



**HAL**  
open science

## La grotte de Fouvent, dit l'Abri Cuvier (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France) : analyse taphonomique d'un repaire d'hyènes du Pléistocène supérieur (OIS 3)

Jean-Baptiste Fourvel, Philippe Fosse, Philippe Fernandez, Pierre-Olivier Antoine

### ► To cite this version:

Jean-Baptiste Fourvel, Philippe Fosse, Philippe Fernandez, Pierre-Olivier Antoine. La grotte de Fouvent, dit l'Abri Cuvier (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France) : analyse taphonomique d'un repaire d'hyènes du Pléistocène supérieur (OIS 3). *PALEO: Revue d'Archéologie Préhistorique*, 2014, 25, pp.79-99. 10.4000/paleo.3010 . hal-01466002

**HAL Id: hal-01466002**

**<https://sde.hal.science/hal-01466002v1>**

Submitted on 4 Jan 2018

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# La grotte de Fouvent, dit l'Abri Cuvier (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France) : analyse taphonomique d'un repaire d'hyènes du Pléistocène supérieur (OIS 3)

Jean-Baptiste FOURVEL<sup>(1)</sup>, Philippe FOSSE<sup>(1)</sup>,  
Philippe FERNANDEZ<sup>(2)</sup>, Pierre-Olivier ANTOINE<sup>(3)</sup>

**Résumé** : Le gisement paléontologique de Fouvent (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France) est une accumulation osseuse karstique connue depuis le début du XIX<sup>e</sup> siècle. Ce site est à l'origine de nombreuses avancées paléontologiques (reconnaissance de l'hyène fossile par Cuvier, première mention du glouton en France) et taphonomique (caractérisation du repaire de carnivore). Le présent article porte sur l'analyse de 14 977 restes osseux issus à la fois de la collection historique (fouilles de 1842) et des fouilles récentes (1989-1992). Une liste faunique de 19 taxons de grands mammifères a été établie : 11 carnivores (*Crocuta crocuta spelaea*, *Panthera (Leo) spelaea*, *Ursus spelaeus*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, cf. *Alopex*, *Gulo gulo*, *Meles meles*, *Martes* sp., *Mustela eversmannii*, *Mustela* sp.) et 8 ongulés (*Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Equus germanicus*, *Bos primigenius* et/ou *Bison priscus*). L'étude des hyènes des cavernes permet de préciser les caractères d'une population du stade isotopique 3 et de discuter de sa composition. Quant au spectre d'ongulés, son identification permet de préciser la diversité des proies de l'hyène (en termes d'espèces et d'âges individuels). Les interactions entre le prédateur et ses proies sont caractérisées grâce à l'étude de la distribution squelettique, de la fragmentation osseuse, des morphologies des restes consommés et des traces de dents. L'examen détaillé de l'ensemble des éléments taphonomiques de l'accumulation osseuse de Fouvent permet de discuter et de préciser la spécificité d'un repaire d'hyènes pléistocène.

**Mots-clés** : Fouvent, repaire d'hyènes, accumulation osseuse, OIS3, taphonomie, paléoécologie.

**Abstract**: *The Cave of Fouvent, also called Abri Cuvier (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France): Taphonomical analysis of a Late Pleistocene Hyena Den (OIS3).* The palaeontological site of Fouvent (Fouvent-le-Bas, Haute-Saône, France) is a fissure-filling bone accumulation known from the beginning of the XIX<sup>th</sup> century. This assemblage is at the origin of palaeontological (description of fossil hyena by Cuvier, first record of French wolverine) and taphonomical advances (first carnivore den characterization). This paper presents the analysis of 14 977 bone remains from both the historical collection (1842) and recent excavations (between 1989 and 1992). A faunal list of 19 mammalian species has been identified: 11 carnivore species (*Crocuta crocuta spelaea*, *Panthera (Leo) spelaea*, *Ursus spelaeus*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, cf. *Alopex*, *Gulo gulo*, *Meles meles*, *Martes* sp., *Mustela eversmannii*, *Mustela* sp.) and 8 large ungulate species (*Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Equus germanicus*, *Bos primigenius* and/or *Bison priscus*). The analysis of cave hyenas from Fouvent allows us to precise characteristics of an OIS3 population and to discuss population structure. The study of ungulate populations allows us to describe prey diversity (in terms of species and individual age). Prey skeletal part distribution, bone fragmentation, consumption morphotypes and tooth marks are observed to point out predator-prey interactions. The detailed analysis of taphonomical aspects of Fouvent bone accumulation allows also to discuss and to give criteria about hyena den characterization grids.

**Key-words**: Fouvent, Hyena den, OIS3, Bone accumulation, Taphonomy, Palaeoecology.

(1) Université Toulouse Le Mirail, UMR5608-TRACES, FR-31000 Toulouse - jbfourvel@yahoo.com ; fosse@univ-tlse2.fr

(2) Aix-Marseille Université, CNRS, MCC, LAMPEA UMR 7269, FR-13617Aix-en-Provence - philippe.fernandez@univ-amu.fr

(3) Institut des Sciences de l'Évolution, UMR-CNRS 5554, CC064, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, FR-34095 Montpellier - pierre-olivier.antoine@univ-montp2.fr

## 1 - Introduction

Les cavités sont des lieux attractifs pour la plupart des groupes humains et animaux, en particulier en raison de leurs qualités d'abri. Qu'elles les fréquentent épisodiquement ou les occupent réellement, toutes les espèces prédatrices (qu'elles appartiennent à la famille des canidés, des félidés, des hyénidés, des ursidés, des mustélidés ou des viverridés) utilisent les grottes ou abris-sous-roches et laissent des indices de leur présence (restes osseux, ichtnologie, coprolithes, traces de dents). Le rôle des prédateurs dans la formation ou la modification des stocks osseux est récurrent. Partageant un même fond écologique (habitat, alimentation), groupes humains paléolithiques et carnivores ont fréquemment interagi, ce qui est attesté depuis plus de deux siècles (Cartailhac 1881 ; Philippe et Fosse 2003 ; Daujeard 2008). Parmi les gisements mêlant industries et restes fauniques, un carnivore est particulièrement récurrent : l'hyène des cavernes. Son rôle sur la formation (repaire) ou la modification d'assemblages a longuement été débattu (pour revue, Fosse 1995).

La description de l'accumulation osseuse de Kirkdale (Angleterre) par Buckland (1822) marque la première définition du repaire d'hyènes des cavernes caractérisé par la diversité et l'abondance des carnivores (en particulier l'hyène), des ongulés juvéniles et séniles dominants, les nombreux os rongés et coprolithes. En France, à la même période, le gisement de Fouvent-le-Bas est l'objet de nombreuses recherches en paléontologie (Cuvier 1825 ; Gervais 1870) et de multiples descriptions (Thirria 1828, 1833 ; Nodot 1858-1859). De nouvelles opérations de terrain sont entreprises entre la fin des années 1980 et le début des années 1990 (Detrey 1992 ; Fourvel 2012).

Le rôle taphonomique de l'hyène n'est plus à mettre en doute tant dans le registre moderne (e.g. Brain 1981) que fossile (e.g. Fosse 1994). Cependant, la variabilité comportementale des prédateurs est attestée aussi bien au sein d'un même groupe spécifique qu'entre différentes espèces aux capacités ostéophagiques *a priori* distinctes (Fourvel 2010 ; Fourvel & Mwebi 2011 ; Fosse *et al.* 2011). Afin de sérier la diversité des modes d'acquisition et des processus d'accumulation, la production de nouvelles recherches taphonomiques est nécessaire. L'étude de repaires d'hyènes fossiles reste un élément fondamental pour la reconnaissance de la place et du statut des différents prédateurs (humains et non-humains) au sein des ensembles archéologiques et paléontologiques.

Ainsi, ce travail participe, au moyen de l'analyse taphonomique du gisement de Fouvent formé lors du stade isotopique 3, à préciser les variations paléoécologiques de l'hyène et à l'identification de la signature taphonomique de ce carnivore.

## 2 - Présentation générale du gisement

### 2.1 - Localisation géographique et cadre géologique

Le gisement dit de l'Abri Cuvier est situé à l'extrême nord-ouest du département de la Haute-Saône (70), dans le village de Fouvent-le-Bas (commune de Fouvent-Saint-Andoche), à proximité de la rivière Le Vannon, à une altitude approximative de 200 mètres (fig. 1). Le site se développe au sein d'une région karstique et correspond à une diaclase ouverte dans les calcaires du Bathonien (Detrey 1992). La grotte a aujourd'hui disparu, les blocs de calcaire ayant servi de fondation à une maison. Néanmoins, le site au moment de sa découverte a été décrit dans les publications anciennes. Ces descriptions font état d'une cavité aux proportions modérées : la grotte s'étendait sur dix mètres de long pour quatre de large et une hauteur de près de deux mètres et disposait de deux entrées, la principale de un mètre sur un et la seconde de un mètre sur 0,5 (Nodot 1858-1859). La reprise des travaux à la fin des années 1980 a permis la mise au jour d'un boyau rapporté au gisement d'origine (Detrey 1992 ; Fosse 1997 ; fig. 2).

### 2.2 - Historique des recherches

Le gisement de Fouvent dispose d'une longue histoire de recherches paléontologiques courant sur les deux derniers siècles. Cette historique des recherches souligne l'évolution du regard des chercheurs vis-à-vis des observations de terrain, du contexte et des interprétations qui en découlent (Fosse 1995).

Dès les premiers travaux, ce site dévoile son importance dans les recherches en paléontologie quaternaire : distinction ostéologique entre l'hyène moderne et fossile (Cuvier 1825) et première mention du glouton fossile en France (Gervais 1870). Il joue un rôle essentiel dans la définition du repaire de carnivore pléistocène (Nodot 1858-1859). La toute première mention du site de Fouvent est à rapporter à Cuvier (1812). La première description physique et géologique du site revient à Édouard Thirria (1828, 1833), ingénieur des mines à Vesoul ; il formule la première hypothèse de mise en place du dépôt : « [...] *il est très vraisemblable que les animaux dont nous retrouvons les restes périrent lors de la grande catastrophe qui forma notre terrain d'atterrissement dit diluvien, et que leurs ossements furent transportés dans la grotte par l'inondation violente qu'elle occasiona* ».

Nodot (1858-1859), membre de l'Académie Impériale des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Dijon, publie le premier plan du gisement (fig. 3). Nodot y avance différents arguments plaçant en faveur d'une accumulation osseuse par l'hyène des cavernes (morphologie des fractures osseuses, traces de dents). Cependant, il précise qu'il n'a pu observer la présence de coprolithes, signe incontestable de la fréquentation de la cavité par ces carnivores. Bouillerot (1881) publie la première synthèse sur le gisement de Fouvent ainsi que les résultats de ses propres

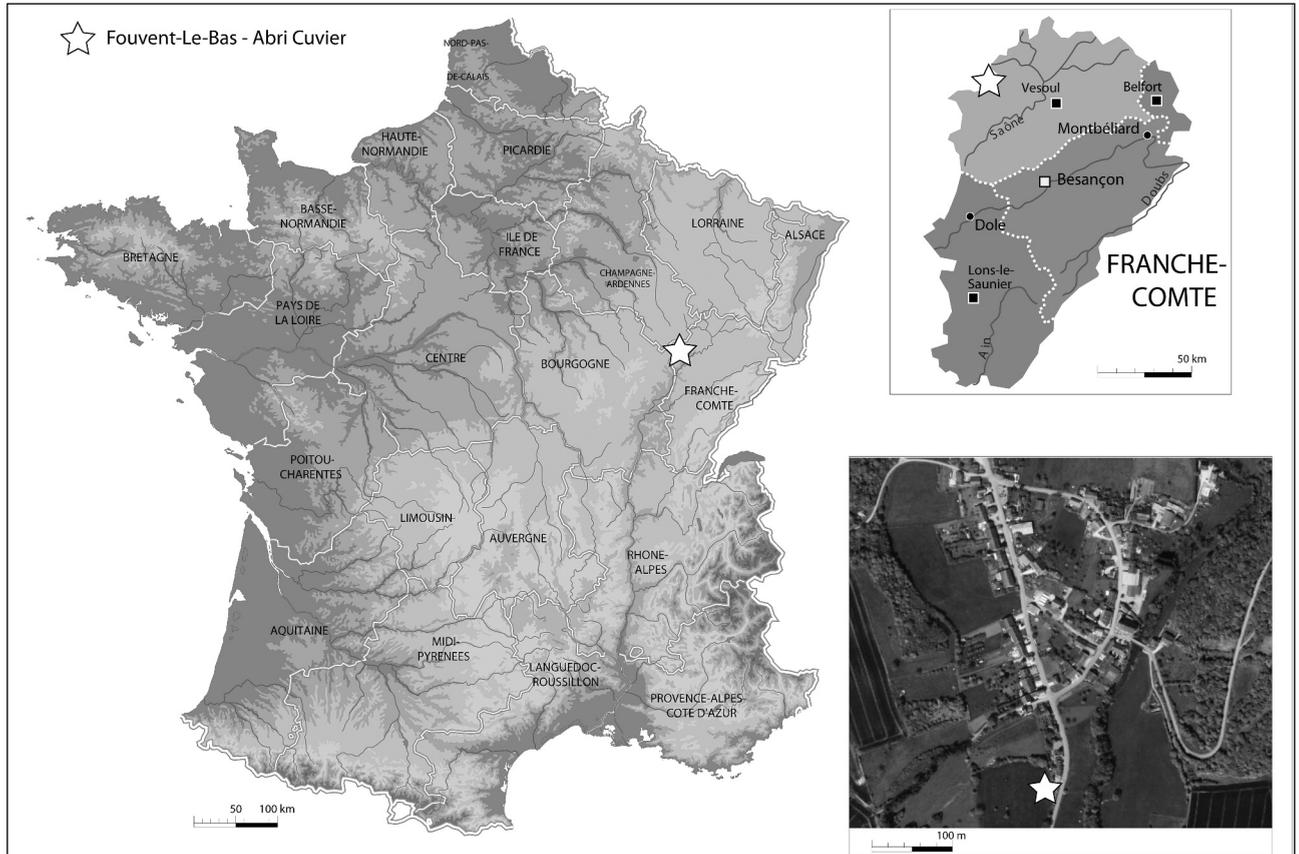


Figure 1 - Localisation géographique du gisement paléontologique de Fouvent. Carte élaborée à partir de Géoatlas © et Géoportail.

Figure 1 - Location of Fouvent palaeontological site. Map realized using Géoatlas © and Géoportail.

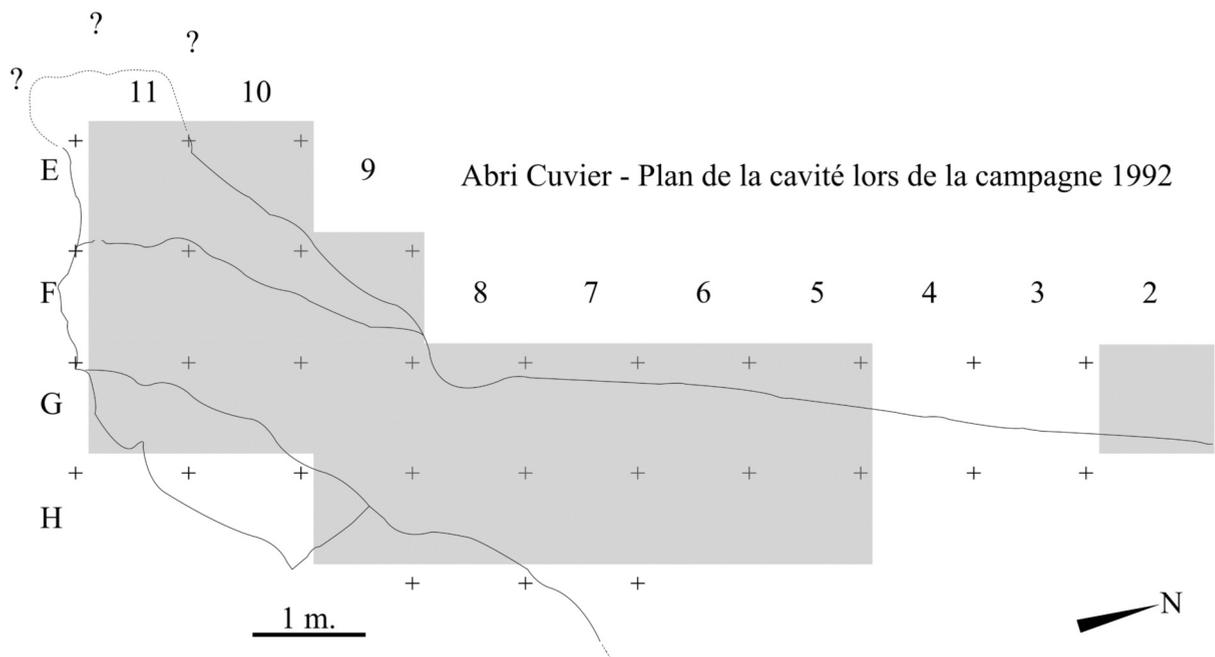


Figure 2 - Plan du gisement paléontologique de Fouvent présentant les différents secteurs fouillés (modifié d'après Detrey 1992). En gris, carrés ayant livré du matériel faunique.

Figure 2 - Map of Fouvent palaeontological site showing the various excavated areas (modified from Detrey 1992). Squares containing faunal remains are represented in grey.

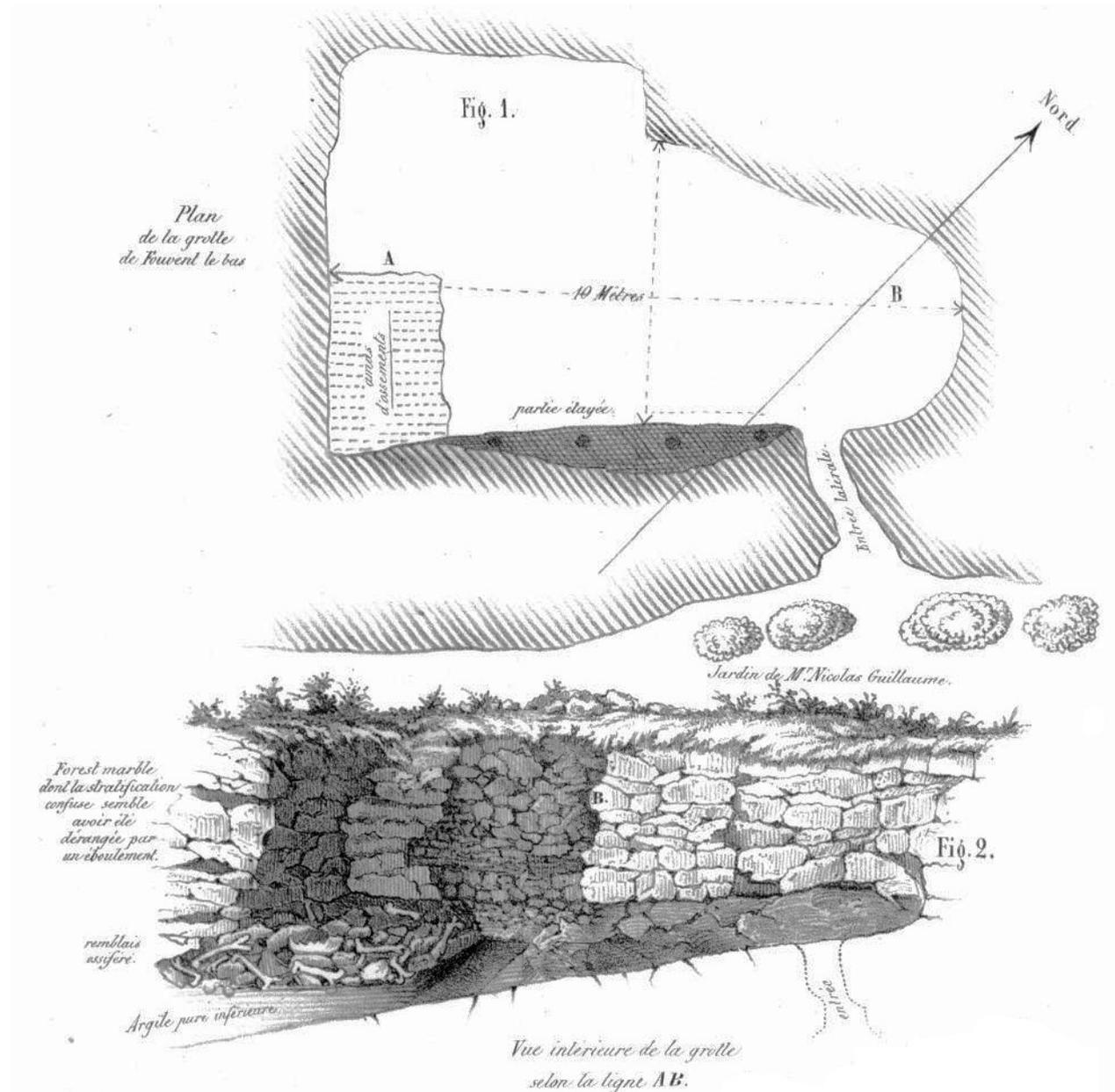


Figure 3 - Plan du gisement de Fouvent réalisé au cours du XIX<sup>e</sup> siècle (d'après Nodot 1858).

Figure 3 - Map of Fouvent during the XIXth century (from Nodot 1858).

recherches. Par comparaison avec les observations portées sur la caverne de Kirkdale (Buckland 1822), il arrive à la conclusion que Fouvent était sans aucun doute un repaire d'hyènes des cavernes. Cette analyse constitue le dernier travail portant sur ce site avant sa redécouverte dans la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle.

En 1989, la reprise des travaux de terrain a été stimulée par la découverte d'un boyau, long d'une dizaine de mètres sur trois mètres de large, après l'aménagement d'une partie de la propriété dans laquelle se situait le gisement. Cette partie, dénommée Abri Cuvier, a fait l'objet de fouilles

systématiques, sous la direction de J. Detrey, entre 1989 et 1992 (Detrey 1992 ; Fosse 1997). À ce jour, seule une petite partie de l'ancienne cavité a été excavée et étudiée.

### 2.3 - Cadre stratigraphique des fouilles J. Detrey (1989-1992)

Les fouilles récentes de l'Abri Cuvier (dir. Detrey) ont porté sur près de 20 m<sup>2</sup>. Un très abondant matériel faunique a été récolté, en association avec un petit assemblage lithique composé de près de 300 pièces (nucléus, outils, éclats) rapporté à un faciès châtelperronien ou moustérien (Fosse

1997). L'observation fine du sédiment a permis de distinguer quatre niveaux stratigraphiques au sein desquels le matériel paléontologique était conservé (d'après Morin *in* Detrey 1992 ; fig. 4). L'ensemble des niveaux supérieurs (E) est marqué par des niveaux limono-argileux surmontant les niveaux grossiers sous-jacents. L'analyse sédimentologique conclut à un dépôt par ruissellement ou colluvionnement (résultat d'un couvert végétal peu dense). Les niveaux A et B sont largement composés de cailloux et cailloutis cryoclastiques. Les différents calibres du cailloutis cryoclastique et la présence plus ou moins abondante de matrice et de blocs d'effondrement sont à l'origine de la subdivision de l'ensemble B en deux niveaux B1 et B2. L'ensemble C correspond à un horizon limono-argileux interstratifié avec un cailloutis cryoclastique anguleux à éléments fins. La majeure partie de la séquence met en évidence « *des conditions climatiques relativement rigoureuses correspondant à un remplissage homogène de matériel détritique tributaire au maximum de l'encaissant karstique* » (Morin *in* Detrey 1992 - p. 6). Des phases d'améliorations climatiques (augmentation de température et de l'humidité) sont suggérées par l'identification de niveaux limoneux et leur alternance avec le matériel cryoclastique (ce dernier résultant de la gélifraction). L'analyse sédimentologique et stratigraphique associée à l'analyse paléontologique (Lovis 1968 ; gradient évolutif des chevaux *in* Fernandez, Guadelli, Fosse 2006) et l'attribution chrono-culturelle du matériel lithique plaident pour une mise en place de l'assemblage au cours du stade isotopique 3.

### 3 - Matériel et méthode

#### 3.1 - Méthodologie

Les méthodes mises en œuvre couvrent les champs de l'archéozoologie et de la taphonomie des carnivores (*sensu* Brain 1981). Trois principales unités de quantifications ont été utilisées : le Nombre de Restes (NR) total (NRT) ou déterminés (NRD), le Nombre Minimum d'Eléments (NME) et Nombre Minimum d'Individus (NMI). La caractérisation des structures d'âges des hyènes de Fouvent se fonde sur de nombreux travaux (Kruuk 1972 ; Mills 1982 ; Stiner 1994 ; Brugal, Fosse, Guadelli 1997). Tenant compte de ces différentes méthodes, nous avons retenu cinq stades d'éruption/usure dentaire applicables aussi bien aux populations actuelles que fossiles (Fourvel 2012 ; tabl. 1).

De nombreux auteurs ont développé des modèles afin de caractériser la mortalité des proies et interpréter les stratégies d'acquisition des ongulés par les groupes humains (e.g. Klein et Cruz-Urbe 1983 ; Stiner 1990 ; Steele 2005). Trois modèles (courbes) théoriques de mortalité idéale ont été mis en évidence : i) le profil « catastrophique » (prédominance de jeunes et diminution progressive des individus adultes et âgés) ; ii) le profil « attritionnel » (profil de mortalité naturel où les jeunes et les individus âgés prédominent) ; iii) le profil « adulte-dominant » (reflet de l'influence anthropique sur la prédation selon Stiner 1990). Le nombre d'ongulés présents à Fouvent (et la quantité de matériel pour chaque taxon) ne nous permet pas d'établir des courbes propres à chaque espèce. L'emploi de répartitions ternaires (trois

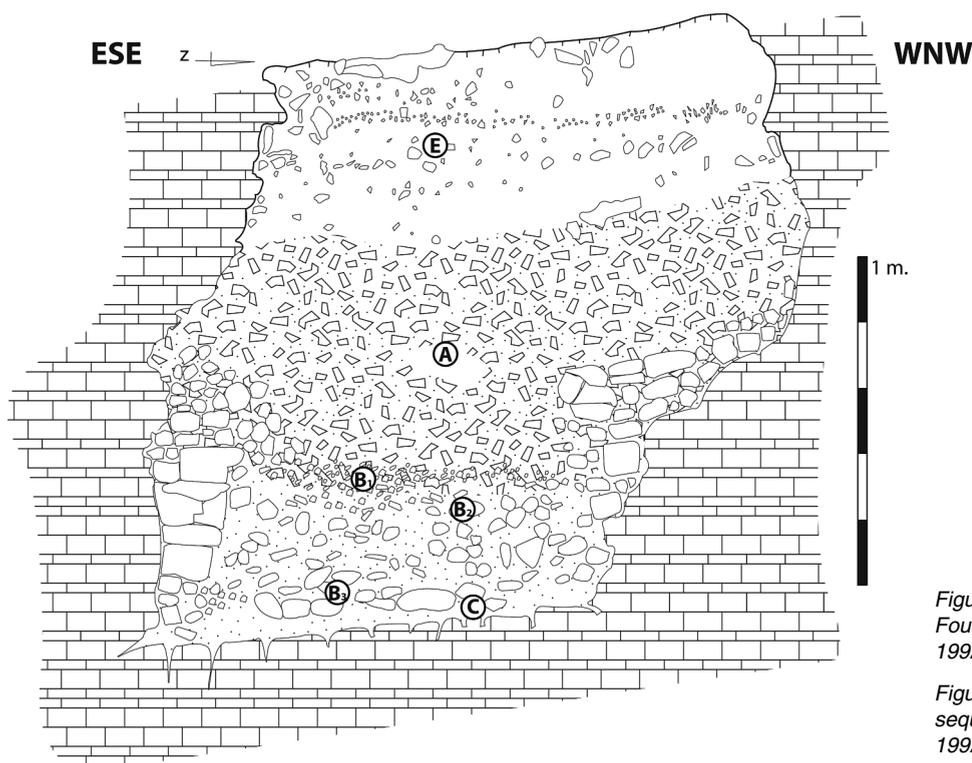


Figure 4 - Coupe stratigraphique de Fouvent (modifié d'après Detrey 1992).

Figure 4 - Fouvent stratigraphic sequence (modified from Detrey 1992).

Stade	Description	Estimation
Stade 1	De l'éruption, usure et chute des dents de lait jusqu'à l'éruption de l'ensemble des jugales définitives	0-12 mois
Stade 2	Mise en place et entrée en fonction de l'ensemble des dents permanentes (incisives, canines et jugales)	1-4 ans
Stade 3	Usure partielle des dents	4-6 ans
Stade 4	Usure importante des jugales	6-10 ans
Stade 5	Usure complète des couronnes	10-15 ans

Tableau 1 - Description des stades d'éruption et d'usure dentaires chez l'hyène.

Table 1 - Description of tooth eruption and wear stages in hyenas.

classes d'âge : juvénile, adulte, sénile *sensu* Stiner 1990) permet *de facto* d'augmenter notre effectif dans ces dernières et facilite la comparaison des différents profils de mortalité des proies. En aparté, l'application d'une telle modélisation ternaire aux populations d'hyènes est plus délicate, en particulier pour les individus du stade 2 pouvant être rapportés soit à la classe des juvéniles soit à celle des adultes. En effet, les jeunes animaux sont élevés par les femelles jusqu'à l'âge de 30 mois (Kruuk 1972) soit au cours du stade 2, qui va 1 à 4 ans. En outre, l'utilisation de classes de taille d'ongulés est apparue nécessaire. Quatre ensembles ont été définis considérant la taille et la masse corporelle moyenne des taxons : les petits ongulés (chevreuil), les ongulés de taille moyenne (renne, cerf), les grands ongulés (mégacéros, chevaux, grands bovinés) et les mégaherbivores (mammouth, rhinocéros).

En nous référant aux travaux de Stiner (1991), nous avons sérié le squelette des ongulés selon trois grands ensembles anatomiques : les éléments du squelette axial, appendiculaire et crânien. Cette subdivision répond à la séquence générale de consommation d'une carcasse par les prédateurs en trois étapes principales : i) la consommation des parties ventrales et abdominales, ii) puis des parties charnues des pattes, iii) la consommation de la tête (Kruuk 1972). Considérant des données plus précises telles que les dommages et traces (*sensu* Brain 1981 ; Binford 1981) ou le taux de réduction (*sensu* Richardson 1980 ; Bunn 1983), nous subdivisons par la suite chacun de ces ensembles en sous-ensembles anatomiques (squelettiques). La fragmentation des os longs, en raison de son intérêt dans la caractérisation du repaire (*e.g.* Cruz-Urbe 1991 ; Fosse 1994 ; Pickering 2002), fait donc l'objet d'une analyse précise. Nous nous référons à la méthode de H. T. Bunn (1983) : observation des proportions (<1/2, >1/2 et complet) de longueur et de circonférence des os longs avec et sans leur(s) extrémité(s). L'observation de la forme de la cassure des ossements, de l'aspect du bord et de son angulation, permet de distinguer les éléments brisés sur os frais de ceux fragmentés postérieurement (Villa et Mahieu 1991) conditionnant leur inclusion (fracture fraîche) ou leur exclusion (fracture sèche ou récente) de l'analyse. Notre

étude cherche à décrire et caractériser la diversité des traces observables sur le matériel osseux et se fonde sur les études pionnières dans ce domaine (Sutcliffe 1970 ; Maguire, Pemberton, Collet 1980 ; Brain 1981 ; Binford 1981). La synthèse de ces typologies comprend quatre ensembles de stigmates, considérant la morphologie générale des traces, pour huit altérations différentes : i) les traces (sub-)circulaires (*punctures* et *pits*) ; ii) les traces de fracture (*chipping-back* et *fracture scars*) et de réduction osseuse (*scooping out* et *crenulated edges*) ; iii) les traces (allongées) de frottement (*scoring* et *furrowing*) ; iv) les traces d'ingestion (pour une définition précise de chaque altération voir Fourvel 2012). Trois cent quatre vingt six restes (incluant 271 NRD et 115 éléments indéterminés), trop altérés par des phénomènes abiotiques (*e.g.* dissolution, concrétionnement, délitement) et rendant les surfaces osseuses illisibles, ont été exclus de l'analyse des traces de carnivore.

### 3.2 - Matériel étudié

Notre étude porte sur deux collections ostéologiques mises au jour à Fouvent : la collection 1842 des fouilles Dubois, présentée par Nodot (1858-1859) et révisée par Lovis (1968), et le matériel issu des fouilles récentes 1989-1992 (dir. Detrey). L'analyse a porté sur un total de 14 977 restes osseux (déterminés et indéterminés) repartis selon les deux séries : 145 pour la collection 1842 et 14 832 pour le matériel récent. L'ensemble du matériel déterminé (NRD=3347) a été rapporté à 27 taxons, genres ou familles (selon le rang taxonomique) parmi lesquelles 11 attributions génériques ou spécifiques (voir sous-spécifiques) pour les carnivores et huit pour les ongulés (tabl. 2).

## 4 - Résultats

### 4.1 - Spectre faunique

Même si l'ensemble du matériel de 1842 n'a pu être révisé et étudié (les dents de mammouth étaient absentes ainsi que la mandibule de lion figurée dans le travail de Lovis 1968), le réexamen de cette série permet de réviser les attributions taxinomiques et le cortège faunique. Seul l'ours

Taxon	1842		niv E		niv E/A		niv A		niv A/B		niv B		niv B/C		niv C		HS		Tout niveau				
	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	NMI	NR	%NR	NME	NMI	%NMI
<i>Crocota crocuta spelaea</i>	24	3	11	4	10	5	98	15	25	8	283	36	9	3	322	37	68	10	850	6	792	121	31
<i>Panthera (Leo) spelaea</i>							3	2			7	3			2	1	1	1	13	<1	13	7	2
<i>Panthera sp.</i>															1	1			1	<1	1	1	<1
<i>Ursus spelaeus</i>	4	3					4	2			1	1			7	2	1	1	17	<1	17	9	2
<i>Canis lupus</i>			1	1	1	1	4	3			17	2	1	1	8	2	5	2	37	<1	37	12	3
<i>Vulpes vulpes</i>	4	1	3	1			1	1	1	1	4	1							13	<1	12	5	1
cf. <i>Alopex</i>											1	1							1	<1	1	1	<1
<i>Vulpes/Alopex</i>			2	1	2	1	13	2	2	2	26	2	2	1	9	1	6	2	62	<1	55	12	3
<i>Gulo gulo</i>	1	1	1	1	2	1	1	1			2	1					2	1	9	<1	9	6	2
<i>Meles meles</i>			1	1	9	2	4	2	5	2	3	2					3	1	25	<1	24	10	3
<i>Martes sp.</i>					1	1					1	1							2	<1	2	2	1
<i>Mustela putorius</i>											2	1							2	<1	2	1	1
<i>Mustela sp.</i>					3	1	1	1			3	1					1	1	8	<1	7	4	1
<i>Carnivora (grand)</i>			5	-	6	-	7	-	4	-	17	-	1	-	5	-	12	-	57	<1	-	-	-
<i>Carnivora (petit)</i>					5	-	2	-			5	-					1	-	13	<1	-	-	-
<b>Total Carnivores</b>	<b>33</b>	<b>8</b>	<b>24</b>	<b>9</b>	<b>39</b>	<b>12</b>	<b>138</b>	<b>29</b>	<b>37</b>	<b>13</b>	<b>372</b>	<b>52</b>	<b>13</b>	<b>5</b>	<b>354</b>	<b>44</b>	<b>100</b>	<b>19</b>	<b>1110</b>	<b>7</b>	<b>972</b>	<b>191</b>	<b>49</b>
<i>Mammuthus primigenius</i>	3	1	3	1	4	1	20		3	1	89	1	5	1	48	2	47		222	2	63	8	2
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	11	2	1	1	2	1	15	4	3	1	80	10	6	3	72	10	35	7	225	2	178	39	10
<i>Megaloceros giganteus</i>	6	2			4	2	6	3	3	1	16	4	1	1	7	2	3	1	46	<1	45	16	4
<i>Cervus elaphus</i>	4	3	1	1	3	1	6	1			5	1	1	1	5	1	5	1	30	<1	29	10	2
<i>Rangifer tarandus</i>	5	1			3	2	16	1	3	1	38	3	3	2	27	3	18	3	113	1	94	16	4
<i>Capreolus capreolus</i>			2	1							6	1					3	1	11	<1	9	3	1
<i>Cervidae</i>			1	-			4	-	1	-	8	-			6	-	1	-	21	<1	-	-	-
<i>Equus caballus</i>	58	4	8	2	24	3	137	9	29	6	309	16	13	2	228	14	116	10	922	6	827	62	17
<i>Equidae</i>	3	-	1	-			2	-			7	-			2	-	2	-	17	<1	14	-	-
<i>Bos / Bison</i>	17	3	1	1	5	1	51	5	9	3	79	8	5	1	58	6	16	3	241	2	191	31	8
<i>Ungulata</i>			3	-			11	-			17	-			6	-	6	-	43	<1	-	-	-
<i>Ungulata (petit)</i>			3	-	6		17	-	11	-	35	-			7	-	28	-	107	1	-	-	-
<i>Ungulata (moyen)</i>	1	-	2	-	5		8	-	8	-	21	-	3	-	15	-	31	-	94	1	-	-	-
<i>Ungulata (grand)</i>	3	-	3	-	5		15	-	7	-	39	-	1	-	36	-	18	-	127	1	-	-	-
<b>Total Ongulé</b>	<b>111</b>	<b>17</b>	<b>29</b>	<b>7</b>	<b>61</b>	<b>11</b>	<b>308</b>	<b>24</b>	<b>77</b>	<b>13</b>	<b>749</b>	<b>44</b>	<b>38</b>	<b>11</b>	<b>517</b>	<b>39</b>	<b>329</b>	<b>26</b>	<b>2219</b>	<b>15</b>	<b>1457</b>	<b>192</b>	<b>49</b>
<i>Lepus sp.</i>	1	1	1	1										1	1				3	<1	3	3	1
<i>Sciurus sp.</i>					1	1													1	<1	1	1	<1
<i>Marmota marmota</i>			1	1	2	1	7		1	1	1	1		2	1				14	<1	12	5	1
Méso-mammifère																	1	-	1	<1	-	-	-
Indéterminé			47	-	177	-	1544	-	242	-	4883	-	240	-	2348	-	2148	-	11629	78	-	-	-
<b>Total</b>	<b>145</b>	<b>26</b>	<b>102</b>	<b>18</b>	<b>280</b>	<b>25</b>	<b>1997</b>	<b>53</b>	<b>357</b>	<b>27</b>	<b>6005</b>	<b>97</b>	<b>291</b>	<b>16</b>	<b>3222</b>	<b>85</b>	<b>2578</b>	<b>45</b>	<b>14977</b>	<b>100</b>	<b>2445</b>	<b>392</b>	<b>100</b>

Tableau 2 - Spectre faunique de Fouvent (NR, NMI, NME et fréquences associées) par couche.

Table 2 - Fouvent faunal list (NISP, MNI, MNE and related frequencies) per level.

des cavernes *U. spelaeus* a été reconnu (NRT=4) alors que l'ours brun *Ursus arctos* et l'espèce des cavernes avaient été distingués. Différents taxons présents au sein de cet assemblage n'avaient pas été signalés. Un petit canidé (rapporté au renard roux) est attesté par quatre pièces, ainsi qu'un lagomorphe (NRT=1). Notons aussi la présence du glouton *G. gulo* (NRT=1) et du renne *R. tarandus* (NRT=5). Le matériel mis au jour entre 1989 et 1992 est plus abondant et diversifié. Les spectres fauniques établis pour chaque niveau ont tous un dénominateur commun : la présence systématique et l'abondance de l'hyène des cavernes *C. c. spelaea*. Parmi les 3347 restes déterminés les taxons les mieux représentés sont par ordre décroissant : le cheval *E. germanicus* (27,3 %NRD, 16,8 %NMI), l'hyène *C. c. spelaea* (25,4 %NRD, 30,8 %NMI), les grands Bovinae *Bos/Bison* (7,2 %NRD, 7,5 %NMI), le rhinocéros laineux *C. antiquitatis* (6,7 %NR, 9,9 %NMI), le mammoth *M. primigenius* (6,6 %NRD,

2 %NMI) et le renne *R. tarandus* (3,4 %NRD, 4,1 %NMI). Cette association faunique indique un milieu ouvert, avec développement d'une riche steppe herbeuse comme l'étude préliminaire de l'assemblage l'avait déjà montrée (Fosse 1997). L'association des lemmings *Dicrostonyx* et *Lemmus* et la présence de la marmotte attestent bien de la rudesse du climat (Roger, inédit). La présence du chevreuil, marqueur de phase climatique plus tempérée, rappelle les alternances déjà observées d'un point de vue sédimentologique (cf. *supra*). Le spectre faunique diversifié de Fouvent est tout à fait comparable à celui des repaires d'hyènes de phases chronologiques (sub)contemporaines : les associations de carnivores (hyène, lion, loup, ours et renard), ongulés de petite et moyenne taille (chevreuil, renne et cerf), grands ongulés (chevaux, bisons, mégacéros) et mégaherbivores (rhinocéros, mammoth) sont récurrentes dans les repaires würmiens en particulier du stade isotopique 3 (e.g. Camiac in Guadelli 1987 ; les

Plumettes *in* Beauval & Morin 2010 ; Unikoté *in* Michel 2005).

D'un point de vue strictement biochronologique, le spectre faunique de Fouvent est typique des faunes würmiennes du stade isotopique 3 associant les espèces grégaires et de milieu steppique (*B. priscus*, *Equus caballus* (s.l.), *R. tarandus*, *C. antiquitatis*, *M. primigenius*).

## 4.2 - Paléocéologie

### 4.2.1 - Structure de mortalité du prédateur (l'hyène)

La structure de mortalité des hyènes est décrite comme un critère fondamental de la caractérisation du repaire (Fosse 1994 ; Pickering 2002 ; Kuhn, Berger, Stiner 2008). La présence d'individus juvéniles est régulièrement mentionnée comme caractérisant le repaire *sensu lato*. À l'inverse, la dominance des adultes est considérée comme typique de zones de nourrissage ou attestant de leur simple présence dans un assemblage (Discamps 2011). Malgré cette distinction, la définition précise des populations d'hyènes est rare et la simple présence d'une classe d'âge particulière ne peut en rien définir un ensemble d'individus, et donc l'origine et la fonction d'un assemblage.

Si l'on considère que chaque couche du gisement représente une occupation distincte, les vestiges d'hyène de Fouvent, matériel dentaire (NR=732) et postcrânien (NR=118), représentent un total de 121 individus minimum. En considérant le nombre d'animaux représentés dans chaque couche, alors les cohortes estimées sont du même ordre de grandeur que celles observées pour l'hyène tachetée moderne, généralement comprises entre 15 et 20 individus par clan : les « clans » de Fouvent varient de 4 (couche E) à 37 individus (couche C), pour une moyenne de 15 hyènes par niveau. Pour cela, il faut cependant admettre que chaque niveau archéologique défini sédimentologiquement correspond à une seule et unique occupation. Si l'on détermine le NMI en considérant la totalité des restes osseux et dentaires comme issus d'un ensemble homogène, les résultats sont tout à fait différents : le NMI est alors de 56 (20 juvéniles (D/4) et 36 adultes à adultes âgés (M/1)). En outre, les mêmes commentaires peuvent s'appliquer à l'ensemble des taxons. Cependant, en l'absence de tout élément plaidant en faveur d'un regroupement des couches, nous considérons le découpage stratigraphique comme reflétant les multiples occupations par le prédateur. L'hypothèse d'une population totale de 121 hyènes correspondant à différentes cohortes est donc ici privilégiée.

L'observation de l'usure dentaire (732 éléments) et le nombre d'individus considéré (114 NMI identifiés à partir du matériel odontologique) autorisent une définition fine de la structure de la population (tabl. 3). La population de Fouvent présente une structure globale dominée par les juvéniles (37 NMI). L'emploi d'une modélisation ternaire ne semble pas modifier ce constat. Ainsi, même si on considère que la moitié des individus de stade 2 (soit neuf animaux) sont des adultes, les juvéniles dominent toujours la population globale (NMI=46) suivis des adultes (NMI=34) et des adultes âgés et séniles (NMI=34). Le rôle de nurserie est donc l'hypothèse privilégiée pour ce repaire. De plus, alors que l'abondance des restes d'hyène est un critère important de la caractérisation du repaire pléistocène, sur 270 repaires actuels connus (*Crocota*=139, *Hyaena*=63, *Parahyaena*=68), seuls 27 recensent des restes osseux d'hyène (synthèse *in* Fourvel 2012). L'évolution du comportement de l'hyène tachetée depuis le Pléistocène est peut-être à l'origine de cette différence entre ensembles fossiles et modernes. La durée d'occupation d'un repaire par un clan d'hyènes actuelles est brève (moins de 4 mois pour l'hyène tachetée *in* Mills 1990) limitant la mortalité à l'intérieur. Les populations pléistocènes (souvent importantes tant en NR qu'en NMI) ne reflètent pas une occupation mais une multitude d'épisodes dont le nombre et la durée sont difficilement estimables. Par ailleurs, le rôle de l'environnement et des variations climatiques entraînant des modifications dans les cortèges fauniques (biomasse disponible) ne peut être négligés car peut-être à l'origine de différences comportementales entre deux sous-espèces phylogénétiquement proches (clans de taille plus importante et occupations plus longues des repaires durant le Pléistocène).

### 4.2.2 - Structure de mortalité des proies (les ongulés)

La figure 5 et le tableau 4 présentent la structure des populations d'ongulés. Si l'on tient compte de la classe de taille des proies, l'analyse suggère une sélection différentielle des classes d'âges chassées/consommées. Ainsi, même si la population reste faible (NMI=3) l'ensemble des petits ongulés est représenté par des individus adultes (la consommation et la digestion complète d'animaux juvéniles ne peuvent être exclues, cependant aucun élément squelettique ou dentaire rapporté à cette classe d'âge n'a été observé alors que les dents de lait ou fragments de couronne ingérés sont attestés pour d'autres taxons) ; les proies de moyenne et grande taille présentent des distributions plus équilibrées où la part des individus juvéniles et séniles est importante. En prenant en compte les quatre groupes principalement représentés dans les

	Stade 1	Stade 2	Stade 3	Stade 4	Stade 5
	Juvénile	Sub-adulte	Adulte	Adulte âgé	Sénile
NMI	37	18	25	19	15
%NMI	32	16	22	17	13

Tableau 3 - Structure de mortalité des hyènes de Fouvent.

Table 3 - Cave hyenas mortality structure.

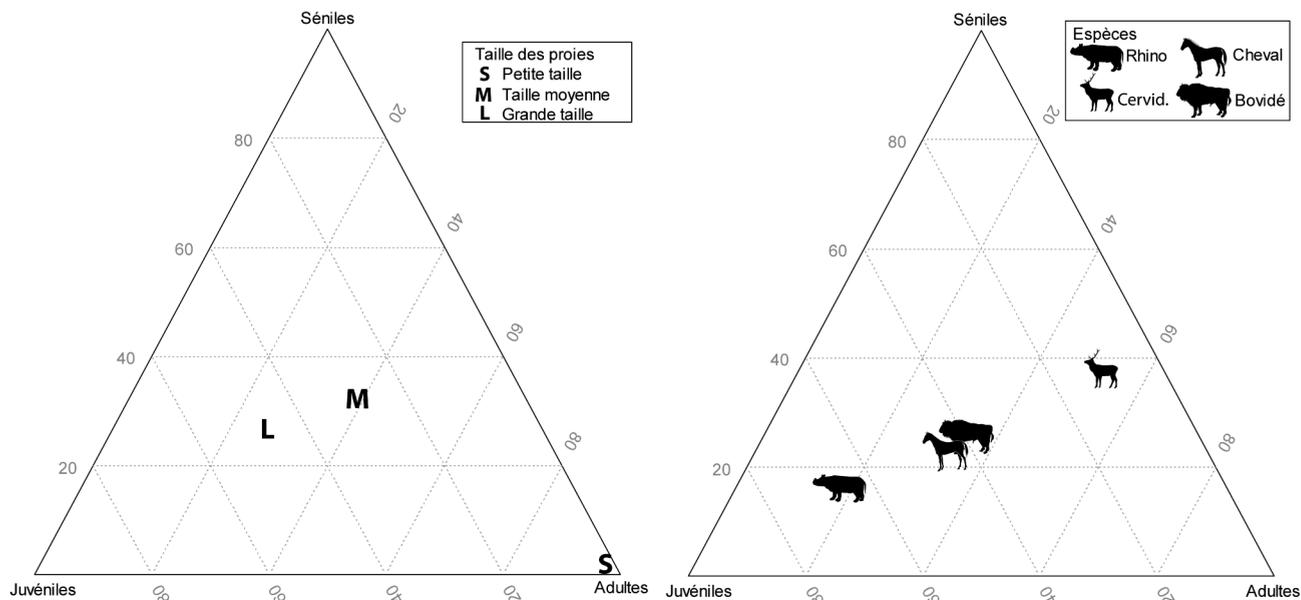


Figure 5 - Représentation ternaire des structures des populations d'ongulés de Fouvent selon la classe de taille (petite, moyenne et grande) et selon les quatre principales proies (rhinocéros, cerf, cheval, bovidé).

Figure 5 - Ternary plot of ungulate population structure from Fouvent based on size-classes (small, medium, large) and the four main preys (rhinoceros, red deer, horse, bovid).

Classe de taille	Petit	Moyen	Grand			Méga.
Groupe spécifique	Cervidé (petit)	Cervidé (moyen)	Equidé	Cervidé (grand)	Bovidé	Rhino.
Juvenile		5/19	12/40	3/19	13/19	23/66
Adulte	3/100	11/42	10/33	4/25	11/33	6/17
Sénile		10/38	8/27	9/56	9/27	6/17
<b>Total</b>	<b>3</b>	<b>26</b>	<b>30</b>	<b>16</b>	<b>33</b>	<b>35</b>

Tableau 4 - Structure des populations d'ongulés de Fouvent (NMI défini à partir du matériel dentaire ; x/y=NMI/%NMI).

Table 4 - Ungulates population structure from Fouvent (MNI based on dental material; x/y=MNI/%MNI).

assemblages (rhinocéros, grand bovinés, cheval, cerf et renne), la relation entre le prédateur et ses proies est clairement différente d'un taxon à un autre. Ainsi, les mégaherbivores, tels que le rhinocéros, sont majoritairement représentés par des juvéniles (NMI=23 ; 66 %NMI) et une faible représentation des adultes et séniles. Plus la taille de l'espèce considérée diminue, plus la fréquence des adultes et adultes âgés augmente. La figure 5 atteste de ce phénomène : les cervidés de taille moyenne (renne et cerf) présentent un taux important d'adultes (NMI=11 ; 42 %NMI) et d'adultes âgés (NMI=10 ; 38 %NMI) et une fréquence faible des juvéniles (NMI=5 ; 19 %NMI). La taille de la proie joue un rôle important dans les stratégies d'acquisition (chasse, charognage) et dans les classes d'âge sélectionnées et consommées. Plus la proie est de grande taille, plus l'hyène s'attaque aux jeunes (de taille proportionnellement plus petite). À l'inverse, plus la

proie est petite, plus l'hyène s'intéresse aux individus adultes.

### 4.3 - Représentation squelettique des proies

Les dents isolées, résultat de la fragmentation des crânes et mandibules, sont les éléments squelettiques les plus fréquents car les plus résistants. Afin d'éviter tout biais lié à une sur-représentation, les dents isolées ont été exclues de la distribution squelettique des ongulés. La figure 6 et le tableau 5 présentent la distribution squelettique des petites proies (chevreuil), moyennes (renne, cerf), grandes (mégacéros, cheval, boviné) et très grandes (rhinocéros). Les chevreuils sont faiblement représentés (NR=10 ; NME=8). Le squelette appendiculaire est le seul représenté, avec une majorité d'éléments issus du membre postérieur (NR=6 ; NME=5). Les espèces de taille

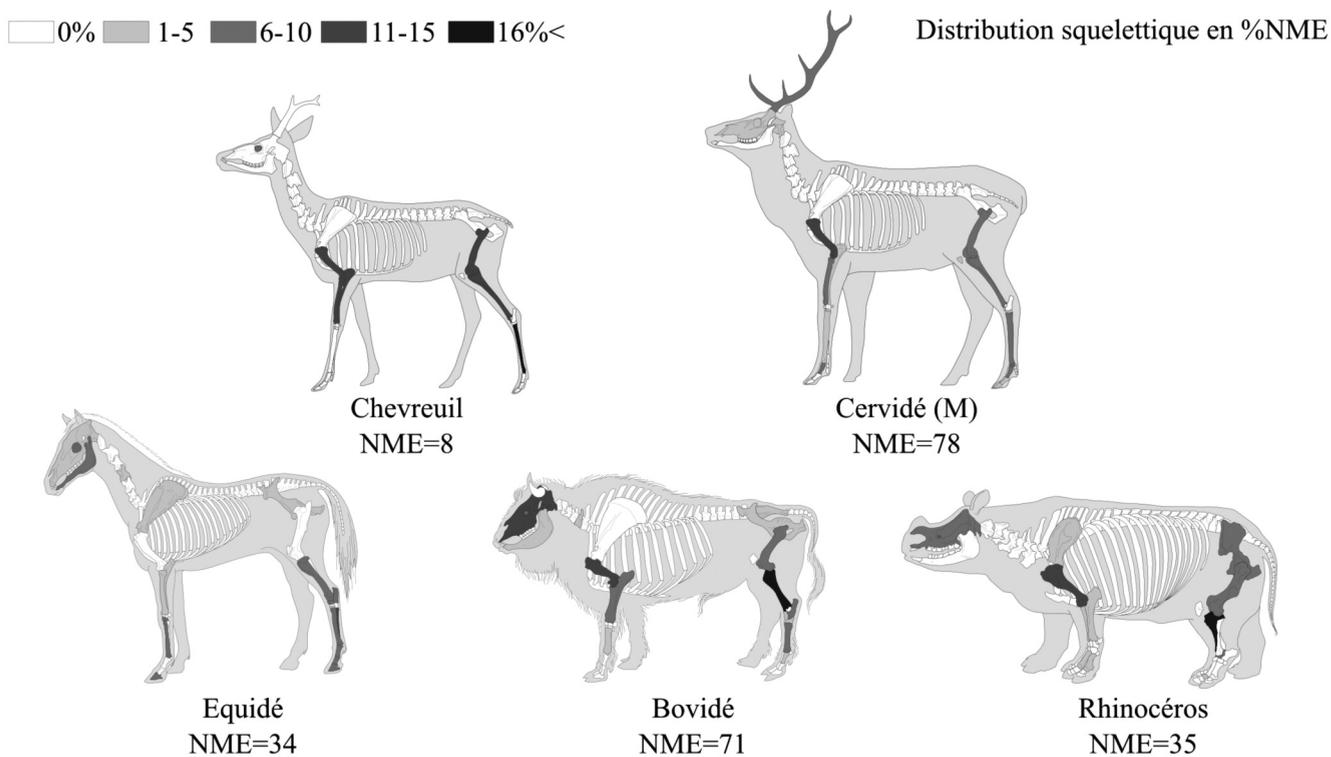
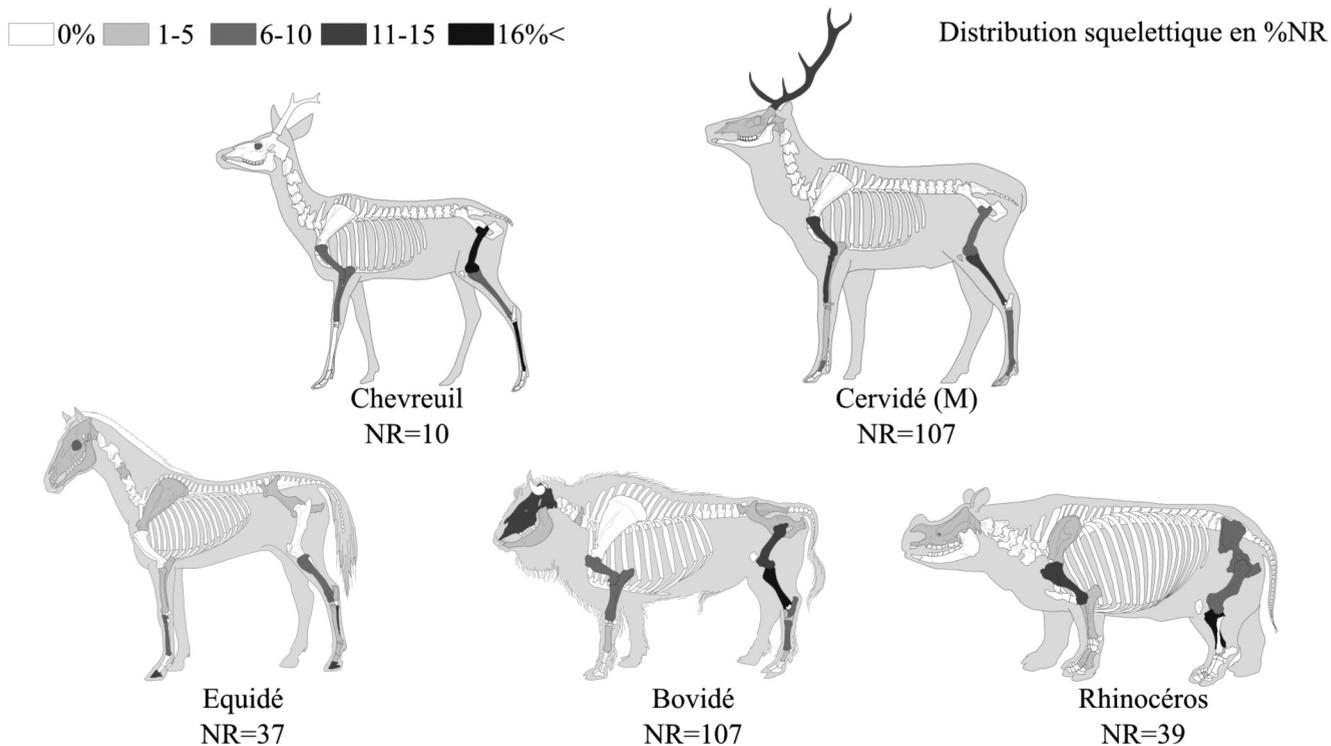


Figure 6 - Distribution squelettique (en %NR et %NME) des proies (chevreuil, grands cervidés, équidé, bovidé, rhinocéros) accumulés dans le repaire de Fouvent (dents isolées exclues). Silhouettes squelettiques par M. Coutureau et collaborateurs (© 1996-2012 ArchéoZoo.org).

Figure 6 - Preys' Skeletal distribution (roe deer, large cervid, equid, bovid, rhinoceros) expressed in %NISP and %MNE (excluding isolated teeth). skeleton profiles drawn by M. Coutureau et alii (© 1996-2012 ArchéoZoo.org).

	Petite proie	Proie moyenne	Grande Proie	Mégaherb.
Bois		15 (14) / 8 (10)		
Crâne		3 (3) / 2 (3)	14 (10) / 11 (10)	2 (3) / 2 (4)
Maxillaire		1 (1) / 1 (1)	1 (<1) / 1 (1)	
Mandibule			3 (2) / 3 (3)	
Cervicale			3 (2) / 3 (3)	1 (2) / 1 (2)
Thoracique				2 (3) / 2 (4)
Sacrum			1 (<1) / 1 (1)	
Scapula			1 (<1) / 1 (1)	1 (2) / 1 (2)
Humérus	1 (10) / 1 (12,5)	14 (13) / 11 (14)	11 (8) / 9 (8)	6 (11) / 5 (11)
Radius	1 (10) / 1 (12,5)	10 (9) / 7 (9)	10 (7) / 5 (5)	3 (5) / 2 (4)
Radio-ulna			1 (<1) / 1 (1)	
Ulna	1 (10) / 1 (12,5)	1 (1) / 1 (1)	3 (2) / 2 (2)	1 (2) / 1 (2)
Carpien		4 (4) / 4 (5)	4 (3) / 4 (4)	
Métacarpe		2 (2) / 2 (3)	6 (4) / 6 (5)	1 (2) / 1 (2)
Pelvis			2 (1) / 2 (2)	5 (9) / 3 (7)
Fémur	2 (20) / 1 (12,5)	9 (8) / 7 (9)	13 (9) / 6 (5)	7 (13) / 5 (11)
Patella		1 (1) / 1 (1)		2 (3) / 2 (4)
Tibia	1 (10) / 1 (12,5)	12 (11) / 7 (9)	26 (18) / 14 (13)	19 (34) / 15 (33)
Calcaneus			8 (5) / 8 (7)	1 (2) / 1 (2)
Talus	1 (10) / 1 (12,5)	2 (2) / 2 (3)	5 (3) / 5 (5)	2 (3) / 2 (4)
Tarsien		2 (2) / 2 (3)	3 (2) / 3 (3)	
Métatarse	3 (30) / 2 (25)	7 (6) / 5 (6)	10 (7) / 8 (7)	
Phalange 1		8 (7) / 6 (8)	4 (3) / 4 (4)	1 (2) / 1 (2)
Phalange 2		5 (5) / 4 (5)	2 (1) / 2 (2)	
Phalange 3		4 (4) / 2 (3)	4 (3) / 3 (3)	
Métapode		7 (6) / 6 (8)	9 (6) / 8 (7)	1 (2) / 1 (2)
<b>Total NR/NME</b>	<b>10 / 8</b>	<b>107 / 78</b>	<b>144 / 110</b>	<b>55 / 45</b>

Tableau 5 - Représentation des éléments squelettiques des Ongulés de petite, moyenne, grande taille et mégaherbivores (NR(%NR) / NME(%NME)).

Table 5 - Skeletal part distribution in small, medium, large-sized ungulates and megaherbivores (NISP(%NISP) / MNE(%MNE)).

moyenne (cerf et renne) présentent une distribution squelettique légèrement différente. Le squelette appendiculaire domine toujours l'assemblage (membre antérieur = 29 %NR, 32 %NME ; membre postérieur = 30 %NR, 31 %NME). Cependant, les éléments crâniens représentent 18 % du matériel (14 %NME). Les bois, à eux seuls, composent 14 % (10 %NME). Les bois de cervidé sont couramment mentionnés dans les repaires du Pléistocène européen (e.g. Camiac in Guadelli 1987 ; Lunel-Viel 1 in Fosse 1994 ; Tournal in Magniez 2010). Leur

présence est d'ailleurs considérée par certains comme un critère de caractérisation du repaire (Buckland 1822 ; Stiner 1991). Quelle que soit l'espèce considérée (cerf, renne, mégacéros), le bois rongé présente systématiquement une modification similaire : la base et le (ou les deux) premier(s) andouiller(s) sont fortement mâchonnés. Le squelette appendiculaire reste majoritaire pour les proies de grande (membre antérieur = 25 %NR, 25 %NME ; membre postérieur = 44 %NR, 44 %NME). Les éléments crâniens (NR=18 ; NME=15) et axiaux (NR=7 ; NME=7)

représentent une part non négligeable de la distribution squelettique (respectivement 13%NR, 14%NME et 4 %NR, 7 %NME). La distribution squelettique des mégafaunes (rhinocéros et mammoth) diffère sensiblement de celle des autres proies : le squelette appendiculaire postérieur domine largement (55 %NR, 54 %NME) ; les squelettes appendiculaire antérieur et axial enregistrent des valeurs relativement proche (respectivement 20 %NR, 19 %NME et 16 %NR, 15 %NME) ; les éléments crâniens sont sous-représentés (3 %NR, 4 %NME). Alors que les travaux antérieurs font état d'une distribution squelettique corrélée à la taille de la proie (e.g. Binford 1981 ; Fosse 1994), à Fouvent les éléments appendiculaires dominent systématiquement et ce, quelle que soit la taille de la proie. Ces distributions squelettiques peuvent refléter un choix du prédateur collectant et consommant préférentiellement les membres, plus riches en matières carnées que les squelettes crâniens et axial (cf. *infra* 5. Discussion).

#### 4.4 - Analyse taphonomique

##### 4.4.1 - Fragmentation des os longs

Nous avons distingué, parmi les 165 os longs (ou fragments) intégrés à cette analyse, six portions osseuses (auxquelles s'ajoutent les éléments complets) : les extrémités proximales ou distales isolées, les extrémités proximales ou distales associées à des éléments diaphysaires, les cylindres de diaphyses, les éclats diaphysaires. Le tableau 6 présente la distribution (NR/NME) et la fréquence (%NR/%NME) de chaque portion pour chaque os long et par groupe spécifique. A partir de ces données, il est possible d'observer i) un traitement différentiel de chaque os considéré ainsi que ii) des variations selon les proies de l'hyène. Les éclats diaphysaires sont les éléments les plus fréquents ; ils représentent de 70 à 92 % du NR et 59 à 86% du NME des os riches en matière carnée (humérus, radius, fémur, tibia). Même s'ils sont bien représentés, les cylindres diaphysaires sont loin d'être les portions les plus fréquentes (4 à 25 %NR ; 7 à 33 %NME). D'une manière générale, tenant compte de la répartition des vestiges au sein des différents niveaux stratigraphiques, la distribution et la fréquence de ces différentes portions calculées à partir du NME ne semblent pas souligner de différence significative avec les données en NR (même s'ils temporisent légèrement ces résultats). Les extrémités sont minoritaires (variation de 4 à 6 %NR et 6 à 8 %NME) et les os complets absents. Les os du métapode (métacarpiens et métatarsiens) présentent une distribution différente : les extrémités proximales avec diaphyses représentent près de 30 % du matériel (29 %NME), les os complets et les éclats diaphysaires près d'un quart chacun, les cylindres sont absents. Le taux de fragmentation des différents os longs est peut-être lié à la quantité de matière carnée disponible sur chaque pièce. La faible quantité de viande portée ou de graisse contenue dans les os du métapode incite l'hyène à ne pas exploiter complètement ces éléments et à les abandonner rapidement. Les proies de moyenne / grande taille (cervidé / équidé-bovidé) suivent le même modèle : pour les os « riches » (en viande, graisse

et moelle), éclats diaphysaires dominants et pour les os du métapode, réduction moindre. En revanche, pour le rhinocéros, la réduction des os est différente. Même si l'échantillon reste assez faible (NR=26, NME=25), les os longs sont moins fragmentés : les cylindres d'humérus (NR=5, NME=5), de fémur (NR=2, NME=2) ou de tibia (NR=13, NME=12) sont fréquents. Cette différence de traitement avec les autres proies semble répondre à la même logique que la distinction entre os « riches » et os du métapode. Même si l'épaisseur de l'os cortical, plus importante chez le rhinocéros, peut jouer un rôle, il n'est pas exclu que la quantité de viande portée par le zeugopode et l'autopode, plus grande que chez les autres taxons, suffise au prédateur induisant une réduction et une fragmentation moins importantes des éléments appendiculaires.

Les rapports épiphyses/diaphyses obtenus pour les os « riches » de chaque classe sont faibles : 0,02 pour les taxons de taille moyenne (cerf et renne), 0,05 pour les grandes proies (chevaux et bovidés) et 0,04 pour le rhinocéros. Ces résultats sont tout à fait comparables au modèle défini par Blumenshine (1988) avec un rapport épiphyse/diaphyse très faible (0,03) dans le cas d'un impact par les carnivores uniquement. La surconsommation des extrémités, riches en graisse, peut expliquer leur sous-représentation. A l'inverse des os « riches » les rapports épiphyses/diaphyses des os du métapode sont nettement plus importants (2,7 pour les proies moyennes et 1,8 pour les grandes) attestant d'une faible exploitation de ces éléments. Ainsi il apparaît que l'hyène de Fouvent opère un choix dans la consommation des éléments anatomiques en fonction de la quantité de matière carnée et de graisse propre à chaque élément osseux. Notons cependant que la surconsommation des extrémités par les carnivores ne constitue pas la règle et dépend de la disponibilité en matière carnée. En ce sens, l'abondance de proies à Djibouti (principalement le cheptel domestique) ne contraint pas l'hyène tachetée actuelle à une exploitation intense des os longs (Fourvel 2012) ; les rapports épiphyses/diaphyses enregistrés dans cinq repaires actuels sont respectivement de 1,07 (Dumali), 1,8 (Heraide), 1 (Yangula Ari) et 1,53 (Oboley).

L'analyse de la fragmentation des os longs selon la méthode de Bunn (1983) s'accorde bien avec l'idée d'une consommation différentielle selon i) le type d'élément considéré (riche ou pauvre) et ii) la taille des proies (fig. 7). Quel que soit le critère considéré (circonférence de la diaphyse, des extrémités, longueur de la diaphyse, avec ou sans extrémité), les os longs des proies de taille moyenne de Fouvent sont fortement fragmentés. La majorité du matériel présente des proportions faibles (circonférence et longueur <1/2). Cette forte fragmentation peut être interprétée comme le résultat d'une surexploitation des éléments appendiculaires des proies de taille moyenne. La quantité de viande portée ne suffisant pas au prédateur, l'hyène fragmente au maximum les os longs pour profiter de leurs qualités nutritives (matière osseuse et moelle). La fragmentation des os longs des grandes proies diffère et semble plus variable selon le critère ou l'os considéré. La

Os	Humérus	
	Cylindre	Eclat
Cervidé		14 / 11
Equidé		
Bovidé	2 / 2	9 / 7
Rhinocérotidé	5 / 5	1 / 1
<b>Total NR / NME</b>	<b>7 / 7</b>	<b>24 / 19</b>
<b>%NR / %NME</b>	<b><u>23 / 27</u></b>	<b><u>77 / 73</u></b>

Radio-ulna		
Prox + d.	Cylindre	Eclat
		10 / 7
		1 / 1
1 / 1		9 / 4
	1 / 1	1 / 1
<b>1 / 1</b>	<b>1 / 1</b>	<b>21 / 13</b>
<b><u>4 / 7</u></b>	<b><u>4 / 7</u></b>	<b><u>92 / 86</u></b>

Os	Fémur		
	Cylindre	Eclat	Dist
Cervidé		8 / 6	1 / 1
Equidé			
Bovidé		13 / 6	
Rhinocérotidé	2 / 2	1 / 1	
<b>Total NR / NME</b>	<b>2 / 2</b>	<b>22 / 13</b>	<b>1 / 1</b>
<b>%NR / %NME</b>	<b><u>8 / 13</u></b>	<b><u>88 / 81</u></b>	<b><u>4 / 6</u></b>

Tibia		
Cylindre	Eclat	Dist + d.
	12 / 7	
	2 / 1	1 / 1
	22 / 12	1 / 1
13 / 12	1 / 1	1 / 1
<b>13 / 12</b>	<b>37 / 21</b>	<b>3 / 3</b>
<b><u>25 / 33</u></b>	<b><u>70 / 59</u></b>	<b><u>6 / 8</u></b>

Os	Métapode					
	Complet	Prox	Prox + d.	Eclat	Dist + d.	Dist
Cervidé	2 / 2	1 / 1	3 / 3	3 / 2	1 / 1	3 / 2
Equidé	3 / 3		2 / 2			
Bovidé	3 / 3		4 / 3	5 / 3	2 / 2	1 / 1
Rhinocérotidé	-	-	-	-	-	-
<b>Total NR / NME</b>	<b>8 / 8</b>	<b>1 / 1</b>	<b>9 / 8</b>	<b>8 / 5</b>	<b>3 / 3</b>	<b>4 / 3</b>
<b>%NR / %NME</b>	<b><u>24 / 29</u></b>	<b><u>3 / 4</u></b>	<b><u>28 / 29</u></b>	<b><u>24 / 18</u></b>	<b><u>9 / 10</u></b>	<b><u>12 / 10</u></b>

Tableau 6 - Représentation (NR/NME et %NR/%NME) des différentes portions d'os long des cervidés, équidés, bovidés et rhinocérotidés de Fouvent.

Table 6 - Distribution of the various long bone portions in cervids, equids, bovids and rhinoceros (NISP/MNE and %NISP/%MNE).

comparaison de la fragmentation enregistrée à Fouvent avec celle du repaire sub-synchrone de Conives (Fourvel 2012) et du gisement pléistocène moyen de Lunel-Viel 1 (Fosse 1994) appelle d'autres commentaires. Ces échantillons présentent un impact différentiel sur la longueur et la circonférence. À Lunel-Viel 1, les circonférences des deux types d'os peu réduites suggèrent un faible éclatement des os. En revanche, les longueurs montrent une réduction plus importante des os riches que des os pauvres (proportion d'os complets plus faible dans le premier type). Même si la fragmentation de Conives semble assez proche de celle enregistrée à Fouvent, elle est néanmoins plus forte. Lunel-Viel 1 se distingue par un taux de fragmentation plus faible.

#### 4.4.2 - Les traces de carnivores

La diversité des traces de consommation produites par les prédateurs est bien connue (e.g. Sutcliffe 1970 ; Binford 1981 ; Brain 1981) et reflète la variété des actions de consommation et la séquence de réduction osseuse (traces d'impact, de raclement, de réduction ou d'ingestion). Le matériel ostéologique de Fouvent présente toute la diversité des traces reconnues (tabl. 7). Notons cependant que malgré la présence d'une série lithique (300 pièces incluant nucléus, outils, éclats), aucune trace d'origine anthropique (stries) n'a été observée sur le matériel ostéologique. L'absence de stries peut être le résultat d'un biais taphonomique (altération des surfaces osseuses)

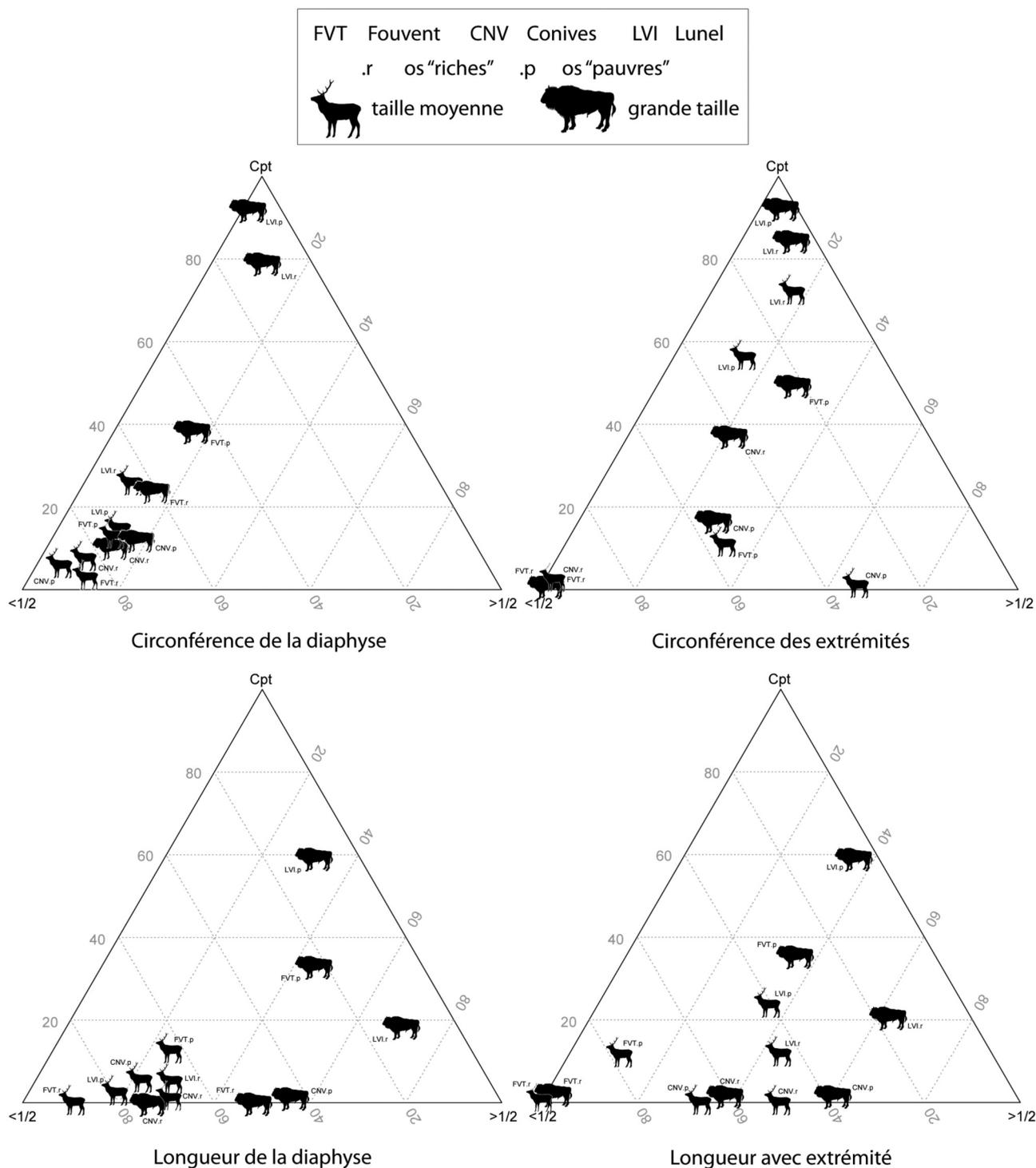


Figure 7 - Fragmentation des os longs « pauvres » et « riches » des proies de moyenne et grande taille dans la grotte de Fouvent et comparaison avec d'autres ensembles Pléistocènes (Lunel-Viel 1 in Fosse 1994 ; Conives in Fourvel 2012).

Figure 7 - «Poor» and «rich» long bone fragmentation of medium-sized and large-sized preys from Fouvent and comparisons with other Pleistocene samples (Lunel-Viel I in Fosse 1994; Conives in Fourvel 2012).

mais peut aussi résulter d'une absence de relation entre le dépôt osseux et le matériel lithique, l'introduction et le mélange de ce-dernier au sein d'un gisement préexistant pouvant relever de nombreux phénomènes extérieurs (Discamps 2011).

Les stigmates laissés par les carnivores affectent 1 811 restes osseux, soit 12,4 %NR observables (dents incluses). Au total, 2166 altérations de surface, produites par les carnivores, ont été décomptées (tabl. 7). Parmi l'ensemble des restes consommés, 489 sont des éléments d'ongulés soit 24 % du total des restes observables des proies-ongulés. Les espèces concernées sont très diversifiées : depuis le renne (NR=31) et le cerf (NR=3) jusqu'au rhinocéros (NR=3) et au mammouth (NR=7). La représentation différentielle de chaque type de trace (*punctures*, *pitting*, *scooping out*, ...) peut être le résultat de différents facteurs. Des causes éco-éthologiques peuvent être à l'origine des différents taux de représentation des traces. L'influence conjointe de la taille du clan, de la disponibilité en proie et d'un potentiel stress alimentaire peut induire une séquence de réduction plus ou moins forte et par conséquent la représentation plus ou moins importante de certaines altérations. En ce sens, la faible importance de traces de frottements de type *furrows* (traces de raclement sur les épiphyses) ou les réductions de type *scooping out* (arrachement d'une partie de l'épiphyse en vue d'une consommation de la *spongiosa*) est sûrement à rapprocher d'une surconsommation des extrémités osseuses. A l'inverse, la représentation dominante des traces d'impact type *pitting* et de fracturation type *fracture scars* – encoche de fracturation – correspond à une exploitation intense du matériel osseux (en particulier la réduction des os longs et la fréquence importante des éléments diaphysaires) qui peut refléter une forme de stress alimentaire contraignant le prédateur à la consommation extrême des restes osseux.

A Fouvent, le taux d'os ingéré est très important (tabl. 7). Cette quantité importante de matériel pose la question de l'origine de ces pièces : coprocénose *versus* régurgitation. En l'absence de coprolithes conservés (liée *a priori* à des problèmes de conservation), il est difficile de mettre en évidence les phénomènes issus uniquement d'une coprocénose. L'examen de l'ensemble du matériel ostéologique (incluant les refus de tamis) met en évidence une sur-représentation des esquilles osseuses de taille inférieure à 30 mm (tabl. 8). Il existe dans le registre moderne une représentation différentielle des fragments osseux (de taille supérieure et inférieure à 3 cm) et esquilles osseuses ingérées : les pièces de grande taille représentent 47 à 67 % d'occurrence dans les régurgitations contre 10 % dans les fèces ; les esquilles sont présentes dans 60 % des régurgitations contre 63 % dans les fèces (Bearder 1977). Il est légitime de penser que les esquilles osseuses de petite taille, fréquentes à Fouvent, résultent d'une coprocénose tandis que les pièces déterminables de plus grande taille proviendraient plutôt de régurgitations. La distribution des longueurs des os ingérés va dans le sens d'une sur-représentation des esquilles inférieures à 30 mm (fig. 8). Sur la base de cette distribution et des observations actualistes, la coprocénose est privilégiée par rapport à la régurgitation.

## 5 - Discussion

L'examen taphonomique de l'accumulation osseuse de Fouvent s'intègre dans la problématique globale de la caractérisation des repaires d'hyènes pléistocènes et de l'impact des grands prédateurs sur un stock osseux. Depuis les travaux fondateurs sur la taphonomie des hyénidés (e.g. Zapfe 1939) et la mise en évidence du rôle de l'hyène dans la formation des ensembles ostéologiques (Thenius 1961), de nombreuses grilles de lecture du repaire se sont

	Impact		Fracturation/Réduction			Frottement
	Punctures	Pitting	Scooping	Crenulated	Fract. Scars	Score/Furrow
NR	44	205	5	16	164	20
%NRD	1,3%	6,0%	0,2%	0,5%	5,0%	0,6%
%NRT	0,3%	1,4%	0,1%	0,1%	1,0%	0,1%
N Traces	81	254	5	16	313	60

Tableau 7 - Représentation des différentes modifications osseuses produites par les hyènes de Fouvent. NRD = Nombre de restes déterminés ; NRT = Nombre de restes total.

Table 7 - Distribution of the different bone modifications resulting of hyenas' consumption.

Crâne	Dent	Carpe/Tarse	Phalange	Os long	Esquille	Autre
29	127	19	22	54	1176	10

Tableau 8 - Représentation des différents éléments squelettiques ingérés.

Table 8 - Distribution of the different ingested skeletal part.

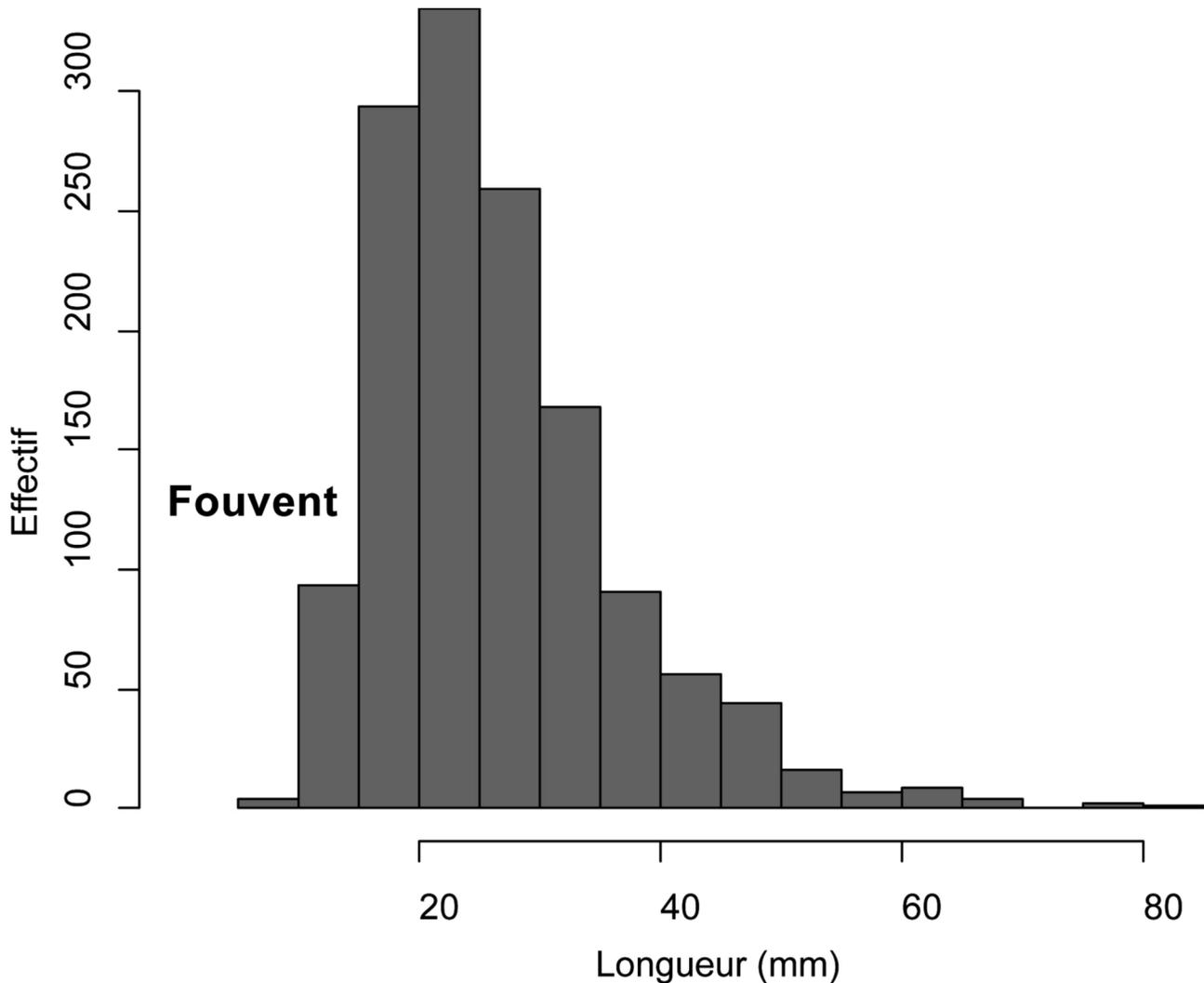


Figure 8 - Distribution des longueurs des os ingérés.

Figure 8 - Length distribution of ingested remains.

développées en vue de caractériser la signature taphonomique du prédateur (Bunn 1983 ; Cruz-Uribe 1991 ; Fosse 1994 ; Pickering 2002 ; Kuhn, Berger, Skinner 2008 ; Discamps 2011). Cependant, aucun de ces travaux - les plus récents en particulier - ne synthétise les caractérisations développées antérieurement (depuis le XIX<sup>e</sup> siècle) et ne discute réellement chaque critère. Pour exemple les travaux menés par T. Pickering (2002) ou B. F. Kuhn et collaborateurs (2008) ne discutent que les grilles de lectures développées par K. Cruz-Uribe (1991) ou M. Stiner (1991) et ne tiennent pas compte des travaux plus anciens (e.g. Buckland 1822) ou francophone (e.g. Fosse 1994). Tandis que la grille définie par Ph. Fosse (1994) est principalement utilisée en Europe de l'Ouest (et en France en particulier), la typologie de K. Cruz-Uribe (1991) est privilégiée par les auteurs anglophones. En outre, les recherches ont montré que l'hyène n'était pas le seul carnivore capable d'interagir avec le stock osseux ; tous les

grands carnivores sont en capacité d'altérer les os (canidé, félinidé, hyénidé, ursidé). Comme le suggèrent les critères de caractérisation du repaire, les espèces de carnivores sont relativement diversifiées au sein des accumulations pléistocènes. Pourtant, les analyses taphonomiques prennent rarement en compte l'impact potentiel de ces autres prédateurs (Brugal 2010).

Si l'analyse du gisement de Fouvent ne peut pas, à elle seule, conduire à caractériser l'impact de chaque intervenant potentiel, elle permet de discuter de la pertinence de certains critères de caractérisation du repaire. Cette étude a permis d'aborder plusieurs aspects fondamentaux, communément présentés dans la littérature traitant des sites à carnivores : i) la structure de population des proies, ii) la distribution squelettique des proies, iii) la fragmentation des os longs et iv) les traces de consommation.

i) La consommation de proies de classes d'âge spécifiques (e.g. juvéniles ou séniles), souvent évoquée pour l'hyène dans la littérature, ne semble pas être une constante dans le registre moderne ou fossile (cf. à Fouvent avec les équidés, Fernandez, Guadelli, Fosse). Selon certains auteurs, les profils de mortalité des proies répondent à une courbe « en U » dite attritionnelle (Buckland 1822 ; Cruz-Uribe 1991) tandis que d'autres les définissent comme très variables et étroitement liés à la taille de la proie (Pickering 2002 ; Discamps 2011 ; Fourvel 2012). L'examen des profils des faunes de Fouvent s'accorde avec l'avis des seconds ; les profils de mortalité sont variables et corrélés à la taille de la proie considérée. Dans cette optique, les restes de rhinocéros adultes de Fouvent sont probablement le fruit de charognage (le rapport entre dépense et gain étant dans ce cas largement en faveur de l'hyène). Dans le registre actuel, lorsque l'hyène tachetée chasse la mégafaune (rhinocéros, éléphant, girafe), elle privilégie les juvéniles (Salnicki *et al.* 2001). La dépense énergétique causée par la chasse d'un ongulé de taille moyenne adulte doit être compensée par la quantité de viande fournie par la proie. Dans le registre fossile, les profils de mortalité établis pour les bovinés, équidés et cervidés des gisements sub-contemporains de Camiac et de La Chauverie (Discamps 2011) ou plus anciens tels que Lunel-Viel 1 (Fosse 1994) attestent bien de cette variabilité vraisemblablement due à des modifications dans les modes de collectes et de prédatons. Ces variations comportementales peuvent être le résultat de nombreux facteurs tels que les conditions environnementales, la disponibilité en proie, la taille et la structure du clan d'hyènes, la durée d'occupation d'un milieu (repaire) ou encore les prédateurs qui entrent en compétition pour l'accès aux mêmes ressources.

ii) L'apport de la distribution squelettique des proies dans l'identification des sites à carnivores a largement été discuté tant par la simple observation de fréquences (Fosse 1994) que par des analyses statistiques plus complexes (Dominguez-Rodrigo & Pickering 2010). Les travaux menés jusque-là ont montré qu'il semblait exister une relation entre la taille de la proie et sa distribution squelettique autorisant une identification du rôle des carnivores (Binford 1981 ; Cruz-Uribe 1991). Pourtant Kruuk (1972) effectue déjà une observation contraire à ce critère. Pickering (2002), à son tour, discute le critère de Cruz-Uribe (1991). Les ensembles actuels de Djibouti que l'un de nous (JBF) a étudié attestent aussi de la variabilité des représentations squelettiques (Fourvel 2012). Le matériel osseux mis au jour à Fouvent ne répond pas non plus à ce modèle ; les éléments appendiculaires sont sur-représentés et ce, sans distinction significative en fonction de la taille de la proie. Cette particularité peut résulter soit des phénomènes taphonomiques post-dépositionnels et de la faible conservation des éléments crâniens et axiaux, plus fragiles, soit des difficultés de détermination anatomique et d'attribution spécifique des éléments du squelette axial, soit d'un trait comportemental propre à l'hyène qui, suite à la prédation et la consommation *in situ*, transporte préférentiellement les éléments du squelette appendiculaire, ou encore iv) d'une combinaison de deux ou plus de ces hypothèses. Pourtant, Les distributions des

ongulés moyens (cervidés) et grands (équidés, bovinés) de la Chauverie (données *in* Discamps 2011) ou des Plumettes (données *in* Beauval et Morin 2010) sont tout à fait comparables à celles de Fouvent. Si les éléments appendiculaires sont les éléments les plus fréquents, et ce quelle que soit la proie, ce fait peut s'expliquer, outre leur richesse en matière carnée, par des impératifs comportementaux. Par exemple, l'hyène rayée actuelle limite la compétition entre prédateurs en rapportant le maximum de restes de proies/carcasses à son repaire (Ilany 1975). En ce sens, la diversité des carnivores rencontrés au cours du Pléistocène supérieur (lion, panthère, loup, dhole, ours) est peut-être à l'origine d'une stratégie adaptative de l'hyène des cavernes en réponse aux risques de compétition avec les autres prédateurs (humains et non-humains).

iii) Les grilles de lecture existantes mettent l'accent sur la présence récurrente des os longs sub-complets, l'abondance des cylindres de diaphyses et une fragmentation faible de ces éléments (Bunn 1983 ; Cruz-Uribe 1991 ; Fosse 1994 ; Pickering 2002 ; Kuhn, Berger, Skinner 2008 ; Discamps 2011). Ces morphotypes de consommation apparaissent, selon ces différents auteurs, comme étant des éléments typiques de l'impact de l'hyène et significatifs d'une occupation par le prédateur. Il est cependant difficile d'attribuer ces morphologies osseuses peu réduites (os sub-complets, cylindres) à la seule hyène. En effet, Binford (1981), Haynes (1980) et Fosse *et al.* (2011) figurent des morphotypes osseux produits par le loup répondant tout à fait aux descriptions de ceux de l'hyène. De plus, l'observation du taux de fragmentation à Fouvent nuance le modèle existant. Les éclats diaphysaires sont largement représentés et caractérisent la réduction osseuse. Le même constat a été fait dans d'autres repaires tels que Bois-Roche (Villa *et al.* 2004) et Conives (Fourvel 2012). Kuhn (2011) observe un taux de fragmentation des os longs tout aussi important chez les hyènes rayées actuelles de Jordanie (75 % d'éclats diaphysaires). Cette fragmentation importante répond probablement à une nécessité de sur-consommation des os en raison d'une biomasse trop faible pour répondre aux besoins des hyènes. La variabilité du taux de fragmentation enregistrée sur différents gisements résulte probablement de différents facteurs écologiques et environnementaux. La distinction entre les sites de phase froide (Fouvent, Bois-Roche et Conives ; forte fragmentation) et de phase tempérée (Lunel-Viel 1 ; faible fragmentation) est peut-être le résultat d'un stress alimentaire. Les contraintes climatiques et environnementales des phases froides induisent une dépense énergétique plus importante et donc une exploitation plus forte du matériel osseux afin de compenser cette dépense. A l'inverse, lors des phases tempérées, malgré une biomasse plus faible (résultant pour partie de la fermeture du milieu), la dépense énergétique moindre en raison de conditions climatiques et environnementales plus favorables n'incite pas le prédateur à une exploitation extrême du matériel osseux.

iv) À ce jour, seule la présence des traces de consommation et parfois leur intensité (en termes de

fréquence de représentation) sont régulièrement mentionnées. Leur association avec les critères précédemment développés a participé à la caractérisation du repaire (Fosse 1994). Cette étude confirme bien l'aspect de la surconsommation osseuse précédemment détaillée. En effet, la forte représentation des traces d'impact de type *pitting* et plus particulièrement celle des encoches de fracturation *lunate-scars* ou *fracture scars* traduit bien l'important degré de réduction osseuse. Par ailleurs, l'examen des os ingérés apporte les premiers éléments de lecture pour ces pièces si particulières et soulève la question de leur origine (régurgitation et coprocénose). Ils contribuent également à la définition de la signature taphonomique du prédateur.

Les grilles de caractérisation du repaire d'hyènes présentent encore de nombreux autres critères telles que la fréquence importante des bois, des coprolithes ou l'abondance des hyénons (Bucland 1822 ; Stiner 1991 ; Fosse 1994). L'examen du matériel de Fouvent participe directement à la mise en évidence de la variabilité des éléments constitutifs du repaire d'hyènes. À Fouvent, aucun coprolithe n'a été mis au jour ; pourtant l'abondance des os digérés suggère une coprocénose et atteste de l'occupation de la cavité par les prédateurs. Si les bois de cervidés rongés sont bien présents, ils restent assez rares (NR=6). Les hyénons, en particulier les individus de moins d'un an (stade 1), sont abondants et semblent définir la fonction de Fouvent comme *nursery den* où les juvéniles sont élevés. Ainsi, l'analyse précise de chaque variable paléocéologique (structures des populations, courbe de mortalité) et taphonomique (fragmentation, traces), tenant compte du contexte géochronologique, climatique et environnementale, autorise la reconnaissance de la fonction principale du site. La présence de matériel lithique (n=300), toute relative en comparaison du matériel paléontologique (n=14977), et l'absence de traces d'origine anthropique minimisent le rôle des communautés humaines dans la mise en place du dépôt. Ces indices de « fréquentations » humaines peuvent tout à fait être le résultat d'une introduction secondaire ou d'un remaniement partiel de l'assemblage et par conséquent, ne peuvent constituer des arguments plaidant en faveur d'une occupation par les groupes humains.

## 6 - Conclusion

Le gisement paléontologique de Fouvent constitue un nouvel exemple de repaire d'hyènes du Pléistocène supérieur. Les observations taphonomiques ont clairement souligné l'originalité de ce type d'assemblage. Les schémas ostéologiques et taphonomiques communément admis pour décrire la relation entre l'hyène des cavernes et ses proies ne trouvent pas nécessairement d'écho dans l'échantillon de Fouvent : la structure de mortalité des ongulés répond à des contraintes autres que la simple sélection des individus les plus faibles (juvéniles et séniles), la distribution squelettique est relativement commune à tous les taxons avec un squelette appendiculaire dominant, la consommation osseuse (morphotype, fragmentation,

traces) est plus forte. Fouvent n'est pas pour autant un cas particulier : de nombreux repaires d'hyènes des cavernes présentent des caractéristiques taphonomiques comparables, comme La Chauverie (Discamps 2011), Camiac (Guadelli 1987), Les Plumettes (Beauval et Morin 2010) ou Conives (Fourvel 2012). Ainsi, ces différences ne semblent pas *a priori* résulter des seuls biais analytiques (méthodes de fouilles) ou taphonomiques (*weathering*). Le recours à l'actualisme est donc nécessaire à la compréhension de ces variations. En effet, le regard croisé entre l'analyse de matériel osseux et les connaissances éco-éthologiques permet de comprendre les dissonances des grilles de caractérisation actuellement utilisées. Comme de nombreux carnivores sociaux, les modes de prédation et de consommation de l'hyène répondent aux contraintes environnementales. Le stress alimentaire et la dépense énergétique induits par des conditions climatiques rigoureuses peuvent pousser l'hyène à une exploitation plus intense des éléments collectés et une réduction plus forte des pièces. La taille des clans pléistocènes, la durée d'occupation du repaire ou encore la saisonnalité des occupations sont des hypothèses encore difficilement saisissables mais qui peuvent avoir une incidence réelle sur le comportement de l'hyène. Par ailleurs, afin de limiter les interactions avec les autres prédateurs, son comportement accumulateur semble s'amplifier. En définitive, la seule analyse d'un repaire pléistocène ne peut répondre ou participer à l'élaboration complète de critères de caractérisation. La comparaison et le recours à l'actualisme participent aussi à la définition des variations taphonomiques et de l'interprétation paléo-éco-éthologique de ces dernières. La confrontation des données issues de l'analyse de Fouvent avec d'autres ensembles pléistocènes et modernes s'inscrit dans cette optique de taphonomie comparée.

## Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier J. Detrey et l'ensemble de son équipe pour l'ensemble des travaux de terrain effectués au début des années 1990. Nous adressons tous nos remerciements au Muséum d'Histoire Naturelle de Dijon ainsi qu'à l'ensemble de son équipe pour avoir facilité les démarches, l'accès et le prêt du matériel osseux de la collection 1842 de Fouvent. Ce travail a été intégré à un travail de thèse de Doctorat (JBF). Nous tenons donc à remercier chaleureusement M. J.-P. Brugal, DR au CNRS, sans qui ce travail n'aurait pu être possible. Nous remercions enfin F. Delpech et C. Daujeard pour leurs différents commentaires constructifs.

## Références bibliographiques

BEARDER S.K. 1977 – Feeding habits of spotted hyaenas in a woodland habitat. *East Africa Wildlife Journal*, 15, p. 263-280.

- BEAUVAL C. et MORIN E. 2010 – Les repaires d'hyènes du Lussacois (Lussac-les-Châteaux, Vienne, France). Apport des sites des Plumettes et des Rochers-de-Villeneuve. In : J. Buisson-Catil & J. Primault (eds) *Préhistoire entre Vienne et Charente. Hommes et sociétés du Paléolithique*, p. 175-189.
- BINFORD L.R. 1981 – *Bones : Ancient men and modern myths*. Academic Press, New York, 319 p.
- BLUMENSCHINE R. J. 1988 – An Experimental Model of the Timing of Hominid and Carnivore Influence on Archaeological Bone Assemblages. *Journal of Archaeological Science*, 15, p. 483-502.
- BOUILLEROT A. 1881 – L'Homme des cavernes et les animaux Quaternaires autour de la Montagne de Marey (Haute-Saône) - Grotte de Fouvent. *Bulletin de la Société d'Agriculture, Sciences et Arts du Département de la Haute-Saône*, 3e série, n° 11, p. 50-66.
- BRAIN C.K. 1981 – *The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy*, University Press, Chicago, 365p.
- BRUGAL J.-P. 2010 – Carnivores pléistocènes (Hyénidés, Canidés, Félidés) dans les grottes du Portugal. *Actas de la 1a Reunion de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica*, Zona arqueológica, 13, p. 92-106.
- BRUGAL J.-P., FOSSE P. & GUADELLI J.-L. 1997 – Comparative study of bone assemblages made by recent and pleistocene hyenids. In : L. A. Hannus, L. Rossum & R. P. Winham (eds) *Proceedings of the 1993 bone modification conference*, Hot Springs, South Dakota, p. 158-187.
- BUCKLAND W. 1822 – Account of an Assemblage of Fossil Teeth and Bones of Elephant, Rhinoceros, Hippopotamus, Bear, Tiger, and Hyaena, and Sixteen Other Animals; Discovered in a Cave at Kirkdale, Yorkshire, in the Year 1821: With a Comparative View of Five Similar Caverns in Various Parts of England, and Others on the Continent. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 112, p. 171-236.
- BUNN H.T. 1983 – Comparative analysis of modern bone assemblages from a San hunter-gatherer camp in the Kalahari Desert, Botswana, and from a spotted hyaena den near Nairobi, Kenya. In : J. Clutton-Brock & C. Grigson (Eds.), *Animals and Archaeology : 1. Hunters and their Prey*, p. 143-148.
- CARTAILHAC E. 1881 – Préhistorique dans les Pyrénées de la Haute-Garonne, p. 730-738. In : A. Leymerie (ed) Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne Ed. Privat, Toulouse, p. 730-738.
- CRUZ-URIBE K. 1991 – Distinguishing Hyena from Hominid Bone Accumulations. *Journal of Field Archaeology*, 18(4), p. 467-486.
- CUVIER G. 1812 – *Recherches sur les Ossements Fossiles de Quadrupèdes*, Deterville, Paris, 682 p.
- CUVIER G. 1825 – *Recherches sur les ossements fossiles*, Paris.
- DEAUJARD C. 2008 – *Exploitation du milieu animal par les Néanderthaliens dans le sud-est de la France*. Lyon : Université Lumière, Archéorient - Environnements et Sociétés de l'Orient ancien, Lyon 2: 510 p.
- DETREY J. 1992 – *L'Abri Cuvier, Fouvent-le-Bas (Haute-Saône)*. Rapport 1992.
- DISCAMPS E. 2011 – *Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : Eléments pour un cadre paléoécologique des sociétés Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest*. Bordeaux : Université Bordeaux 1, Ecole Doctorale Sciences et Environnements, Bordeaux 1 : 438 p.
- DOMINGUEZ-RODRIGO M. & PICKERING T. R. 2010 – A Multivariate Approach for Discriminating Bone Accumulation Created by Spotted Hyenas and Leopards: Harnessing Actualistic Data from East and Southern Africa. *Journal of Taphonomy*, 8(2-3), p. 155-179.
- FERNANDEZ P., GUADELLI J.-L. & FOSSE P. 2006 – Applying dynamics and comparing life tables for Pleistocene Equidae in anthropic (Bau de l'Aubesier, Combe-Grenal) and carnivore (Fouvent) contexts with modern feral horse populations (Akagera, Pryor Mountain). *Journal of Archaeological Science*, 33(2), p. 176-184.
- FOSSE P. 1994 – *Taphonomie Paléolithique : Les grands mammifères de Soleilhac (Haute-Loire) et de Lunel-Viel 1 (Hérault)*. Aix-Marseille : Université de Provence, Laboratoire d'Anthropologie et de Préhistoire des Pays de la Méditerranée Occidentale. Laboratoire de Géologie du Quaternaire, Aix-Marseille I : 318 p.
- FOSSE P. 1995 – Le rôle de l'hyène dans la formation des assemblages osseux : 150 ans de controverses, L'apport des anciens textes de préhistoire et de paléontologie du Quaternaire aux études taphonomiques actuelles. *Paleo*, 7 : p. 49-84.
- FOSSE P. 1997 – Variabilité des assemblages osseux créés par l'hyène des cavernes. *Paleo*, 9, p. 15-54.
- FOSSE P., AVERY G., SELVA N., SMITANA W., OKARMA H., WAJRAK A., FOURVEL J.-B. et MADELAINE S. 2011 – Taphonomie comparée des os longs d'ongulés dévorés par les grands prédateurs modernes d'Europe et d'Afrique (*C. lupus*, *P. brunnea*). In: J.-P. Brugal, A. Gardeisen & A. Zuckner (eds) *Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXI<sup>e</sup> rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*. APDCA, Antibes, p. 127-156.
- FOURVEL J.-B. 2010 – Identifying the Predator: A Cautionary Example. *Journal of Taphonomy*, 8(4), p. 335-336.

- FOURVEL J.-B. 2012 - *Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leur assemblages osseux*. Toulouse : Université de Toulouse-Mirail, Thèse de doctorat, Toulouse 2 : 615 p.
- FOURVEL J.-B. & MWEBI O. 2011 – Hyenas' level of dependence on livestock in pastoralist areas in the Republic of Djibouti and Kenya: relation between prey availability and bone consumption sequence. In: J.-P. Brugal, A. Gardeisen & A. Zucker (eds) *Prédateur dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles. XXXI<sup>e</sup> rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*. APDCA, Antibes, p. 157-176.
- GERVAIS P. 1870 – Restes fossiles du Glouton recueillis en France. *Matériaux pour l'Histoire Primitive et Naturelle de l'Homme et de l'étude du sol, de la faune et de la flore qui s'y rattachent*, sixième année, 2<sup>e</sup> série, p. 284-286.
- GUADELLI J.-L. 1987 – Contribution à l'étude des zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et Interstade würmien). Bordeaux : Institut du Quaternaire Université de Bordeaux 1, Talence, 3 Tomes : 1247 p.
- HAYNES G. 1980 – Evidence of Carnivore Gnawing on Pleistocene and Recent Mammalian Bones. *Paleobiology*, 6(3), p. 341-351.
- ILANY G. 1975 – Hyenas in Israel. *Israel - Land and Nature*, Oct. 1975, p. 10-18.
- KLEIN R.G. & CRUZ-URIBE K. 1983 – The Computation of Ungulate Age (Mortality) Profiles from Dental Crown Heights. *Paleobiology*, 9(1), p. 70-78.
- KRUUK H. 1972 – *The Spotted Hyena : A Study of Predation and Social Behavior*. Wildlife Behavior and Ecology, 335 p.
- KUHN B. 2011 – *Hyaenids: Taphonomy and Implications for the Palaeoenvironment*. Cambridge Scholars Publishing, 220 p.
- KUHN B.F., BERGER L.R. & SKINNER J.D. 2008 – Examining Criteria for Identifying and Differentiating Fossil Faunal Assemblages Accumulated by Hyenas and Hominins using Extant Hyenid Accumulations. *International Journal of Osteoarchaeology*, p. 1-21.
- LOVIS F. 1968 – *Révision de la Faune Fossile de la Grotte de Fouvent le Bas (Haute-Sône)*. Besançon : Université de Besançon, Faculté des Sciences : 76 p.
- MAGNIEZ P. 2010 – Etude paléontologique des Artiodactyles de la grotte Tournal (Bize-Minervois, Aude, France). Etude taphonomique, archéozoologique et paléoécologique des grands Mammifères dans leur cadre biostratigraphique et paléoenvironnemental. Perpignan : Université de Perpignan Via Domitia : 916 p.
- MAGUIRE J. M., PEMBERTON D. & COLLET M.H. 1980 – The Makapansgat Limeworks Grey Breccia: Hominids, hyaenas, hystricids or hillwash? *Palaeontologia Africana*, 23, p. 75-98.
- MICHEL P. 2005 – Un repaire würmien d'hyènes des cavernes: La Grotte d'Unikoté (Iholdy, Pyrénées-Atlantique, France). *Museo de Altamira. Monografías*, 20 (131-150).
- MILLS M.G.L. 1982 – Notes on age determination, growth and measurements of brown hyaenas *Hyaena brunnea* from the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe*, 25, p. 55-61.
- MILLS M.G.L. 1990 – Kalahari hyaenas: the comparative behavioural ecology of two species. Chapman & Hall, London : 304 p.
- NODOT L. 1858-1859 – Une Visite à la grotte de Fouvent (Haute-Saône) : ossements fossiles et débris de l'industrie humaine. *Mémoire de l'Académie Impériale des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Dijon*, Tome VII, Deuxième série, p. 113-143.
- PHILIPPE M. et FOSSE P. 2003 – La faune de la grotte Chauvet (Vallon-Pont-d'Arc) : présentation préliminaire paléontologique et taphonomique. *Paleo*, 15, p. 123-140.
- PICKERING T.R. 2002 – Reconsideration of Criteria for Differentiating Faunal Assemblages Accumulated by Hyenas and Hominids. *International Journal of Osteoarchaeology*, 12, p. 127-141.
- RICHARDSON P.R.K. 1980 – Carnivore Damage to Antelope Bones and its Archaeological Implications. *Palaeontologia Africana*, 23, p. 109-125.
- SALNICKI J., TEICHMANN M., WILSON V.J. & MURINDAGOMO F. 2001 – Spotted hyaenas *Crocuta crocuta* prey on new-born elephant calves in Hwange National Park Zimbabwe. *Koedoe*, 44 (2), p. 79-83.
- STEELE T.E. 2005 – Comparing Methods for Analysing Mortality Profiles in Zooarchaeological and Palaeontological Samples. *International Journal of Osteoarchaeology*, 15, p. 404-420.
- STINER M.C. 1990 – The Use of Mortality Patterns in Archaeological Studies of Hominid Predatory Adaptations. *Journal of Anthropological Archaeology*, 9, p. 305-351.
- STINER M.C. 1991 – The Faunal Remains From Grotta Guattari: A Taphonomic Perspective. *Current Anthropology*, 32 (2), p. 103-117.
- STINER M.C. 1994 – *Honor among Thieves: A Zooarchaeological Study of Neandertal Ecology*. Princeton University Press : 447p.
- SUTCLIFFE A.J. 1970 – Spotted Hyaena: Crusher, Gnawer, Digester and Collector of Bones. *Nature*, 227, p. 1110-1113.

THENIUS E. 1961 – Hyänenfraßspuren aus dem Pleistozän von Kärnten. Ein Beitrag zur Frage der sog. « osteodontokeratischen Kultur » des Australopithecinen (*Hominidae*). *Carinthia II, Naturwissenschaftlicher Verein fuer Kaernten*, p. 88-101.

THIRRIA E. 1828 – Notice sur les grottes d'Echenoz et de Fouvent, sises dans le département de la Haute-Saône, et sur les ossemens fossiles qu'elles renferment. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences*, p. 1-22.

THIRRIA E. 1833 – Statistique Minéralogique et Géologique du Département de la Haute-Saône. Besançon, 465 p.

VILLA P., CASTEL J.-C., BEAUVAL C., BOURDILLAT V. & GOLDBERG P. 2004 – Human and carnivore sites in the European Middle and Upper Paleolithic : Similarities and differences in bone modification and fragmentation. *Revue de Paléobiologie*, 23 (2), p. 705-730.

VILLA P. & MAHIEU E. 1991 – Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution*, 21, p. 27-48.

ZAPFE H. 1939 – Die Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyänen. Die urgeschichtliche Bedeutung der Lebensspuren knochenfressender Raubtiere. *Forsch. u. Fortschr.*, 15, p. 269-270.

