. Le Paléolithique moyen des Pyrénées centrales: esquisse d'un schéma chronologique et économique dans la perspective d'une étude comparative avec les documents ibériques. In: Delporte, H., Clottes, J. (Eds.), Pyrénées préhistoriques. Arts et Société. Actes du 118<sup>e</sup> congrès national des sociétés historiques et scientifiques, Pau1993, pp. 9–26.
- Jeannet, M., 2001. La microfaune et l'environnement de la grotte du Noisetier à Fréchet (Hautes-Pyrénées). Bulletin de la Société Préhistorique Ariège-Pyrénées 56, 83–90.
- König, C., 1975. Notas sobre *Gyps* spp., Apus pallidus y Passer spp. Ardeola 21, 219–220.
- Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: Applications aux sites paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège). Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux-I.
- Letourneux, C., 2005. Étude taphonomique et archéozoologique des niveaux aurignaciens de la grotte des Hyènes (Brassempouy, Landes) « qui a mangé quoi ? ». Archéologie des Pyrénées Occidentales 24, 85–102.
- Lyman, R.L., 1984. Bone density and differential survivorship of fossil classes. Journal of Anthropological Archaeology 3, 259–299.
- Mallye, J.-B., 2007. Les restes de Blaireau en contexte archéologique : taphonomie, archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux-I.
- Marean, C.W., Abe, Y., Frey, C.J., Randall, R.C., 2000. Zooarchaeological and taphonomic analysis of the Die Kelders Cave 1 Layers 10 and 11 Middle Stone Age larger mammal fauna. Journal of Human Evolution 38, 197–233.
- Marean, C.W., Blumenschine, R.J., Spencer, L.M., Capaldo, S., 1992. Captive hyaena bone choice and destruction, the schlepp effect, and Olduvai archaeofaunas. Journal of Archaeological Science 19, 101–121.
- Marean, C.W., Frey, J., 1997. Animal bones from caves to cities: Reverse utility curves as methodological artifacts. American Antiquity 62, 698–711.
- Marean, C.W., Kim, S.Y., 1998. Mousterian large mammal remains from Kobeh Cave (Zagros Mountains, Iran): Behavioral implications for Neanderthals and Early Modern Human. Current Anthropology 39, S79–S114.
- Margalida, A., Bertran, J., 1996. Quebrantahuesos *Gyp. barbatus* ingiriendo sus propias egagrópilas [Bearded vulture *Gyp. barbatus* ingesting their own pellets]. Butlleti del Grup Català d'Anellament 13, 49–51.
- Morey, D.F., Klippel, W.E., 1991. Canid scavenging and deer bone survivorship at an archaic period site in Tennessee. Archaeozoologia 4, 11–28.
- Mourre, V., 2004. Le site moustérien de la Grotte du Noisetier à Fréchet-Aure (Hautes-Pyrénées). Rapport de fouille programmée annuelle. SRA Midi-Pyrénées, pp. 1–67.
- Mourre, V., 2005. Le site moustérien de la Grotte du Noisetier à Fréchet-Aure (Hautes-Pyrénées). Premier rapport intermédiaire de fouille programmé. SRA Midi-Pyrénées, pp. 1–56.
- Mourre, V., Costamagno, S., Bruxelles, L., Chalard, P., Colonge, D., Cravinho, S., Laroulandie, V., Maureille, B., Niclot, M., Servelle, C., Thiébaut, C., Viguier, J., sous presse a. Exploitation du milieu montagnard dans le Moustérien final: la Grotte du Noisetier à Fréchet-Aure (Pyrénées centrales françaises). In: Grimaldi, S., Perrin, T. (Eds.), Mountain environments in prehistoric Europe: settlement and mobility strategies from Paleolithic to the early Bronze Age. XV<sup>e</sup> Congrès de l'UISPP, 4–9 septembre 2006, Lisbonne.
- Mourre, V., Costamagno, S., Thiébaut, C., Allard, M., Jeannet, M., Juillard, F., Bruxelles, L., Colonge, D., Cravinho, S., Laroulandie, V., Maureille, B., Niclot, M., sous presse b. Le site moustérien de la Grotte du Noisetier à Fréchet-Aure (Hautes-Pyrénées): premiers résultats des nouvelles fouilles. Bulletin de la Société Préhistorique Française.
- Mundy, P., Butchart, D., Ledger, J.A., Piper, S., 1992. The vultures of Africa. Academic press, London.
- Payne, S., Munson, P.J., 1985. Ruby and how many squirrels? The destruction of bones by dogs. In: Fieller, N.R.J., Gilbertson, D.D., Ralph, N.G.A. (Eds.), Palaeobiological Investigations: Research Design, Methods and Data Analysis. British Archaeological Reports (International Series), Oxford, pp. 31–40.

- Quiles, J., 2004. Tanières d'ours des cavernes (Carnivora, Ursidae) du pourtour méditerranéen : étude taphonomique et paléobiologique de huit assemblages du Pléistocène supérieur. Paleo 16, 171–192.
- Richardson, P.R.K., Mundy, P.J., Plug, I., 1986. Bone crushing carnivores and their significance to osteodystrophy in griffon vulture chicks. Journal of the Linnean Society of London (Zoology A) 210, 23–43.
- Robert, I., 1999. Référentiel taphonomique des aires de gypaète (*Gyp. barbatus*) et interprétation de la grande faune tardiglaciaire de Gritulu (Haute-Corse). Mémoire de DEA, Université Paris I.
- Robert, I., Vigne, J.-D., 2002a. The Bearded Vulture (*Gyp. barbatus*) as an accumulator of archaeological bones. Late Glacial assemblages and present-day reference data in Corsica (Western Mediterranean). Journal of Archaeological Science 29, 763–777.
- Robert, I., Vigne, J.-D., 2002b. Bearded Vulture *Gyp. barbatus* contributions to the constitution of two different bone assemblages: modern reference data and an archaeological example in Corsica. Acta zoologica cracoviensa 45, 319–329.
- Rouillon, A., Lenuz, E., 2002. Disponibilités alimentaires pour le gypaète barbu (*Gyp. barbatus*) en Haute-Savoie. In: Fir, L. (Ed.), Conservation des populations de gypaète barbu. LPO, Paris, pp. 148–160.
- Seguin, J.-F., Bayle, P., Thibault, J.-C., Vigne, J.-D., 1998. A comparison of methods to evaluate the diet of golden eagles in Corsica. Journal of Raptor Research 32, 314–318.
- Stiner, M.C., 1998. Ours des cavernes et outillages paléolithiques de la grotte de Yarimburgaz : recherche taphonomique sur les causes de cette association. In: Brugal, J.-P., Meignen, L., Patou-Mathis, M. (Eds.), Économie préhistorique : les comportements de subsistance au Paléolithique. APCDA-CNRS, XVIII<sup>e</sup> Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, pp. 73–83.
- Terrasse, J.-F., 2001. Le gypaète barbu. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Terrasse, J.-F., Terrasse, M., Boudoint, Y., 1961. Observations sur la reproduction du vautour fauve, du percnoptère et du gypaète barbu dans les Basses-Pyrénées. Alauda 29, 1–24.
- Thibault, J.-C., Vigne, J.-D., Torre, J., 1993. The diet of young Lammergeiers *Gyp. barbatus* in Corsica: its dependence on extensive grazing. Ibis 135, 42–48.
- Vigne, J.-D., 1995. Critères de détermination des onglons d'artiodactyles de Corse, pour une contribution à la connaissance du régime alimentaire du gypaète. Revue d'Écologie (Terre Vie) 50, 85–92.
- Viré, A., 1898. Les Pyrénées souterraines (1<sup>re</sup> campagne, 1897). Mémoires de la Société de Spéléologie 14, 59–96.