

Université de Montréal

Coévolution des niches écologiques d'*Homo sapiens* et de la guildes des carnivores au
Paléolithique supérieur

Par
Catherine Bouchard

Département d'anthropologie, Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de Maître ès Sciences (M. Sc.)
en Anthropologie

Décembre 2022

© Catherine Bouchard, 2022

Université de Montréal

Département d'anthropologie, Faculté des Arts et des Sciences

Ce mémoire intitulé

**Coévolution des niches écologiques d'*Homo sapiens* et de la guildes des carnivores au
Paléolithique supérieur**

Présenté par

Catherine Bouchard

A été évalué(e) par un jury composé des personnes suivantes

Michelle Drapeau

Président-rapporteur

Julien Riel-Salvatore

Directeur de recherche

Iulia Badescu

Membre du jury

Résumé

Il y a deux millions d'années, les ancêtres d'*Homo sapiens* ont consommé de façon plus soutenue des protéines d'origine animale, ce qui leur a permis d'intégrer la guilde des carnivores, et ainsi marquer durablement le cours de leur histoire évolutive. L'ancienneté du phénomène étant associée à des limites matérielles, le contexte de la dispersion humaine dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne, ainsi que la disponibilité des preuves archéologiques qui lui sont reliées, offre une occasion unique de se pencher sur cette étape importante de l'évolution des membres de la guilde des carnivores et des humains. La dispersion humaine, en tant qu'invasions biologiques, semble avoir mené à des impacts de nature maligne avec des conséquences qui ont affecté la diversité trophique, la compétition et les comportements des membres de la guilde, à la période culturelle associée au techno-complexe gravettien. Les méthodes d'analyses isotopiques ont aussi permis de mettre en lumière des informations permettant de participer à une meilleure compréhension du processus de transition Paléolithique moyen et supérieur et de mesurer l'influence des relations coévolutives intraguilides qui ont pu mener aux processus de domestication.

Mots-clés : coévolution, guilde des carnivores, Paléolithique supérieur, steppe à mammoth, niche écologique, construction de niche, invasion biologique, analyses isotopiques, écologie trophique, domestication

Abstract

Two million years ago, the ancestors of Homo sapiens have increased their protein animal consumption, what it allowed them to join the guild of carnivores, and shaping a lasting way their evolution history. The antiquity of the phenomenon being associated with material limits, the context of human dispersal in the western European mammoth steppe, and the availability of archaeological evidence related to it, offers a unique opportunity to examine the evolution of carnivore guild members and humans. Human dispersal, as biological invasions, appears to have led to the impacts of a malignant nature with consequences that affected trophic diversity, competition, and behaviours of guild members, in the cultural period associated with the technocomplex Gravettian. The isotopic analysis methods have also used to highlight information allowing a better understanding of the Middle and Upper Palaeolithic transition process and to estimate the influence of intraguild coevolutionary relations which may have led to the domestication process.

Keywords: coevolution, carnivore guild, Upper Paleolithic, mammoth steppe, ecological niche, niche construction, biological invasion, isotopic analyzes, ecology trophic, domestication

Table des matières

Résumé.....	3
Abstract.....	4
Table des matières.....	5
Liste des tableaux.....	9
Liste des figures.....	14
Liste des sigles et abréviations.....	21
Remerciements.....	22
Introduction.....	23
Chapitre 1 – Cadre de la recherche.....	25
1.1 La niche écologique.....	25
1.2 La guildes d'alimentation.....	26
1.3 La théorie de la construction de niche.....	29
1.4 La coévolution.....	33
1.4.1 Les relations coévolutives intraguildes.....	35
1.5 La dispersion et les invasions biologiques.....	38
1.6 Les analyses isotopiques stables.....	40
Chapitre 2 – Problématique.....	45
2.2 L'ouest de la steppe à mammoth européenne.....	46
2.3 Les périodes culturelles lithiques.....	48
2.4 La guildes des carnivores au Paléolithique.....	50
Chapitre 3 – Méthodologie.....	54
4.1 Le corpus.....	55

4.1.1 Critères de sélection.....	55
4.2 L'analyse SIBER – Les métriques de Layman.....	55
4.3 L'analyse MixSIAR - Modèles de mélanges isotopiques bayésiens.....	59
4.3.1 Les consommateurs	61
4.3.2 Les stades isotopiques de l'oxygène	61
4.3.3 Facteurs de discrimination trophique.....	62
4.3.4 Tests de diagnostics de la convergence du modèle.....	62
4.3.5 Les sources alimentaires : les clades-sources	63
4.4 Hypothèses de recherche.....	64
4.4.1 Le contexte de la dispersion humaine	65
4.4.1.1 Maintien ou changement de la diversité	65
Hypothèse 1	66
4.4.1.2 Maintien ou augmentation de la compétition.....	66
Les métriques de Layman (NND et SDNND).....	66
Le niveau de chevauchement de l'aire de l'ellipse standard corrigée (\cap SEAc).....	67
Les principales relations coévolutives chez les membres de la guilda (PRC)	68
Hypothèse 2	68
4.4.1.3 Maintien ou changements des comportements.....	68
L'aire de l'ellipse standard corrigée par période culturelle (SEAc périodes).....	69
Les préférences de régime alimentaire des membres de la guilda (PRA)	69
Hypothèse 3	70
4.4.2 La nature de la dispersion selon la période culturelle.....	70
4.4.3 Qu'en est-il du contexte de la prédomestication?.....	71
Chapitre 5 – Résultats	74

5.1 Les mesures de largeur et d'étendue de l'analyse SIBER.....	74
5.1.1 La période culturelle 0 (PC0)	74
La taille des niches isotopiques.....	74
Le chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (n SEAc)	75
5.1.2 La période culturelle 1 (PC1)	80
La taille des niches isotopiques.....	80
Le chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (n SEAc)	81
5.1.3 La période culturelle 2 (PC2)	87
La taille des niches isotopiques.....	87
Le chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (n SEAc)	88
5.1.4 La période culturelle 3 (PC3)	91
La taille des niches isotopiques.....	91
Le chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (n SEAc)	92
5.1.5 L'intensité des chevauchements des aires d'ellipses standards corrigées (n SEAc)	94
5.1.6 Les principales relations coévolutives (PRC)	96
5.1.7 L'aire de l'ellipse standard corrigée par période culturelle (SEAc <i>périodes</i>)	98
5.1.8 Les métriques de Layman.....	104
5.2 Les modèles de mélanges isotopiques bayésiens.....	109
5.2.1 La période culturelle 0 (PC0)	110
5.2.2 La période culturelle 1 (PC1)	115
5.2.3 La période culturelle 2 (PC2)	119
5.2.4 La période culturelle 3 (PC3)	127
5.2.5 Sommaire des préférences de régime alimentaire des membres de la guilde (PRA)	130
Chapitre 6 – Interprétation et discussion	141

6.1 Le contexte de la dispersion humaine	141
6.1.1 Maintien ou changement de la diversité	141
Les étendues des valeurs d'azote (NR)	141
Les étendues des valeurs de carbone (CR).....	142
L'aire totale de la guilde des carnivores (TA)	143
La distance moyenne au centre de masse (CD)	144
6.1.2 Maintien ou augmentation de la compétition.....	144
Les métriques de Layman (NND et SDNND).....	145
L'intensité des chevauchements des aires d'ellipses standards corrigées (\cap SEAc)	146
Les principales relations coévolutives chez les membres de la guilde (PRC)	147
6.1.3 Maintien ou changements de comportements	148
L'aire de l'ellipse standard corrigée par période culturelle (SEAc <i>périodes</i>)	149
Les préférences de régime alimentaire (PRA).....	152
6.4 Redondance, impact et nature.....	155
6.5 Et le contexte écologique prédomestication au sein de la guilde?	161
Conclusion	165
Références bibliographiques.....	168
Références de la base de données.....	196
Annexes	206
Le groupe <i>Canis</i>	208
Le groupe <i>Vulpes</i>	209

Liste des tableaux

Tableau 1. – Périodes culturelles selon le stade isotopique de l’oxygène auxquelles elles appartiennent (Sans objet (s/o) : Période non incluse dans l’analyse en raison d’un échantillon trop petit.)	48
Tableau 2. – La guildes des carnivores selon la période culturelle de la dispersion humaine...	50
Tableau 3. – Listes des espèces selon le clade-source et le stage isotopique de l’oxygène.....	64
Tableau 4. – L’aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes pour la PC0 en ‰ ² .	75
Tableau 5. – L’aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes pour la PC1 en ‰ ² .	81
Tableau 6. – L’aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes pour la PC2 en ‰ ² .	87
Tableau 7. – L’aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes pour la PC3 en ‰ ² .	91
Tableau 8. – Les proportions des niveaux d’intensité du chevauchement en % ainsi que l’écart proportionnel existant entre les scores de la période initiale (PC0) et ceux de la PC1, la PC2 et la PC3.	94
Tableau 9. – Schématisation de l’intensité (élevée et moyenne) des chevauchements pour les membres de la guildes selon les quatre périodes culturelles (l’icône positionnée dans le cadre supérieur est liée à une relation coévolutive d’intensité élevée).....	97
Tableau 10. – Résumé du maintien (✓) ou du changement (✗) de la PRC pour chaque membre de la guildes des carnivores pour la PC1, la PC2 et la PC3.	98
Tableau 11. – L’aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes en ‰ ² ainsi que l’écart proportionnel existant entre les valeurs de la période initiale (PC0) et celles des périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3).	99
Tableau 12. – Maintien (✓) ou changement (✗) de la taille de la SEAc des niches isotopiques pour les périodes culturelles humaines (PC1, PC2 et PC3) par rapport à la taille de la niche d’origine de la PC0 pour les membres de la guildes.....	104

Tableau 13. – Les métriques de Layman à l'échelle de la communauté avec la variation proportionnelle entre les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) et la période initiale (PC0).....	104
Tableau 14. – Tableau des résultats pour la fraction de la contribution protéinique de chaque clade-source selon les membres de la guilda des carnivores pour les quatre périodes culturelles. 124	
Tableau 15. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des <i>Canis</i> pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.....	131
Tableau 16. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des <i>Vulpes</i> pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.....	132
Tableau 17. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des <i>Ursus arctos</i> pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.....	133
Tableau 18. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des <i>Panthera spelaea</i> pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.....	134
Tableau 19. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des <i>Crocota crocota spelaea</i> pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.....	135
Tableau 20. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des <i>Homo neanderthalensis</i> pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.....	136
Tableau 21. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des <i>Homo sapiens</i> pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.....	137
Tableau 22. – Schématisation des préférences de régime alimentaire des membres de la guilda des carnivores pour les quatre périodes culturelles.....	138

Tableau 23. – Équivalence (✓) ou différence (✗) des préférences de régimes alimentaires (PRA) entre la période culturelle 0 et les autres périodes culturelles.....	139
Tableau 24. – Résumé du maintien (H_0) ou du rejet de l’hypothèse neutre (H_1) pour les écarts de l’azote et du carbone (NR et CR), l’aire totale (TA) et la distance moyenne au centre de masse (CD), selon les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3).....	141
Tableau 25. – Résumé du maintien (H_0) ou du rejet de l’hypothèse neutre (H_1) pour la NND et le SDNND, le niveau de α SEAc et la PRC, selon les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3) (*excède le seuil fixé).	145
Tableau 26. – Résumé du maintien (H_0) ou du rejet de l’hypothèse neutre (H_1) pour la SEAc périodes et la PRA, selon les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3). ...	148
Tableau 27. – Résumé du maintien (H_0) ou du rejet de l’hypothèse neutre (H_1) sur la diversité, la compétition et le comportement des membres de la guildes des carnivores pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) (*excède le seuil fixé).	155
Tableau 28. – Compilation de tous les impacts sur les catégories de conséquences selon les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3).	156
Tableau 29. – Les métriques de Layman à l’échelle de la communauté sans les groupes <i>Homo sapiens</i> pour toutes les périodes culturelles.....	157
Tableau 30. – Proportions de l’augmentation de la variation entre la moyenne de l’intervalle de confiance de l’apport protéinique du clade-source <i>Elephantini</i> entre la période initiale (PC0) et la PC2 pour les membres de la guildes des carnivores en %.	158
Tableau 31. – Ensemble des groupes de la recherche selon le niveau taxonomique et la période culturelle.	207
Tableau 32. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes <i>Canis sp.</i> , <i>Canis lupus</i> et <i>Canis lupus familiaris</i> pour la période culturelle 2.	208
Tableau 33. – Résultats du test PERMANOVA pour les groupes <i>Canis sp.</i> , <i>Canis lupus</i> et <i>Canis lupus familiaris</i> pour la période culturelle 3.	208
Tableau 34. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes <i>Vulpes vulpes</i> et <i>Vulpes lagopus</i> pour la période culturelle 0.	209

Tableau 35. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes <i>Vulpes sp.</i> , <i>Vulpes vulpes</i> et <i>Vulpes lagopus</i> pour la période culturelle 1.	209
Tableau 36. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes <i>Vulpes vulpes</i> et <i>Vulpes lagopus</i> pour la période culturelle 2.	210
Tableau 37. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes <i>Vulpes vulpes</i> et <i>Vulpes lagopus</i> pour la période culturelle 3.	210
Tableau 38. – Résultats du test de PERMANOVA pour les clades-sources du stade isotopique de l’oxygène 3 (OIS3) pour l’analyse MixSIAR.....	211
Tableau 39. – Résultats du test de PERMANOVA pour les clades-sources du stade isotopique de l’oxygène 2 (OIS2) pour l’analyse MixSIAR.....	211
Tableau 40. – Les valeurs absolues du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées des niches isotopiques de la période 0 en ‰ ²	212
Tableau 41. – Proportions du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 0 en ‰.	212
Tableau 42. – Niveau de chevauchement pour chaque membre de la guildes des carnivores à la période culturelle 0.	212
Tableau 43. – Les valeurs absolues du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées des niches isotopiques de la période 1 en ‰ ²	213
Tableau 44. – Proportions du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 1 en ‰.	213
Tableau 45. – Niveau de chevauchement pour chaque membre de la guildes des carnivores à la période culturelle 1.	213
Tableau 46. – Les valeurs absolues du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 2 en ‰ ²	214
Tableau 47. – Proportions du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 2 en ‰.	214
Tableau 48. – Niveau de chevauchement pour chaque membre de la guildes des carnivores à la période culturelle 2.	214

Tableau 49. – Les valeurs absolues du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 3 en ‰ ²	215
Tableau 50. – Proportions du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 3 en %.	215
Tableau 51. – Niveau de chevauchement pour chaque membre de la guildes des carnivores à la période culturelle 3.	215
Tableau 52. – Nombre de chevauchement SEAc selon le niveau d’intensité pour les quatre périodes culturelles (n SEAc).	216

Liste des figures

- Figure 1.** – La guildes des carnivores selon des périodes et des lieux géographiques divers (image tirée de Van Valkenburgh 1988).28
- Figure 2.** – Schématisation de cascades trophiques et de la théorie du relâchement du mésoprédateur (image tirée et modifiée de Berger, Gese, et Berger 2008).37
- Figure 3.** – Schématisation des différentes régions (européenne, sibérienne, béringienne de l’Ouest et béringienne de l’Est) de la steppe à mammoth (image tirée de Bocherens 2015). ...47
- Figure 4.** – Graphique bivarié des ellipses standards au maximum de vraisemblance des membres de la guildes des carnivores à la PC0. (*Canis* : ●, *Vulpes* : +, *Ursus arctos* : □, *Panthera spelaea* : X, *Crocota crocuta spelaea* : Δ et *Homo neanderthalensis* : ○)74
- Figure 5.** – Chevauchement de la niche des *Canis* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PC0). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpini*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)76
- Figure 6.** – Chevauchement de la niche des *Vulpes* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PC0). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)76
- Figure 7.** – Chevauchement de la niche des *Ursus arctos* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PC0). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)77
- Figure 8.** – Chevauchement de la niche des *Panthera spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PC0). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)78
- Figure 9.** – Chevauchement de la niche des *Crocota crocuta spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PC0). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)78
- Figure 10.** – Graphique bivarié des ellipses standards au maximum de vraisemblance des membres de la guildes des carnivores à la PC1. (*Canis* : ●, *Vulpes* : +, *Ursus arctos* : □, *Panthera spelaea* : X, *Crocota crocuta spelaea* : Δ, *Homo neanderthalensis* : ○ et *Homo sapiens* : ◇)80

- Figure 11.** – Chevauchement de la niche des *Canis* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1 (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*).....81
- Figure 12.** – Chevauchement de la niche des *Vulpes* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*).....82
- Figure 13.** – Chevauchement de la niche des *Ursus arctos* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*).....83
- Figure 14.** – Chevauchement de la niche des *Panthera spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*)84
- Figure 15.** – Chevauchement de la niche des *Crocuta crocuta spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*).....84
- Figure 16.** – Chevauchement de la niche des *Homo neanderthalensis* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*).....85
- Figure 17.** – Chevauchement de la niche des *Homo sapiens* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*).....86
- Figure 18.** – Graphique bivarié des ellipses standards au maximum de vraisemblance des membres de la guildes des carnivores à la PC2. (*Canis* : ●, *Vulpes* : +, *Ursus arctos* : □, *Panthera spelaea* : X et *Homo sapiens* : ◇)87
- Figure 19.** – Chevauchement de la niche des *Canis* par les membres de la guildes des carnivores à la PC2. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

Figure 20. – Chevauchement de la niche des *Vulpes* par les membres de la guildes des carnivores à la PC2. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)89

Figure 21. – Chevauchement de la niche des *Ursus arctos* par les membres de la guildes des carnivores à la PC2. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)89

Figure 22. – Chevauchement de la niche des *Panthera spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la PC2. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)90

Figure 23. – Graphique bivarié des ellipses standards au maximum de vraisemblance des membres de la guildes des carnivores à la PC3. (*Canis* : ●, *Vulpes* : +, *Ursus arctos* : □, *Panthera spelaea* : X et *Homo sapiens* : ◇)91

Figure 24. – Chevauchement de la niche des *Canis* par les membres de la guildes des carnivores à la PC3. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)
92

Figure 25. – Chevauchement de la niche des *Vulpes* par les membres de la guildes des carnivores à la PC3. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)93

Figure 26. – Chevauchement de la niche des *Panthera spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la PC3. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)93

Figure 27. – Chevauchement de la niche des *Homo sapiens* par les membres de la guildes des carnivores à la PC3. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)94

Figure 28. – Comparaison de l'aire de l'ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des *Canis* en %².99

Figure 29. – Comparaison de l'aire de l'ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des *Vulpes* en %².100

Figure 30. – Comparaison de l’aire de l’ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des <i>Ursus arctos</i> en ‰ ²	101
Figure 31. – Comparaison de l’aire de l’ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des <i>Panthera spelaea</i> en ‰ ²	102
Figure 32. – Comparaison de l’aire de l’ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des <i>Crocuta crocuta spelaea</i> en ‰ ²	102
Figure 33. – Comparaison de l’aire de l’ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des <i>Homo neanderthalensis</i> en ‰ ²	103
Figure 34. – Graphique des valeurs des intervalles d’azote (NR) pour les quatre périodes culturelles en ‰.	105
Figure 35. – Graphique des valeurs des intervalles de carbone (CR) pour les quatre périodes culturelles en ‰.	106
Figure 36. – Graphique des valeurs d’aire totale (TA) pour les quatre périodes culturelles en ‰ ²	107
Figure 37. – Graphique des valeurs de la distance moyenne au centre de masse (CD) pour les quatre périodes culturelles en ‰.	107
Figure 38. – Graphique des valeurs de distance moyenne du plus proche voisin (NND) pour les quatre périodes culturelles en ‰.	108
Figure 39. – Graphique des valeurs de l’écart type de la distance moyenne du plus proche voisin (SDNND) pour les quatre périodes culturelles en ‰.	109
Figure 40. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le <i>Canis</i> pour la PC0.	111
Figure 41. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Vulpes</i> pour la PC0.	112
Figure 42. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Ursus arctos</i> pour la PC0.	112
Figure 43. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Panthera spelaea</i> pour la PC0.	113

Figure 44. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Crocota crocuta spelaea</i> pour la PC0.	114
Figure 45. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Homo neanderthalensis</i> pour la PC0.	114
Figure 46. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Canis</i> pour la PC1.	115
Figure 47. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Vulpes</i> pour la PC1.	116
Figure 48. –	Boite à moustaches des intervalles confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Ursus arctos</i> pour la PC1.	116
Figure 49. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance du groupe des <i>Panthera spelaea</i> pour la PC1. 117	117
Figure 50. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Crocota crocuta spelaea</i> pour la PC1.	118
Figure 51. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Homo neanderthalensis</i> pour la PC1.	118
Figure 52. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Homo sapiens</i> pour la PC1.	119
Figure 53. –	Boites à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Canis</i> pour la PC2.	120
Figure 54. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Vulpes</i> pour la PC2.	125
Figure 55. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Ursus arctos</i> pour la PC2.	126
Figure 56. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Panthera spelaea</i> pour la PC2.	126
Figure 57. –	Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Homo sapiens</i> pour la PC2.	127

Figure 58. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Canis</i> pour la PC3.....	128
Figure 59. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Panthera spelaea</i> pour la PC3.....	128
Figure 60. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe <i>Homo sapiens</i> pour la PC3.....	129
Figure 61. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par les groupes <i>Vulpes</i> (à gauche) et <i>Ursus arctos</i> (à droite) pour la PC3.	130
Figure 62. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des <i>Canis</i> au cours des quatre périodes culturelles.	131
Figure 63. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des <i>Vulpes</i> au cours des quatre périodes culturelles.	132
Figure 64. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des <i>Ursus arctos</i> au cours des quatre périodes culturelles.	133
Figure 65. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des <i>Panthera spelaea</i> au cours des quatre périodes culturelles.	134
Figure 66. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des <i>Crocota crocota spelaea</i> au cours des quatre périodes culturelles.	135
Figure 67. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des <i>Homo neanderthalensis</i> au cours des quatre périodes culturelles.	136
Figure 68. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des <i>Homo sapiens</i> au cours des trois périodes culturelles (PC1, PC2 et PC3).	137
Figure 69. – Proportions des niveaux d'intensité des relations coévolutives selon le membre de la guildes des carnivores pour toutes les périodes culturelles. (Ca : <i>Canis</i> , Vu : <i>Vulpes</i> , Ua : <i>Ursus</i>	

arctos, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*). 163

Figure 70. – Test de normalité pour variables bivariées Mardia prérequis pour l’analyse SIBER. 211

Figure 71. – Diagramme matriciel diagnostique résumant les dépendances statistiques entre différentes sources de protéines au stade isotopique de l’oxygène 3. (Les cases dans le triangle supérieur sont une schématisation de la manière dont les paires des distributions postérieures sont corrélées, et dans les cases du triangle inférieur, les valeurs réelles de ces corrélations.) 217

Figure 72. – Diagramme matriciel diagnostique résumant les dépendances statistiques entre différentes sources de protéines au stade isotopique de l’oxygène 2. (Les cases dans le triangle supérieur sont une schématisation de la manière dont les paires des distributions postérieures sont corrélées, et dans les cases du triangle inférieur, les valeurs réelles de ces corrélations.) 218

Liste des sigles et abréviations

δ : delta

‰ : partie pour mille

n SEAc : Le chevauchements des aires d'ellipses standards corrigées

CD : distance moyenne au centre de masse (ou centroïde)

CR : étendue des valeurs de carbone

ka : mille années

NR : étendue des valeurs d'azote

Ma : million années

NND : distance moyenne du plus proche voisin

OIS : Stade isotopique de l'oxygène

PC0 : période culturelle 0 (période initiale associée au contexte pré-invasion biologique)

PC1 : période culturelle 1 (associé au techno-complexe aurignacien)

PC2 : période culturelle 2 (associé au techno-complexe gravettien)

PC3 : période culturelle 3 (associé au techno-complexe magdalénien)

PRA : proportion du régime alimentaire

PRC : principales relations coévolutives

SEAc : aire de l'ellipse standard corrigée

SEAc *périodes* : aire de l'ellipse standard corrigée par période culturelle

SDNND : écart-type de la distance moyenne du plus proche voisin

TA : Aire totale

Remerciements

Je désire d'abord remercier mon directeur, Julien Riel-Salvatore, de m'avoir accompagné à travers l'élaboration de ce projet. Je me sens particulièrement privilégiée d'avoir pu travailler sur un sujet qui me passionne, et pour cela, j'en suis doublement reconnaissante.

J'aimerais adresser mes sincères remerciements aux membres du jury, Michelle Drapeau et Iulia Badescu, pour leur lecture attentive de ce mémoire, ainsi que pour les commentaires et conseils qu'elles m'ont adressés.

Je remercie le Conseil de recherches en sciences humaines (CRSH) pour le financement de cette recherche.

Je tiens aussi à transmettre toute ma gratitude à Claire St-Germain pour sa participation à la première mouture de ce projet de mémoire, ainsi que pour la relecture de mon travail.

La réalisation de ce travail n'aurait pas été possible sans le support de mon amoureux, Jean-Frédéric, qui m'a permis de parvenir au bout de cette aventure.

Introduction

Il y a au moins deux millions d'années, les ancêtres des *Homo sapiens* ont consommé de façon plus soutenue des aliments d'origine animale (Blumenschine, Cavallo, et Capaldo 1994; Milton 2003; McPherron, Alemseged, et al. 2010; Balter, Braga, et al. 2012) ce qui leur a permis d'intégrer la guildes des carnivores, et ainsi marquer durablement le cours de leur histoire évolutive (Lewis 1997; Brantingham 1998; Stiner 2002; Brugal et Fosse 2004).

L'ancienneté de ce phénomène rend ce dernier difficile à étudier (Brantingham 1998), mais la disponibilité du matériel archéologique de la période de la dispersion d'*Homo sapiens* dans l'ouest de la steppe à mammouth européenne au Paléolithique supérieur, offre la possibilité de mieux comprendre les impacts de celui-ci sur la guildes des carnivores. En effet, le foisonnement des études isotopiques des dernières années (Richards 2019; Britton et Richards 2020) a permis de bâtir une base de données rassemblant des renseignements sur les faunes des périodes pré et post-dispersion. Cela représente une occasion de constater rétrospectivement de l'impact de l'intrusion de la guildes des carnivores grâce à des preuves archéologiques, zooarchéologiques et écologiques, à l'écologie des invasions biologiques et des réseaux trophiques, ainsi qu'aux méthodes d'analyses isotopiques du carbone et de l'azote (Jackson, Wasserman, et al. 2017; McCue, Javal, et al. 2020).

Ainsi, le but de cette recherche est de connaître la nature et l'impact de la dispersion humaine, mais aussi de comprendre comment les cultures associées aux différents techno-complexes du Paléolithique supérieur ont pu influencer ou pas la guildes des carnivores de l'ouest de la steppe à mammouth européenne. Cela est important, car les résultats pourraient démontrer comment celle-ci a pu mener à des modifications de la diversité trophique de la guildes et de ses dynamiques compétitives, ainsi qu'à des changements comportementaux chez les espèces locales (Vermeij 2005; Layman, Quattrochi, et al. 2007; Jackson, Wasserman, et al. 2017). En plus, l'étude des relations coévolutives intraguildes permettra de mettre en lumière le contexte écologique précédant les événements de domestication, ce qui pourrait aussi participer à une meilleure compréhension du phénomène.

Dans le chapitre qui suit, les assises théoriques, sur lesquelles la présente recherche s'édifie, seront explicitées. La première partie du cadre de la recherche sera consacrée à définir les concepts de niche écologique, de guildes d'alimentation et de coévolution, en même temps que de décrire les approches théoriques de la construction de niche et des invasions biologiques; des notions qui permettront de saisir du caractère complexe de la dispersion humaine. Finalement, les méthodes d'analyses isotopiques, qui seront utilisées pour décrire les dynamiques au sein de la guildes des carnivores à travers les trois périodes culturelles dominantes de la dispersion humaine, seront exposées et détaillées à travers leurs historiques, leurs applications, ainsi que par la signification de leurs résultats.

Ensuite, le contexte entourant la dispersion humaine sera exploré par les stades isotopiques de l'oxygène, les paysages de l'ouest de la steppe à mammoth européenne et par les caractéristiques de la guildes des carnivores. Les grandes périodes culturelles telles que l'aurignacienne, la gravettienne et la magdalénienne – des techno-complexes du Paléolithique supérieur – seront aussi présentées. Il sera question, entre autres, de ce que les sciences archéologiques ont pu identifier au cours des années, comme étant les espèces préférablement consommées par chacune des économies de subsistance humaines de cette étude.

Dans le chapitre 3, la question et les hypothèses de recherche seront contextualisées, avant de présenter les résultats des analyses isotopiques. Dans le dernier chapitre, ces mêmes résultats seront interprétés et une discussion sur ces derniers y sera faite. Ce projet terminera par une énumération des points saillants de la recherche et les aspects qui devraient être examinés à travers des études futures.

Chapitre 1 – Cadre de la recherche

1.1 La niche écologique

Charles Elton décrivait, dès 1927, la niche écologique d'une espèce comme l'espace partiellement abstrait occupé par l'animal dans sa communauté, la relation qu'il entretient avec sa nourriture et ses prédateurs (relations trophiques), mettant de ce fait l'accent sur l'influence qu'une espèce a sur son environnement, et non seulement sur ses caractéristiques physiques comme on l'abordait à son époque. En effet, le terme niche était généralement employé pour décrire l'espace physique occupé, le type d'aliments consommés et les adaptations physiques qui avaient suivi la spécialisation alimentaire; une niche pouvait donc être habitée par une ou plusieurs espèces en compétition, être abandonnée par celles depuis adaptées à une nouvelle niche, ou être laissée vacante par des organismes disparus (Elton 1927; Leibold 1995; Colwell et Rangel 2009). En d'autres termes, une niche écologique est évidemment caractérisée par la taille et les habitudes alimentaires d'une espèce comme on le pensait déjà, mais pour Elton (1927), substantiellement aussi, par la réunion de toutes les conditions environnementales auxquelles les organismes participent, principalement par des interactions trophiques, et qui les unissent aux espèces des autres paliers de la chaîne alimentaire (Leibold 1995). Cette façon de conceptualiser la niche écologique met donc l'accent sur les effets d'une espèce sur l'environnement et sur les impacts à court terme de l'utilisation des ressources que l'animal amène, et permet d'inclure plus de facteurs que la nourriture consommée (la niche alimentaire) (Elton 1927; Leibold 1995).

Quant à George Evelyn Hutchinson inspiré par les écrits d'Elton (Colwell et Rangel 2009), il caractérisa en 1957, la niche écologique comme un volume, avec n dimensions, représenté dans l'espace niche et où les arêtes désignent les variables environnementales que rencontre un organisme dans une communauté écologique donnée. Il ne s'agit plus d'un espace physique comme on le conceptualisait avant Elton, mais bien un espace partiellement abstrait, où on retrouve ces variables environnementales indépendantes, abiotiques ou biotiques, et qui peuvent être le type de nourriture consommée, l'aire de répartition, le biotope occupé (marais, grotte), le moment de la journée ou de la saison où se déroulent les activités de l'organisme (saison, climat, diurne/nocturne), les prédateurs et les parasites en présence, ainsi qu'un

amalgame de toutes autres conditions jusqu'à l'obtention d'un hypervolume qu'il nomme la niche fondamentale (Hutchinson 1957; Leibold 1995; Colwell et Rangel 2009). Cette niche fondamentale englobe toutes les propriétés écologiques qu'un organisme exploite pour une durée prolongée avec avantage dans un environnement donné qui lui permettra de prospérer indéfiniment, ce qui signifie que pour Hutchinson, chaque espèce a sa propre niche écologique et que bien que certaines d'entre elles puissent démontrer des adaptations semblables, toutes évoluent dans une niche qui leur est propre (Hutchinson 1957; Colwell et Rangel 2009). Ce qui importe dans cette définition, c'est qu'Hutchinson, marque une distinction plus claire que l'a fait Elton entre le monde physique (le biotope) et la niche écologique (l'espace abstrait), en plus de mettre au premier plan la façon dont les organismes répondent et s'adaptent aux exigences de l'environnement (Hutchinson 1957; Root 1967; Leibold 1995; Bearhop, Adams, et al. 2004; Colwell et Rangel 2009).

Considérant ces deux définitions, la niche écologique sera considérée, dans le cadre de cette recherche, comme un espace abstrait, qui regroupe à la fois les impacts qu'une espèce génère sur son environnement ainsi que les exigences que ce dernier lui impose. Comme il a été possible de le constater, une niche écologique comprend plusieurs variables environnementales dont les axes forment un espace multidimensionnel occupé par une espèce en particulier dans l'espace de niche. Cet espace multidimensionnel est composé par des axes de niche scénopoétique (les variables non interactives), qui indiquent le stade bioclimatique dans lequel un organisme évolue, et des axes de niche bionomique, qui représentent les ressources consommées par ces derniers (Hutchinson 1978; Newsome, Martinez del Rio, et al. 2007); ces modalités écologiques seront soumises à l'étude à travers des analyses isotopiques, comme il sera possible de le rendre contre plus tard dans ce même chapitre.

1.2 La guilde d'alimentation

Une guilde est une communauté d'alimentation, où un groupe d'espèces d'un même habitat profite du même type de ressource environnementale (Jaksić 1981) de la même manière, sans nécessairement tenir compte de la relation taxonomique qui les unit, mais qui aurait des besoins de niche qui se chevauchent (Root 1967; Simberloff et Dayan 1991). Ainsi, les membres

d'une même guildes sont des groupes d'espèces d'une même communauté ayant des rôles écologiques très semblables, mais qui ne partagent pas nécessairement la même niche écologique (Root 1967; Simberloff et Dayan 1991).

Pour Richard B. Root qui a décrit le terme en 1967, l'essentiel du concept réside dans le fait qu'il amène comme sujet d'intérêt, les relations concurrentielles entre toutes les espèces sympatriques impliquées. Root (1967) croyait que tous les membres d'une guildes étaient façonnés par l'adaptation à la même classe de ressources, mais aussi par la compétition qu'ils se livrent entre eux. Cela a pour conséquence d'amener les espèces, sous les pressions de concurrence interspécifique, à se spécialiser, et ainsi limiter leur espace de niche pour devenir plus efficace, ou bien sous l'influence de la rivalité intraspécifique, à exploiter les ressources de l'environnement de façon plus généralisée, et ce, en occupant une surface de niche plus grande (Svärdson 1949; Bearhop, Adams, et al. 2004).

Le concept de guildes se démarque par l'importance qu'il accorde à cette concurrence interspécifique dans la structuration des communautés ainsi qu'au rôle fonctionnel – le modèle d'exploitation déployé par une espèce – que revêt un organisme dans sa communauté. Dans la théorisation du concept de niche, le rôle fonctionnel d'un organisme est représenté par l'axe bionomique, qui fait référence aux conditions environnementales *générées* (impact environnemental de l'organisme par ses activités) (Elton 1927; Hutchinson 1957; Root 1967; Simberloff et Dayan 1991; Newsome, Martinez del Rio, et al. 2007).

Au niveau de la recherche, il a été observé qu'un même type de guildes peut se retrouver dans plusieurs communautés distinctes, ce qui permet de faire des études comparatives entre différents écosystèmes (Root 1967; Simberloff et Dayan 1991) comme les communautés de carnivores actuelles et anciennes (Van Valkenburgh 1984, 1985, 1988).

De ces faits, la guildes des carnivores sera définie comme l'a conceptualisé la paléontologue Blaire Van Valkenburgh, à travers ses contributions scientifiques sur les carnivores actuels et passés (Van Valkenburgh 1984, 1985, 1988, 1989; Van Valkenburgh et Koepfli 1993; Van Valkenburgh 2007; Van Valkenburgh, Hayward, et al. 2016). En effet, selon elle, une guildes des carnivores comprend un ensemble de prédateurs terrestres mammaliens de plus de 7 kg – assurant la

préservation des restes – existants ou disparus, qui prennent des proies et qui peuvent aussi se concurrencer pour l'accès aux prises des autres (Van Valkenburgh 1984, 1985, 1988, 1989). À titre d'exemple, Van Valkenburgh (1984, 1985, 1988) a comparé les guildes de carnivores actuelles, comme celle du Serengeti et de Yellowstone, à celles des paléoguildes aussi anciennes que celle du Orellan; un stade faunique d'Amérique du Nord daté entre 34 à 32 Ma avant aujourd'hui (**Figure 1**). La guildes des carnivores est composée de trois catégories alimentaires fondamentales, dont l'hypercarnivorie qui est associée à un apport de plus de 70% de tissus animaux, à la mésocarnivorie qui comprend les espèces dont le régime alimentaire est composé de 50 à 70% de vertébrés et finalement, l'hypocarnivorie qui compte moins de 30% de produit animal dans leur alimentation (Van Valkenburgh 1988, 2007). Pour cela, les omnivores seront considérés, pour les biens de cette recherche comme des carnivores qui s'alimentent à différents niveaux trophiques à la fois (Begon, Townsend, et Harper 2006), ce qui fait d'eux des mésocarnivores ou des hypocarnivores, dépendamment de la quantité de tissus animaux consommée.

Serengeti	Yellowstone
Lion, <i>Panthera leo</i>	Puma, <i>Puma concolor</i>
Leopard, <i>P. pardus</i>	Lynx, <i>Lynx canadensis</i>
Cheetah, <i>Acinonyx jubatus</i>	Bobcat, <i>Lynx rufus</i>
Caracal, <i>Caracal caracal</i>	Wolf, <i>Canis lupus</i>
Serval, <i>Felis serval</i>	Coyote, <i>Canis latrans</i>
Wild dog, <i>Lycaon pictus</i>	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i>
Blackbacked jackal, <i>Canis mesomelas</i>	Wolverine, <i>Gulo gulo</i>
Golden jackal, <i>C. aureus</i>	Badger, <i>Taxidea taxus</i>
Sidestriped jackal, <i>C. adustus</i>	Black bear, <i>Ursus americanus</i>
Spotted hyaena, <i>Crocuta crocuta</i>	Grizzly bear, <i>Ursus arctos</i>
Striped hyaena, <i>Hyaena hyaena</i>	
Ratel, <i>Mellivora capensis</i>	
Civet, <i>Civettictis civetta</i>	
	Malaysia
	Tiger, <i>Panthera tigris</i>
	Leopard, <i>P. pardus</i>
	Clouded leopard, <i>Neofelis nebulosa</i>
	Temminck's cat, <i>Felis temmincki</i>
	Fishing cat, <i>F. viverrina</i>
	Dhole, <i>Cuon alpinus</i>
	Binturong, <i>Arctictis binturong</i>
	Civet, <i>Viverra megaspila</i>
	Orellan
Hemphillian	
<i>Machairodus coloradensis</i>	<i>Hoplophoneus occidentalis</i>
<i>Pseudaelurus hibbardi</i>	<i>H. primaevus</i>
<i>Adelphailurus kansensis</i>	<i>Dinictis felina</i>
<i>Felis proterolyncis</i>	? <i>Eusmilus dakotensis</i>
<i>Canis davisi</i>	<i>Daphoenus vetus</i>
<i>Vulpes stenognathus</i>	<i>D. hartshornianus</i>
<i>Osteoborus cyonoides</i>	<i>Mesocyon sp.</i>
<i>Plesiogulo marshalli</i>	<i>Hyaenodon horridus</i>
<i>Agriotherium schneideri</i>	<i>H. crucians</i>
<i>Arctonasua fricki</i>	

Figure 1. – La guildes des carnivores selon des périodes et des lieux géographiques divers (image tirée de Van Valkenburgh 1988).

Puisque les limites circonscrivant l'association à une guildes doivent être quelque peu arbitraires (Simberloff et Dayan 1991), les affiliés de la guildes des carnivores du présent travail sont des

membres des ordres Carnivores et Primates qui consomment des tissus issus des faunes herbivores des stades isotopiques de l'oxygène 3 et 2 du Paléolithique supérieur.

1.3 La théorie de la construction de niche

Comme il a été mentionné précédemment, la niche écologique avait été représentée comme un espace, qui pouvait être occupé, parfois par un seul ou plusieurs organismes, mais qui pouvait néanmoins être laissé vacant. Pour Richard C. Lewontin (1978), cette façon de définir le concept ne permettait pas de rendre compte de tous les paramètres de ce dernier; l'environnement existant avant la venue des espèces, les organismes ne font pas l'essai de l'une de ces niches inoccupées, ni même ne s'y greffent, mais seraient plutôt responsables de leur édification (Lewontin et Levins 1997; Lewontin 2001).

Pour lui, la niche écologique devrait être définie par toutes ses dimensions, dont l'entièreté de l'environnement, jusqu'au mode de vie de l'organisme en question (Lewontin 1978; Lewontin et Levins 1997; Lewontin 2001). Ces dimensions comprennent, comme l'avait déjà identifié Elton (1927) et Hutchinson (1957), pas seulement des considérations alimentaires, mais aussi des facteurs biologiques, tels le type et la quantité de ressources disponibles, les parasites et les prédateurs présents et des facteurs physiques, comme le cycle des saisons et des pluies, etc., cependant ici, l'accent est mis sur les facteurs comportementaux qui regroupent les relations trophiques, comme elle avait été conceptualisée auparavant (Elton 1927), et de façon plus importante sur les activités quotidiennes, les déplacements saisonniers, les organisations sociales, etc. (Lewontin 1978; Lewontin et Levins 1997; Lewontin 2001).

La conception d'un environnement dit inaltéré, intouché ou même intact, serait une abstraction, puisqu'en permanence les organismes réorganisent et transforment leur milieu, créant et consommant leurs propres ressources et produisant de ce fait des déchets qui sont toxiques pour les autres, mais également pour eux-mêmes (Lewontin et Levins 1997; Lewontin 2001). Les organismes n'existent pas sans l'environnement, mais il n'y a pas non plus d'environnement sans organismes; le monde physique représente des occurrences sur lesquels des environnements peuvent apparaître : autant que l'environnement est le produit des organismes, que les

organismes sont les fruits de l'environnement (Lewontin 1978; Lewontin et Levins 1997; Lewontin 2001).

Toujours selon Lewontin (1978), il y aurait une interaction constante entre l'organisme et l'environnement, une codétermination qui aurait pour conséquence d'amener ces derniers à coévoluer; en même temps que l'organisme évolue sous l'influence des dynamiques de sélection naturelle qui prévalent dans son environnement, il modifie, par ses activités, ces mêmes circonstances environnementales qui agiront à nouveau sur lui et ainsi de suite (Lewontin et Levins 1997; Lewontin 2001). Par leurs activités vitales – leur construction d'environnement – les organismes déterminent les facteurs externes et influencent la fréquence des phénomènes affectant leur niche écologique et du même coup celles des autres qui sont comprises sous son chevauchement (Lewontin 1978; Lewontin et Levins 1997; Lewontin 2001).

Ce qui rendait cette définition du concept de niche écologique innovante, c'est ce pouvoir qui est reconnu à l'organisme d'influencer son parcours évolutif; il ne s'agit plus seulement d'attendre les aléas de la sélection naturelle, la mutation ou la dérive génétique pour activer les mécanismes d'adaptation; les espèces sont l'un de ces moteurs participant activement à leur propre évolution à travers leurs activités de construction d'environnement : la théorie de la construction de niche permet de mettre en lumière les autres influences qui peuvent façonner le développement d'un organisme et la manière dont il interagit avec le monde, tel le legs de connaissances et de ressources matérielles, ainsi que d'autres influences environnementales qui n'étaient pas intégrées à l'interprétation dominante (Odling-Smee 1988; Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Laland et O'Brien 2010).

Selon F. John Odling-Smee et ses collègues (1996, 2003), la théorie de la construction de niche est définie comme un processus par lequel les organismes vivants ou décédés modifient et/ou détruisent, localement ou globalement, et ce, sur une période continue, leur environnement biotique et abiotique, par leur métabolisme, leurs activités et leurs choix. C'est un processus évolutif concret et puissant, au même titre que la dérive génétique, la mutation et la sélection naturelle (Odling-Smee 1988; Odling-Smee, Laland, et Feldman 1996, 2003; Odling-Smee et Laland 2011).

L'ingénierie des écosystèmes, une conséquence du processus de construction de niche (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003), est considérée dans les études en écologie des communautés ou des écosystèmes, comme le mécanisme par lequel les organismes influencent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour eux-mêmes, mais aussi pour d'autres espèces, en amorçant des changements physiques dans l'environnement biologique et physique, en créant, modifiant et stabilisant des habitats (Jones, Lawton, et Shachak 1994, 1997; Jones et Lawton 1995), tandis qu'en biologie évolutive et en génétique des populations, les deux concepts sont plutôt considérés comme des synonymes (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Laland et O'Brien 2010). Ce qui fondamentalement distingue les deux concepts, c'est que le processus de construction de niche doit absolument impliquer des changements écologiques qui perdureront et qui amèneront la modification d'au moins une pression de sélection naturelle, pour une population au minimum dans un environnement avec obligatoirement une conséquence évolutive, ce qui n'est pas le cas pour l'ingénierie des écosystèmes qui n'intègre pas de rapport de temps avec les comportements d'ingénierie (Odling-Smee 2010).

Le principe central de la théorie de la construction de niche est la dynamique rétroactive et coévolutive entre les activités de construction de niche, l'environnement et les organismes. Ici, contrairement à la sélection naturelle, qui amène l'organisme à se modifier pour s'adapter à son milieu, c'est l'environnement qui est changé pour correspondre à l'organisme (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003).

En effet, à l'instar de bien des espèces, les humains sont connus pour être des constructeurs de niches hors pair (Laland, Kendal, et Brown 2007; Smith 2007b; Laland et O'Brien 2010), des agents structurants, c'est-à-dire, qu'ils façonnent les dimensions de leur niche écologique et évolues – s'adapte ou se stabilise – ainsi en rétroaction, modulant de ce fait les conditions environnementales et les pressions de sélection naturelle exercées à l'intérieur de cette dernière (Jones, Lawton, et Shachak 1997; Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Laland et O'Brien 2010). Les humains peuvent ainsi influencer les pressions de sélection de leur descendance et celles des autres organismes en leur léguant un environnement biotique et abiotique altéré et persistant : l'héritage écologique – la transmission d'un patrimoine écologique; d'une ou de plusieurs pressions continues de sélection naturelles modifiées – ce qui englobe l'environnement,

l'héritage de niche et l'héritage culturel, est une conséquence de la construction de niche (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Odling-Smee 2010; Odling-Smee et Laland 2011).

Le processus de construction de niche peut être considéré comme le produit, mais principalement comme la cause de l'évolution, ce constat rend l'application de cette théorie évolutionniste possible à la pratique de la recherche archéologique en mettant au-devant les comportements adaptatifs à long terme et les cultures humaines qui laissent une signature matérielle, comme des variables actives dans les changements environnementaux, mais aussi dans l'évolution humaine elle-même (Odling-Smee 1988; Laland, Odling-Smee, et Feldman 2000; Shennan 2006; Laland et O'Brien 2010; Riel-Salvatore 2010). Il va sans dire que les principaux moyens par lesquels les humains participent au processus de construction de niche s'articulent par le biais de leurs activités issues de l'héritage culturel des générations passées (Hardesty 1972, 1975; Odling-Smee et Laland 2011). En archéologie, la théorie de la construction de niche ajoute une perspective évolutionniste qui permet d'appréhender les comportements humains comme des adaptations positives, étant donné leur profitabilité au niveau de leur *fitness*, qui participent à varier le registre archéologique et une occasion de mettre au premier plan la niche culturelle – l'expression de connaissances transmises par l'héritage culturel – comme moteur adaptatif ou stabilisateur, pouvant neutraliser ou diriger la sélection naturelle en accélérant la propagation de certains gènes, en déclenchant des événements évolutifs et en encourageant des spécialisations, et des spéciations, dans le cas des hominines (Hardesty 1972, 1975; Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Laland, Odling-Smee, et Feldman 2001; Laland et O'Brien 2010; Riel-Salvatore 2010; Odling-Smee et Laland 2011). À ce titre, on considère que la construction de niche culturelle a potentiellement un impact plus déterminant que la construction de niche – l'héritage de niche basé sur les gènes – ne peut l'être, étant donné que les processus de sélection culturelle agissent plus promptement que les mécanismes de sélection naturelle (Laland, Odling-Smee, et Feldman 2001).

En tant que moteur évolutif puissant, les mécanismes de l'héritage de niche, quant à eux, opèrent constamment et directement sur l'orientation, le rythme et la dynamique du processus de sélection naturelle; ce qui signifie que les organismes, tels les humains, transfèrent aux générations futures, qui sont apparentées ou pas (intraspécifique et interspécifique), non

seulement un patrimoine écologique et culturel, mais aussi un bassin de gènes, dont la fréquence de ceux-ci est directement imposée par le poids de l'influence de cette rétroaction "héritage écologique-construction de niche-organisme" dans le contexte d'un chevauchement ou de proximité entre les niches écologiques de plusieurs organismes (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Laland et O'Brien 2010; Odling-Smee 2010; Odling-Smee et Laland 2011). Par exemple, les activités de construction de niche peuvent agir sur l'abondance et la distribution de l'organisme en tant que tel, mais aussi sur les autres qui les entourent, en influençant la répartition des ressources et la compétition pour celle-ci, la structure de leur communauté et de leur population, leurs réseaux ainsi que leurs relations trophiques (Jones et Lawton 1995; Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Laland et O'Brien 2010). Par conséquent, les ancêtres écologiques, ceux qui ont aménagé le territoire avec leurs activités de construction de niche et les ancêtres génétiques d'un organisme peuvent ne pas être les mêmes (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Odling-Smee 2010).

Bref, que ce soit par leurs activités de subsistance ou en se construisant des abris, les organismes devenant des codirecteurs, transformant de ce fait les niches écologiques des autres espèces, avec lesquelles des interactions biotiques et abiotiques sont possibles, ce qui les amène donc à coévoluer (Odling-Smee, Laland, et Feldman 2003; Laland et Boogert 2010; Laland et O'Brien 2010). Dans la section suivante, il sera possible de constater par quels mécanismes les relations coévolutives peuvent se développer.

1.4 La coévolution

L'on considère la coévolution comme le produit des interactions de deux espèces, où chacune peut produire des pressions de sélection dans la niche écologique de l'autre, ce qui a pour résultat de générer des forces sélectives réciproques qui dirigent leur évolution, dont l'une est partiellement dépendante de celle de l'autre (Begon, Townsend, et Harper 2006; Begon et Townsend 2021). Comme il a été possible de le constater précédemment, les organismes, tels que les humains, transforment, par leurs activités de construction de niche, celle des autres espèces comprises sous le chevauchement de la leur, se trouvant ainsi impliquées dans des interactions coévolutives avec elles (Jones, Lawton, et Shachak 1994; Odling-Smee, Laland, et

Feldman 2003; Laland et Boogert 2010; Laland et O'Brien 2010). Les interactions coévolutives peuvent se développer à travers des sous-mécanismes de nature concurrentielle, mutuelle ou commensale, et présentent entre au moins deux espèces, indépendamment de leurs relations taxonomiques ou trophiques (Begon, Townsend, et Harper 2006; Laland et O'Brien 2010; Begon et Townsend 2021), mais plus souvent parmi les membres d'une même guildes d'alimentation (Brantingham 1998; Heymann et Hsia 2014).

La compétition interspécifique, un des mécanismes sous-jacents de la coévolution (Begon, Townsend, et Harper 2006; Begon et Townsend 2021) est le principal moteur de l'évolution intragilde chez les carnivores (Van Valkenburgh 1988). Par exemple, elle peut amener la réduction de la fécondité, de la survie et de la croissance de l'espèce déclassée, mais peut aussi modifier la répartition des deux espèces en concurrence ce qui influence la composition et la dynamique de la communauté qu'ils partagent (Begon, Townsend, et Harper 2006; Begon et Townsend 2021). De ce fait, elle peut aussi mener au développement de traits comme des déplacements de caractères (Brown et Wilson 1956) comportementaux, physiologiques, écologiques ou morphologiques divergents dans le but d'une distribution des ressources qui sont limitées, et ce, entre tous les membres d'une même communauté d'alimentation (Dayan et Simberloff 1996; Brantingham 1998; Begon, Townsend, et Harper 2006; Begon et Townsend 2021). La concurrence est effective lorsqu'une ressource précieuse ou essentielle est recherchée par un groupe d'animaux, ou dans les cas où cette ressource n'est pas rare, mais que les organismes se nuisent dans leur mode d'exploitation (Andrewartha et Birch 1954, 1986). Les déplacements de caractères ainsi que la répartition de ressources restreintes sont des processus dont les résultats amènent les communautés écologiques à partager plus uniformément les ressources, à s'organiser et à coévoluer à travers l'espace et le temps (Brown et Wilson 1956; Dayan et Simberloff 1996; Brantingham 1998; Begon, Townsend, et Harper 2006; Begon et Townsend 2021). Par exemple, le développement de stratégies de transport (alimentaire ou de matières premières) et de technologies par les hominines, dont les outils lithiques et l'utilisation de caches en pierre, est un déplacement de caractères (un trait de construction de niche (Laland, Kendal, et Brown 2007)), qui a été induit par les mêmes pressions de sélection qui circonscrivent

les adaptations alimentaires des autres prédateurs sympatriques (Dayan et Simberloff 1996; Brantingham 1998).

Tandis que les interactions entre les espèces impliquées dans une relation de compétition seront néfastes pour toutes les parties (-/-), il y aura un parti avantagé et un autre désavantagé pour ce qui est des relations de type parasitique (+/-) (Begon, Townsend, et Harper 2006; Begon et Townsend 2021). Cependant, cela n'est pas le cas pour les deux autres mécanismes sous-jacents à la coévolution et qui sont des facilitateurs (Bruno, Stachowicz, et Bertness 2003). En effet, les interactions qui en découlent profitent autant à l'un et à l'autre pour ce qui est du mutualisme (+/+), et ont une influence neutre et positive dans le cas du commensalisme (0/+) (Begon, Townsend, et Harper 2006; Begon et Townsend 2021).

Pour la réalisation de ce travail, la coévolution ainsi que ces mécanismes sous-jacents, commensalisme, mutualisme et compétition, permettront de caractériser les types de relations que peuvent développer les membres de la guildes des carnivores lors de la dispersion humaine au Paléolithique supérieur dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne.

1.4.1 Les relations coévolutives intraguilides

Comme il a été nommé, les relations coévolutives sont chose commune dans la guildes des carnivores, et ces mêmes interactions entre les membres participent à l'organisation et la dynamique écologique et évolutive des populations, des communautés et des réseaux trophiques (Polis, Myers, et Holt 1989; Ritchie et Johnson 2009; Letnic, Ritchie, et Dickman 2012). Même s'il n'existe pas de biome homologue au paysage de l'ouest de la steppe à mammoth européenne au Paléolithique supérieur aujourd'hui, les guildes alimentaires comme celle des carnivores permettent de faire des comparaisons morphologiques et écologiques entre des communautés différentes à travers le temps et l'espace, à partir des interactions qui s'y déploient (Van Valkenburgh 1988).

Les membres de la guildes des carnivores sont reconnus pour se livrer une compétition intense à la fois pour l'accès au territoire et aux proies, mais aussi pour les refuges, les prises fraîches et pour les carcasses (Polis, Myers, et Holt 1989; Palomares et Caro 1999; Tannerfeldt, Elmhagen, et

Angerbjörn 2002; Wilson et Wolkovich 2011; Pereira, Owen-Smith, et Moleón 2014; Périquet, Mapendere, et al. 2016).

La récupération de prises fraîches et de carcasses est avantageuse, car elle permet d'éviter la dépense d'énergie pour chasser et les risques de blessures qui lui sont inhérents (Van Valkenburgh 1989; Carbone, Toit, et Gordon 1997; Van Valkenburgh 2007; Pereira, Owen-Smith, et Moleón 2014; Balisi et Van Valkenburgh 2020). Pour cela, les membres de la guildes lèvent rarement le nez à un apport de protéine supplémentaire (DeVault, Rhodes, et Shivik 2003; Selva, Jędrzejewska, et al. 2005), car les coûts des altercations intraguilides pour les plus grosses espèces sont largement compensés par le gain énergétique (Pereira, Owen-Smith, et Moleón 2014). Par exemple, certains peuvent suivre un prédateur supérieur pendant ses expéditions de chasse pour se nourrir des restes (Chesemore 1968; Wikenros, Aronsson, et al. 2017).

Pour cela, le cleptoparasitisme est fréquent au sein de la guildes et peut mener à des tueries entre les membres (Curio 1976; Iyengar 2008; Saggiomo, Picone, et al. 2017), où le plus imposant gagne plus souvent la mise (Rosenzweig 1966; Polis, Myers, et Holt 1989; Fedriani, Fuller, et al. 2000), sauf dans les cas où il fait face à un groupe (Cooper 1991; Palomares et Caro 1999). Lorsqu'un carnivore met à mort un autre carnivore, il consomme sa chair seulement dans les cas où la nourriture est rare, et dans la minorité des cas si les restes d'une proie sont à proximité (Palomares et Caro 1999).

Ces tueries sont communes au sein de la guildes des carnivores, et elles peuvent être dirigées aussi bien vers les adultes que vers les petits (Palomares et Caro 1999). Afin de réduire la compétition pour à l'accès aux carcasses, mais aussi aux proies potentielles, les membres de la guildes structurent leur communauté d'alimentation en éliminant les compétiteurs (Curio 1976; Caro et Stoner 2003), ce qui pousse les victimes potentielles à adopter des patrons d'occupation du territoire permettant d'éviter ces rencontres létales (Polis, Myers, et Holt 1989; Palomares et Caro 1999; St-Pierre, Ouellet, et Crête 2006; Dobson 2014). Les hyperprédateurs, les membres de la guildes les plus dominants physiquement, sont à ce titre, des régulateurs des populations des mésoprédateurs, ceux qui ont un gabarit moyen (Berger, Gese, et Berger 2008; Letnic, Ritchie, et Dickman 2012).

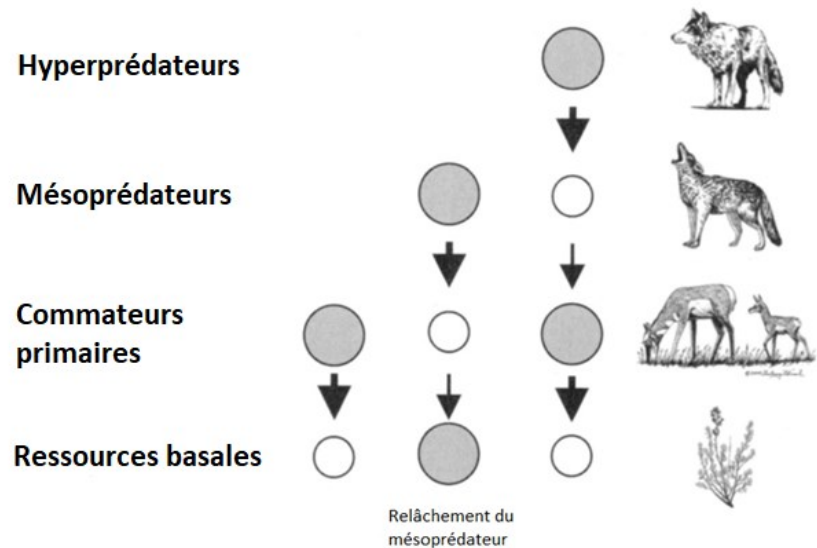


Figure 2. – Schématisation de cascades trophiques et de la théorie du relâchement du mésoprédateur (image tirée et modifiée de Berger, Gese, et Berger 2008).

Cette dynamique est perceptible à travers la théorie de la libération du mésoprédateur (Figure 2), qui explique pourquoi certaines populations de consommateurs primaires et de ressources basales ont tendance à diminuer ou à augmenter lorsque le prédateur supérieur est présent ou pas (Soulé, Bolger, et al. 1988; Crooks et Soulé 1999; Courchamp, Langlais, et Sugihara 1999). La présence d'un hyperprédateur aurait tendance à produire des effets en cascade qui protègent les bassins de population des consommateurs primaires et des sources basales du déclin, en contrôlant la population et préservant ainsi le paysage (Barbosa et Castellanos 2005; Terborgh et Estes 2013; Estes, Terborgh, et al. 2011). En ce sens, ces cascades trophiques permettent aux membres de la guildes de sculpter le paysage en modulant les populations des herbivores et ainsi préserver certains arbres, arbustes et plantes (Berger, Gese, et Berger 2008; Dobson 2014; Ripple, Estes, et al. 2016).

Il existe aussi des relations coévolutives facilitantes, comme le commensalisme et le mutualisme, entre les membres de la guildes des carnivores. En effet, certains parcourraient des distances ensemble (Dinets et Eligulashvili 2016) et chasseraient en groupe (Minta, Minta, et Lott 1992). À ce titre, certains membres de guildes qui se nourrissent à même deux niveaux trophiques à la fois, pourront développer des relations facilitantes avec des représentants de l'ordre des Primates. En effet, les Primates, des producteurs de résidus alimentaires (ex. repas entamés et

abandonnés : insectes, fruits, feuilles, etc.) et des disperseurs (traduction libre de *flushing*) de proies potentielles (les activités de subsistance des primates dérangeant ceux des autres organismes qui se retrouvent parfois projetés au loin, à découvert et vulnérables (Howe 1980; Richard 1985; Boinski et Scott 1988; Heymann et Hsia 2014)), peuvent attirer des membres de la guilde qui se nourrissent parfois de fruits ou qui profitent de leurs déplacements et de leurs activités d'acquisition de nourriture pour chasser leur proie (Newton 1985; Venkataraman, Kerby, et al. 2015; Nautiyal et Huffman 2018).

1.5 La dispersion et les invasions biologiques

La dispersion est un mouvement ayant pour résultat un flux de gènes inter et intrapopulationnel qui se concrétise lorsqu'un organisme quitte le site de naissance vers celui ou ceux de la reproduction; elle est un comportement complexe qui découle de facteurs génétiques, morphologiques, physiologiques, comportementaux intégrés aux conditions environnementales (Clobert, Baguette, et al. 2012; Starrfelt et Kokko 2012; Matthysen 2012). La dispersion n'est pas une migration (mouvements cycliques), et elle se démarque par son processus se déclinant en trois étapes : le départ (introduction), le transfert (établissement) et l'installation (propagation) (Clobert, Baguette, et al. 2012). Ce trait important du cycle biologique est une adaptation évolutive qui prend place en réaction à toutes catégories d'altérations de l'environnement biotique et abiotique et il peut mener à des invasions biologiques ou à des déplacements d'aires de répartition (Clobert, Baguette, et al. 2012). La dispersion a pour fonction de réduire les risques de consanguinité et de compétition avec les parents, mais aussi de permettre de pallier des conditions locales désavantageuses comme la surpopulation ou le manque de partenaire de reproduction de qualité (Matthysen 2012).

Qu'il soit question de l'expansion de l'aire de répartition, d'empiètement, de colonisation, de changement de régime ou encore d'échange biotique, on remarque que ces phénomènes possèdent des caractéristiques communes avec les invasions biologiques (Vermeij 2005; Nackley, West, et al. 2017).

La biologie de l'invasion est une sous-discipline de l'écologie en développement (Vermeij 2005; Clobert, Baguette, et al. 2012; Hui et Richardson 2017) qui a pour but l'étude de la prolifération,

la propagation et la persistance d'organisme transportées par l'activité humaine en dehors de l'aire de répartition naturelle (Vermeij 2005; Hui et Richardson 2017; Nackley, West, et al. 2017; McCue, Javal, et al. 2020). Basée sur les données d'aujourd'hui, la biologie de l'invasion a identifié que les principales conséquences à court terme des invasions biologiques sont une homogénéisation et un désassemblage des communautés, une extinction et une perte générale de diversité (Vermeij 2005). Les invasions biologiques sont accompagnées de changements dans la structure et la fonction de l'écosystème, de même que des impacts sur la biodiversité et les services écosystémiques (Vermeij 2005; Nackley, West, et al. 2017; Wainright, Muhlfeld, et al. 2021).

Le succès des espèces invasives s'appuie généralement sur le fait qu'elles se sont affranchies de leurs prédateurs, de leurs parasites, de leurs compétiteurs et des agents pathogènes (Vermeij 2005; Tong, Wang, et Chen 2018), qu'elles possèdent des modes de vie et d'exploitation inédits par rapport aux espèces locales, et qu'elles ne rencontrent pas de nouveaux compétiteurs ou prédateurs une fois dans son nouvel environnement; cela pourra mener à une performance compétitive plus marquée, à une modification de la nature des comportements, des interactions et de l'intensité de la compétition entre les espèces locales (Vermeij 2005; Jackson, Wasserman, et al. 2017), ainsi qu'à des modifications rapides (construction de niche) de l'environnement receveur pour installer sa stratégie biologique et faire correspondre ce dernier aux besoins de l'espèce envahissante (Laland, Odling-Smee, et Feldman 2000; Vermeij 2005; Barbault et Atramentowicz 2010). En somme, les espèces les plus susceptibles de mener une invasion réussie possèdent une aptitude à la compétition, une plasticité ou une tolérance pour s'adapter aux conditions locales comme une croissance rapide et une maturité sexuelle précoce, ainsi que la capacité de modifier l'environnement (construction de niche), ce qui peut mener ces derniers à créer des fonctionnalités inédites par rapport aux espèces locales (Barbault et Atramentowicz 2010).

L'invasion pourra être qualifiée de bénigne, si la nouvelle espèce est redondante et rend les mêmes services écologiques ou des similaires à ceux prodigués par les espèces de la communauté locale, ou de maligne si leurs activités amènent des modifications majeures de l'environnement et du fonctionnement de l'écosystème (Barbault et Atramentowicz 2010).

Pour ce qui est d'*Homo sapiens*, ce sont les mêmes processus qui sont à l'œuvre lorsqu'il est question des dispersions de la faune et de la flore; celles-ci peuvent être influencées par le changement du climat, la géographie, le type de végétation, la disponibilité de la nourriture, et la compétition inter et intra-espèce (d'Errico, Banks, et Clobert 2012). À ce titre, la dispersion humaine, ainsi que l'augmentation de sa démographie sont des variables archéologiques indirectes attestant des activités de construction de niche qui sont perceptibles par l'augmentation de son aire de répartition, la multiplication des sites et leur expansion (Riede 2011). Il est aussi possible de remarquer que la dispersion des humains a généré un haut degré de variabilité au niveau de son évolution à travers le temps et l'espace, ce qui semble être lié aux changements de comportement social, au développement d'innovations et au progrès et à la complexification des moyens de communication (d'Errico, Banks, et Clobert 2012). Les membres de la lignée humaine se sont rapidement répandues en comparaison avec les autres espèces, et ce, dans une variété d'écosystèmes (Vermeij 2005; d'Errico, Banks, et Clobert 2012; Nackley, West, et al. 2017).

Ainsi, une invasion biologique maligne est définie comme une dispersion, qu'elle soit une extension de l'aire de répartition, un empiètement, une colonisation ou un échange biotique, marquée par des changements dans la fonction et la structure de l'écosystème (perte de diversité chez les espèces locales, altération des niveaux de compétition, perturbation du comportement comme des changements dans les régimes alimentaires des espèces locales), qu'une espèce, comme les humains, peut générer lors d'une installation en dehors de l'aire de répartition attendue. À l'opposé, une invasion biologique sera considérée comme bénigne lorsque peu ou pas de changements dans la structure et la fonction de la communauté sera notée.

1.6 Les analyses isotopiques stables

De nos jours, les études sur les isotopes stables d'abondance naturelle du carbone et de l'azote sont largement appliquées en archéologie (Bocherens, Fizet, et al. 1991; Schwarcz et Schoeninger 1991; Makarewicz et Sealy 2015; Demeter 2016; Roberts, Fernandes, et al. 2018; Richards 2019; Britton et Richards 2020), ainsi qu'à travers ses disciplines parentes telles que la zooarchéologie (Makarewicz 2016) et la bioarchéologie (Schoeninger 2010; Bogaard et Outram

2013; Grupe et McGlynn 2016; Britton 2017; Schoeninger 2018). Cet outil permet de décrire qualitativement et quantitativement la manière dont les organismes interagissent à travers l'alimentation au niveau individuel, populationnel et communautaire (Jackson, Inger, et al. 2011; Jackson, Wasserman, et al. 2017).

Pour obtenir les valeurs isotopiques d'un organisme, il faut d'abord extraire le collagène du tissu organique sous analyse et mesurer la différence entre les isotopes lourds et légers pour chaque élément (Richards 2019). Ces ratios sont exprimés en utilisant l'unité de mesure *delta* (δ) et sont toujours présentés en partie pour mille (‰) (Fry 2006; Ben-David et Flaherty 2012; Britton 2017; Richards 2019). Par exemple, les formules pour le carbone et l'azote sont (Richards 2019) :

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ échantillon} / \left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ standard} \right) - 1 \right) \times 1000 \right]$$

$$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰} = \left[\left(\frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}} \text{ échantillon} / \left(\frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}} \text{ standard} \right) - 1 \right) \times 1000 \right]$$

C'est vers la fin des années 70 et à travers les méthodes de datation au carbone (Richards 2019) que les recherches scientifiques d'analyse des isotopes stables vont se multiplier (Britton 2017). Par exemple, en écologie, des articles sur le régime alimentaire de mammifères sont publiés (DeNiro et Epstein 1978; Jones, Ludlow, et al. 1979) et en archéologie, des études sur l'alimentation des premiers humains participent à une meilleure connaissance de leur mode de vie et de leur alimentation (Vogel et van der Merwe 1977; Van Der Merwe et Vogel 1978; Tauber 1981). Cette technique s'appliqua aussi à d'autres éléments comme l'azote (DeNiro et Epstein 1981), l'oxygène (Craig 1961; Dansgaard 1964), le soufre (Grinenko 1962; Forrest et Newman 1973) et le strontium (Ericson 1985) ce qui a permis d'apprécier, non seulement, la dimension alimentaire de la niche des organismes étudiés en écologie (DeNiro et Epstein 1978; Van Der Merwe et Vogel 1978; Hilderbrand, Farley, et al. 1996) et en archéologie (Schoeninger, DeNiro, et Tauber 1983; Ambrose 1986), mais aussi, d'en connaître mieux sur la dimension « comportement social » de la niche comme le moment du sevrage des petits (Babicky, Ostadalova, et al. 1970), les schémas de dispersion et de déplacements (Kulp, Eckelmann, et Schulert 1957; Ericson 1985), ainsi de comprendre l'influence de la dimension environnement de la niche, à travers des données sur climat qui permettent de reconstruire les habitats d'autrefois (Longinelli 1984; Ambrose et DeNiro 1989).

Les êtres vivants incorporent par le biais de la consommation et la synthèse tissulaire des signatures isotopiques dans leur corps (Fry 2006). Dépendamment de l'animal et du type de tissu biologique utilisé pour les analyses isotopiques stables, les résultats varieront selon le taux de renouvellement de ces organes (influencé par le métabolisme) (Tieszen, Boutton, et al. 1983), ainsi que par les différences entre les temps de fractionnement des réserves de carbone et d'azote avec des demi-vies de plusieurs jours à plusieurs années pour chacun d'eux (Fry 2006). À titre d'exemple, les analyses d'isotopes stables peuvent être effectuées sur une variété de tissus et de fluides corporels, comme les cheveux et l'urine, qui peuvent avoir des temps renouvellement rapides, ce qui permet de connaître des ratios d'isotopes stables pour une période très récente, ce qui n'est pas le cas des tissus osseux. En effet, pour le collagène extrait des tissus osseux, les signatures alimentaires s'incorporant très lentement, les résultats pourront représenter une échelle de temps différente de la vie de l'organisme pouvant aller jusqu'à 16 jours pour les rats (Thompson et Ballou 1956), 173,3 jours pour les oiseaux (Hobson et Clark 1992), à 10 à 15 ans pour les humains (Demeter 2016). Comparativement, le collagène tiré de la dentine représente l'alimentation d'un spécimen à l'instant de l'odontogenèse, c'est-à-dire au tout début du développement de la dent (Smith et Smith 1991). Cependant, il ne semblerait pas avoir de différence significative entre les résultats pour le collagène osseux et dentaire lors d'analyses comparatives sur des mandibules de mammifères, même si les valeurs d'azote marquaient un enrichissement de 2 à 3 % pour les tissus dentaires comparé aux résultats pour les os des espèces qui ne sont pas hypsodontes (Bocherens, Fizet, et Mariotti 1992).

Les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}\text{‰}$) permettent d'identifier le type de végétaux consommés (marine/terrestre) (Fry 2006), le type d'habitat occupé par l'organisme (canopée ou plaine (van der Merwe et Medina 1991)) et de connaître le climat général, à travers les différentes voies photosynthétiques des plantes, comme celles en C_3 , en C_4 et celles en métabolisme de l'acide crassuléen appelées CAM (O'Leary 1981). Toutefois, il est indispensable de garder en mémoire que les valeurs de carbone peuvent varier selon les régions du monde, du climat, de l'aridité et de la pression partielle – une mesure de l'activité thermodynamique des molécules du gaz (Richards 2019). Malgré tout, les valeurs des isotopes de carbone du collagène restent une méthode robuste et fiable pour estimer l'origine du carbone alimentaire chez les mammifères,

pour la plupart des régions du globe ainsi que pour la majorité des périodes historiques (Richards 2019).

Pour ce qui est des rapports isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}\text{‰}$), ils renseignent sur la provenance des ressources primaires (Bodey, Bearhop, et McDonald 2011), comme l'apport en protéines, qu'elle soit animale (tissus ou lait) ou végétale (légumineuse ou non légumineuse) (Richards 2019), et sur le niveau trophique occupé par organisme (Gannes, Martínez del Rio, et Koch 1998; Post 2002) (le palier occupé par une espèce dans la chaîne alimentaire (Yodzis 2001)). Comme la chaîne alimentaire se présente comme une relation séquentielle entre organismes; où le premier est consommé par le deuxième, qui est lui-même mangé par le troisième, qui est à son tour ingéré par un autre organisme (le parcours du flux d'énergie sous forme de calories) (Yodzis 2001), il existe, par conséquent, un enrichissement graduel en élément comme le carbone et l'azote, à chaque échelon trophique traversé (DeNiro et Epstein 1981; Tieszen, Boutton, et al. 1983; Hobson et Clark 1992; Richards 2019), et c'est cela qui permet de déterminer le niveau trophique d'un organisme à travers les analyses isotopiques (Post 2002). Les rapports isotopiques de l'azote permettent aussi de connaître, à quel endroit (altitude) et dans quel climat (température, aridité) (Richards 2019), les ressources basales consommées (les espèces autotrophes comme les plantes et les bactéries, mais aussi les détritiques, représentant le premier niveau des réseaux trophiques (Yodzis 2001)) ont été métabolisées. Il est aussi possible, toujours grâce aux rapports d'isotopes de l'azote, de constater des changements climatiques (Richards 2019).

Comme il a été possible de le constater précédemment, une niche écologique, ou la niche trophique en écologie des réseaux trophiques (Bearhop, Adams, et al. 2004; Layman, Arrington, et al. 2007), se définit par la somme de toutes les dimensions de pression de sélection (naturelle ou de construction de niche) auxquelles une espèce est exposée : un espace multidimensionnel (Hutchinson 1978; Leibold 1995; Newsome, Martinez del Rio, et al. 2007). Ces forces sélectives peuvent être regroupées dans un graphique bivarié, où le premier axe est lié au stade bioclimatique ($\delta^{13}\text{C}\text{‰}$), la niche scénopoétique (habitat), et le deuxième ($\delta^{15}\text{N}\text{‰}$), la niche bionomique (alimentation) (Hutchinson 1978; Bearhop, Adams, et al. 2004). En mettant en relation la composition chimique d'un organisme (δN et δC), il est possible de juxtaposer l'espace *delta* (δ), la niche isotopique, à l'espace *n* dimension de Hutchinson, la niche écologique et

d'obtenir des renseignements d'origine écologiques qui peuvent être considérés comme les descripteurs des axes clés de l'hypervolume de Hutchinson (Bearhop, Adams, et al. 2004) et ainsi de modéliser ce qui est communément appelé *niche* dans les études en écologie (Newsome, Martinez del Rio, et al. 2007).

En écologie des invasions biologiques, ces types d'analyses sont utilisés pour comprendre les impacts de l'établissement d'une nouvelle espèce (Jackson, Donohue, et al. 2012; Jackson, Wasserman, et al. 2017; McCue, Javal, et al. 2020). Elles permettent de décrire les conséquences de l'invasion sur le réseau trophique en entier, en identifiant, par exemple, la redondance trophique (des organismes qui occupent des rôles fonctionnels écologiques similaires auront des surfaces de niches qui se chevauchent) (Layman, Quattrochi, et al. 2007), ainsi que de rendre compte des changements dans une population ou une communauté, et cela en reconstruisant le régime alimentaire des espèces concernées (Jackson, Donohue, et al. 2012; Jackson, Wasserman, et al. 2017; McCue, Javal, et al. 2020). Chaque invasion générera inévitablement des changements dans la structure du réseau trophique, parce qu'elle ajoute un nœud supplémentaire (ladite nouvelle espèce), créant ainsi de nouveaux liens avec les espèces locales, c'est-à-dire de nouvelles interactions alimentaires (Jackson, Wasserman, et al. 2017; McCue, Javal, et al. 2020). Dans le cas d'espèces carnivores, on observera alors des conséquences dites en cascade pour les niveaux trophiques inférieurs (Jackson, Wasserman, et al. 2017; Jackson, Donohue, et al. 2012). À ce titre, les cascades trophiques sont des interactions entre les espèces, initiées par les prédateurs et qui se diffusent vers le bas à travers les réseaux trophiques (Ripple, Estes, et al. 2016).

Chapitre 2 – Problématique

Il y a au moins deux millions d'années, les ancêtres d'*Homo sapiens* ont consommé des aliments d'origine animale de façon plus soutenue (Blumenschine, Cavallo, et Capaldo 1994; Milton 2003; Balter, Braga, et al. 2012) et ont par le fait même intégré la guildes des carnivores (Lewis 1997; Brantingham 1998; Stiner 2002; Brugal et Fosse 2004). Étant donné le niveau de compétition intraguildes élevé (Polis, Myers, et Holt 1989; Palomares et Caro 1999; Donadio et Buskirk 2006), ainsi que la constance des associations hominines-carnivores en contexte archéologique et paléontologique à travers le temps et l'espace, il est estimé que l'adhésion de ce nouveau membre régulier a très probablement mené à des changements dans la structure de la guildes et favorisé les coévolutions intraguildes dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne au Paléolithique supérieur.

Connaitre l'impact et la nature de la dispersion humaine pour les différentes périodes culturelles de l'ouest de la steppe à mammoth européenne est important puisque cela pourrait démontrer dans quelle mesure la coévolution intraguildes a mené à de nouvelles dynamiques internes qui ont pu diriger le développement de relations coévolutives facilitantes (commensalisme, mutualisme) ou compétitives, et ainsi augmenter les connaissances sur le contexte écologique précédant les évènements de domestications du loup gris (*Canis lupus*).

On ne connaît pas encore très bien quels sont les mécanismes qui auraient pu mener aux premières formes de domestication du loup (une sélection active contre la peur et l'agressivité (Trut 1999; Trut, Oskina, et Kharlamova 2009; Kukekova, Acland, et al. 2006; Kukekova, Trut, et al. 2008)), et de nombreuses recherches se sont penchées sur la question (Zeder 2012; Larson et Fuller 2014; Francis 2015; Morey et Jeger 2015; Vigne 2015; Hulme-Beaman, Dobney, et al. 2016; Vonholdt et Driscoll 2016; Germonpré, Lázničková-Galetová, et al. 2020; Perri, Feuerborn, et al. 2021; Lahtinen, Clinnick, et al. 2021). Deux visions principales s'affrontent : les humains auraient domestiqué les loups gris en capturant des louveteaux (Price 1984; Müller 2005; Germonpré, Lázničková-Galetová, et al. 2019, 2020; Germonpré, Van den Broeck, et al. 2021) ou bien les loups gris se seraient graduellement domestiqués à force de relations coévolutives avec les humains (le

« modèle de Coppinger » (Coppinger et Coppinger 2001a, 2001b) (Morey et Jeger 2015, 2017). Par exemple, on pense que les humains auraient pu coévoluer avec les loups gris à travers les activités et l'apprentissage de la chasse ou encore au moment où ces derniers se nourrissaient des restes ou des excédents de protéines laissés par les premiers (Hall et Sharp 1978; Schleidt 1998; Coppinger et Coppinger 2001a; Schleidt et Shalter 2003; Fogg, Howe, et Pierotti 2015; Morey et Jeger 2015; Schleidt et Shalter 2018; Lupo 2019; Lahtinen, Clinnick, et al. 2021). Pour cela, l'approche de la construction de niche, l'écologie trophique, l'écologie des invasions, les analyses isotopiques des communautés et les analyses d'isotopes de mélanges bayésiens peuvent participer à une meilleure compréhension des événements de domestication du loup gris en offrant un accès à de l'information écologique sur les contextes avant et après dispersion, et constater si cette dispersion humaine dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne a pu stimuler la coévolution intragilde et conduire vers la domestication. L'observation de changements de dynamique dans la compétition intragilde ainsi que dans les préférences de régimes alimentaires pourrait appuyer l'idée voulant que la dispersion humaine ait généré des changements globaux à l'échelle de la communauté des loups gris du Paléolithique supérieur et non seulement sur quelques individus, ce qui pourrait supporter l'idée d'un processus involontaire de la domestication.

2.2 L'ouest de la steppe à mammoth européenne

L'ouest de la steppe à mammoth européenne du Paléolithique supérieur est associé à la faune et la flore de la steppe à mammoth (Guthrie 1982), qui était le plus grand écosystème continu de l'époque. Ce biome s'étendait du Yukon jusqu'à l'Europe occidentale, et était caractérisé par des végétations qu'on caractérise comme un amalgame de toundra, de steppe arctique, de taïga et de forêt boréale (Guthrie 1982, 1989; Vereshchagin et Baryshnikov 1992; Bocherens 2003; Willerslev, Davison, et al. 2014). Les températures y étaient généralement froides, ce qui a favorisé l'installation de végétation utilisant exclusivement des voies photosynthétiques en C3, comme les graminées, les herbacées ou encore les plantes ligneuses avec des feuilles, dont le paysage rappelle celui de la savane africaine, et où des troupeaux d'herbivores rencontrent les pachydermes et les grands prédateurs, comme les hyènes tachetées

(*Crocota crocuta crocuta*) et les lions d’Afrique (*Panthera leo*) (Vereshchagin et Baryshnikov 1992; Bocherens 2003).

Puisqu’il n’existe pas de méthodes structurées pour circonscrire un territoire aussi vaste en plus petites unités analysables (Schwartz-Narbonne, Longstaffe, et al. 2019), les spécimens de cette étude proviennent des territoires actuels de l’Allemagne, de la Belgique, de la France, de la Grande-Bretagne, de la Mer du Nord, des Pays-Bas, de la Suisse et de la Tchéquie, ce qui correspond à la portion européenne de la steppe à mammoth (Bocherens 2015), et qui a été nommé dans le cadre de cette recherche *l’ouest de la steppe à mammoth européenne*. En effet, on peut diviser celle-ci (**Figure 3**) en quatre vastes régions qui comptent, en plus de la portion européenne, la partie sibérienne et béringienne, qui se divise également en deux sous-régions, la béringienne de l’Ouest et la béringienne de l’Est (Bocherens 2015). Tous les spécimens de la recherche provenant de la même portion de territoire, l’hétérogénéité d’un si grand territoire (Bocherens 2015), affecteront dans une moindre mesure les résultats de cette recherche.

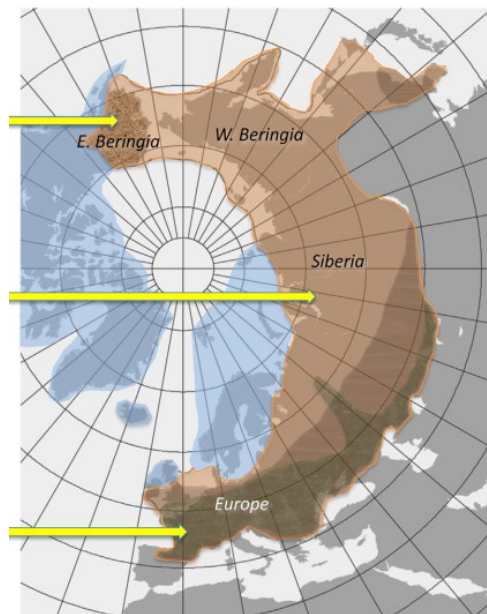


Figure 3. – Schématisation des différentes régions (européenne, sibérienne, béringienne de l’Ouest et béringienne de l’Est) de la steppe à mammoth (image tirée de Bocherens 2015).

En plus de représenter une cohérence géographique, cette région d'étude a été préférée puisqu'elle a fourni, au cours des années de recherches en archéologie, le matériel nécessaire à une étude macro-écologique.

2.3 Les périodes culturelles lithiques

Dans le cas où il aura été possible de reconnaître un lien entre la dispersion humaine et des changements au sein de la guildes des carnivores l'ouest de la steppe à mammoth européenne, les résultats isotopiques des spécimens de la recherche seront subdivisés selon la culture lithique qui leur est associée. Il sera ainsi possible de découvrir si un techno-complexe en particulier correspond à une occupation et une gestion du territoire lié à une dispersion affectant la guildes des carnivores.

Stades isotopiques de l'oxygène (OIS)	Périodes culturelles (PC)
3 (~57-29 ka)	0 Avant <i>Homo sapiens</i> (~57 à 42 ka)
	1 Culture aurignacienne (~42 à 29 ka)
2 (~29-12 ka)	2 Culture gravettienne (~29 à 22 ka)
	s/o Culture solutréenne (~22 à 17 ka)
	3 Culture magdalénienne (~17 à 12 ka)

Tableau 1. – Périodes culturelles selon le stade isotopique de l'oxygène auxquelles elles appartiennent (Sans objet (s/o) : Période non incluse dans l'analyse en raison d'un échantillon trop petit.)

En effet, chaque grande culture lithique du Paléolithique supérieur est reliée à des stratégies de subsistance qui leur est propre (El Zaatari et Hublin 2014), et ces analyses permettront de constater si l'une de ces dernières a pu affecter les dynamiques intraguilides de façon distinctive. Les techno-complexes – un regroupement culturel distribué sur un territoire cohérent, où l'on retrouve un système technique et des stratégies économiques semblables

(Histoire & Mesure 2004) – sont les réponses de la construction de niche aux défis qu’ont amenées les pressions de sélection naturelle du nouveau territoire occupé (Laland, Kendal, et Brown 2007) (**Tableau 1**).

Des recherches précédentes ont permis de constater des préférences alimentaires selon la culture lithique. Par exemple, il est généralement accepté que la culture gravettienne (PC2) est intimement liée à l’exploitation des mammouths (*Mammuthus* sp.), et ce, dans une plus grande mesure qu’elle ne l’avait été au cours de la culture aurignacienne (PC1) (Bocherens 2014; Bocherens, Drucker, et al. 2015; Münzel, Wolf, et al. 2017; Bocherens et Drucker 2021).

On sait que la culture aurignacienne (PC1) est associée à la consommation de mammouth, mais dans des proportions plus égales avec d’autres taxons comme le cheval (*Equus*) ou le renne (*Rangifer tarandus*) (Delpech, Grayson, et Rigaud 2000; Wißing, Rougier, et al. 2019; Bocherens et Drucker 2021). On sait aussi que les petites proies, comme des lièvres (*Lepus* spp.), étaient aussi chassées (Conard, Kitagawa, et al. 2013).

Dans le cas de la période culturelle magdalénienne (PC3), on a pu conclure que les ongulés comme les bisons (*Bison* sp.), les aurochs (*Bos* sp.), les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) et particulièrement les chevaux et les rennes, étaient des mammifères terrestres généralement les plus consommés dépendamment du site, de la région ou de la saison analysée (Bridault, Bignon, et Bemilli 2001; Grayson et Delpech 2003; Drucker et Henry-Gambier 2005; Drucker, Henry-Gambier, et Lenoir 2005; Bignon 2006, 2009; Kuntz, Sécher, et al. 2015; Feyfant, Cochard, et Mallye 2015; Wong, Starkovich, et al. 2020). Il a aussi été observé que les petits mammifères, comme les lièvres (Cochard et Brugal 2004; Holliday et Churchill 2006) et les marmottes (*Marmotta marmotta*) (Gay, Monchot, et al. 2019) étaient également consommés (Fontana 2004; Costamagno et Laroulandie 2004; Fontana et Chauvière 2007; Kuntz, Sécher, et al. 2015). Finalement, on constate la persistance de l’exploitation du mammouth jusqu’à tard pendant la période culturelle (Svobodova et Svoboda 1988; Bignon 2009; Fosse, Archambeau, et al. 2018).

Toutefois, il faut souligner que l’état de la recherche actuelle sur la culture lithique solutréenne n’a pas permis de recueillir suffisamment de résultats d’analyses isotopiques sur les spécimens de la guildes des carnivores de l’époque (n= 1) pour appliquer les analyses statistiques (Stock et

Semmens 2016; Jackson et Parnell 2021). Néanmoins, même si l'avancée des recherches ne permet pas l'inclusion de cette culture lithique pour l'heure, elle demeure tout de même importante dans l'histoire évolutive des humains et des études isotopiques pourront éventuellement y être appliquées dans le futur. Enfin, les analyses de la période initiale (PC0) permettront de bien situer le contexte préinvasion, de comparer les valeurs obtenues avec celles des autres périodes culturelles et de comprendre dans quelle mesure la dispersion des humains au Paléolithique supérieur a pu affecter ou non la guildes des carnivores.

2.4 La guildes des carnivores au Paléolithique

Dans le cadre de cette recherche, la guildes des carnivores de l'ouest de la steppe à mammoth européenne sera composée d'espèces qui consomment des tissus animaux, que ce soit à travers la chasse, l'accès à une carcasse fraîche ou à de la charogne (Van Valkenburgh 2007). La guildes est composée de gros et de petits canidés (*Vulpes* sp. et *Canis* sp.), de l'ours brun (*Ursus arctos*), du lion de caverne (Diedrich 2008) (*Panthera spelaea*), de la hyène des cavernes (*Crocota crocuta spelaea*), ainsi qu'*Homo neanderthalensis* pour ce qui est de la PC0, et d'*Homo sapiens* pour ce qui est des trois périodes culturelles lithiques qui leur sont associées (PC1, PC2 et PC3) (**Tableau 2**). Il est aussi possible de remarquer de la disparition du groupe *Homo neanderthalensis* (Stewart 2004; Hockett et Haws 2005; O'Connell 2006; Bocherens et Drucker 2006; Wißing, Rougier, et al. 2019) et de celui des *Crocota crocuta spelaea* (Diedrich 2010; Talamo, Soressi, et al. 2012; Talamo, Aldeias, et al. 2020), entre la PC1 et la PC2.

La guildes des carnivores pour les quatre périodes culturelles

PC0	PC1	PC2	PC3
<i>Canis lupus</i>	<i>Canis lupus</i>	<i>Canis lupus</i>	<i>Canis lupus</i>
<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Canis lupus familiaris</i>	<i>Canis lupus familiaris</i>
<i>Vulpes lagopus</i>	<i>Vulpes lagopus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>Ursus arctos</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Vulpes lagopus</i>	<i>Vulpes lagopus</i>
<i>Panthera spelaea</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Ursus arctos</i>
<i>Crocota crocuta spelaea</i>	<i>Crocota crocuta spelaea</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>Panthera spelaea</i>
<i>Homo neanderthalensis</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Homo sapiens</i>
	<i>Homo neanderthalensis</i>		

Tableau 2. – La guildes des carnivores selon la période culturelle de la dispersion humaine.

À l'aide d'études précédentes, il est possible d'esquisser un portrait des préférences alimentaires des membres de la guildes des carnivores au Paléolithique supérieur, dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne. Par exemple, on estime que les loups gris auraient préféré la consommation de chevaux, de bisons, de rennes (Leonard, Vilà, et al. 2007), de mammoths (Yeakel, Guimarães, et al. 2013; Bocherens 2015; Bocherens, Drucker, et al. 2015), mais aussi de rongeurs (*Rodentia*); et de lagomorphes (*Lagomorpha*) (Baumann, Starkovich, et al. 2020).

Les renards, quant à eux, se sauraient principalement alimentés de petits mammifères, mais aussi de plus grosses proies comme les chevaux, les mammoths et les rennes. On souligne même qu'ils auraient pu être les commensaux des humains pendant une partie de la dispersion humaine (Baumann, Bocherens, et al. 2020). D'autres soulignent qu'ils pouvaient aussi consommer du rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*) (Bocherens, Drucker, et al. 2015).

En ce qui concerne les ours bruns, on observe que leur régime alimentaire est plutôt généraliste (Bocherens, Billiou, et al. 1997), et dont l'étendue des valeurs isotopiques ressemblerait à celle du lion des cavernes (Bocherens, Stiller, et al. 2011). Il pouvait aussi se nourrir de mammoth (Bocherens, Drucker, et al. 2015), de bovidés et de chevaux (Richards, Taylor, et al. 2008), mais à la dernière portion du Paléolithique supérieur, ils auraient adopté un régime alimentaire davantage hypocarnivore (Bocherens, Drucker, et al. 2011).

Du côté des lions des cavernes, il a été d'abord estimé qu'ils avaient un tableau de chasse large, où les chevaux, les bisons, les cerfs élaphe, les rennes et même les ours des cavernes (*Ursus spelaeus*) y faisaient partie, tout comme d'autres espèces de grands herbivores (Stuart et Lister 2011; Diedrich 2014). Ce portrait a été confirmé par des ratios isotopiques étendus (Bocherens, Drucker, et al. 2011), qui peuvent être le signe d'une spécialisation individuelle qui est souvent observable chez les chasseurs solitaires (Bolnick, Yang, et al. 2002; Bolnick, Svanbäck, et al. 2007; Bocherens, Drucker, et al. 2011). Cependant, même si les valeurs laissent à penser que le lion des cavernes pouvait avoir un tableau de chasse très large, il a tout de même été constaté isotopiquement que ces derniers préféraient le renne (Bocherens, Drucker, et al. 2011).

Pour ce qui est des hyènes des cavernes, il a été établi isotopiquement qu'elles n'avaient pas de préférence pour une proie en particulier, et qu'elles consommaient un peu de toutes les grandes

proies de mammifères terrestres dans des proportions équivalentes (Bocherens 2015). D'après les accumulations d'os laissées par les hyènes dans leurs abris, ainsi que les traces laissées sur les vestiges osseux récupérés en contexte archéologique et paléontologique, il a été possible de faire l'hypothèse qu'elles chassaient et/ou récupéraient, à la fois les restes de chevaux, de bisons, de cervidés, de rhinocéros laineux, de mammoths, d'ours des cavernes et même d'hominines (*Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*) (Diedrich 2014).

Pour le cas d'*Homo neanderthalensis*, on découvre qu'il a une alimentation stable avec un apport soutenu et considérable de tissu animal comme les chevaux (Bocherens, Fizet, et al. 1991), les aurochs et les bisons (Richards, Taylor, et al. 2008; Daujeard, Vettese, et al. 2019), ainsi que de grands herbivores, comme les mammoths et les rhinocéros laineux, préférant les proies habitant les milieux ouverts (Bocherens, Billiou, et al. 1999, 2001; Bocherens, Drucker, et al. 2005; Bocherens 2009; Wißing, Rougier, et al. 2019), et ce jusqu'à leur disparition quelque temps après la dispersion d'*Homo sapiens* (Bocherens et Drucker 2003; Richards et Trinkaus 2009). *Homo neanderthalensis* pouvait consommer les cerfs géants (*Mégaloceros giganteus*), les lagomorphes et même les cerfs élaphe (Holliday et Churchill 2006; Daujeard, Vettese, et al. 2019), mais qu'il avait un intérêt manifeste pour le renne (Wißing, Rougier, et al. 2019; Daujeard, Vettese, et al. 2019).

Comme les membres de la guilda sont aussi des animaux sympatriques, il est normal que leur régime alimentaire soit marqué par de grands chevauchements (Palomares et Caro 1999); les écosystèmes ayant abrité la communauté alimentaire présentaient une forte densité de prédateurs par rapport aux proies disponibles, comme en témoignent les fractures dentaires retrouvées sur certains vestiges de carnivores, ce qui confirme que la compétition devait y être intense et que les confrontations intra et inter-espèces devaient y être fréquentes (Ripple et Van Valkenburgh 2010; Van Valkenburgh, Hayward, et al. 2016). Comme en témoigne la chasse systématique de ces derniers par *Homo sapiens* à travers le Paléolithique supérieur pour récupérer leur peau, créer des outils et des ornements à partir de leurs os ou de leurs dents (Kitagawa, Krönneck, et al. 2012; Bocherens, Drucker, et al. 2015; Camarós, Münzel, et al. 2016; Germonpré, Galetova, et al. 2017; Baumann, Wong, et al. 2020; Wojtal, Svoboda, et al. 2020). En plus, l'*Homo sapiens* privilégiait les mêmes abris que certains membres de la guilda, ce qui

augmentait les probabilités d'interactions compétitives, comme il est possible de l'observer à travers les occupations en alternance de certains abris sous roche et grottes (Camarós, Münzel, et al. 2016).

Chapitre 3 – Méthodologie

Les *Homo sapiens* ne sont pas les premiers primates carnivores à avoir fait intrusion dans la guildes des carnivores de l'ouest de la steppe à mammouth européenne. En effet, les *Homo neanderthalensis* habitent les lieux depuis plusieurs centaines de milliers d'années (Hublin 2009) et les analyses archéologiques tentent de confirmer qu'il s'agissait aussi d'un consommateur régulier de tissu animal (Bocherens, Fizet, et al. 1991; Bocherens et Drucker 2003) et donc, un membre de la guildes des carnivores. En tant que primate carnivore, il est possible d'émettre l'hypothèse que l'*Homo sapiens* pourrait avoir revêtu un rôle fonctionnel semblable à celui d'*Homo neanderthalensis* et d'avoir été au sein de la guildes des carnivores de l'ouest de la steppe à mammouth européenne une espèce redondante. Même si l'ajout d'un nouveau nœud affecte directement la structure du réseau trophique, la nature de la dispersion humaine, à travers l'optique de l'écologie de l'invasion biologique, pourrait être qualifiée de bénigne, si ses altérations amènent peu ou pas d'impact au sein de la guildes et que l'espèce invasive endosse par le fait même un rôle redondant au sein de la communauté (Barbault et Atramentowicz 2010; Jackson, Wasserman, et al. 2017; McCue, Javal, et al. 2020).

Pour la réalisation de ce travail, il sera tenté de répondre à la question suivante :

Quel est l'impact et la nature de la dispersion humaine sur la guildes des carnivores selon les différentes périodes culturelles du Paléolithique supérieur entre 42 et 12 ka avant aujourd'hui?

Afin de répondre à cette question, le postulat de base sur lequel seront édifiées les hypothèses de recherche sera que l'*Homo sapiens* de l'ouest de la steppe à mammouth au Paléolithique supérieur était une espèce redondante au sein de leur guildes des carnivores. De ce fait, la dispersion humaine serait associée à une nature bénigne, car elle mènerait peu ou pas d'impact sur la communauté d'alimentation. Ce postulat sera vérifié à l'aide des analyses isotopiques qui permettront de statuer sur la nature de la dispersion humaine et des impacts possiblement générés par cette dernière (Jackson, Donohue, et al. 2012; McCue, Javal, et al. 2020).

Dans les sections suivantes, il sera question du corpus de la recherche et des tests statistiques avec lesquels les faunes et les *Homo sapiens* du Paléolithique supérieur seront analysés, ainsi que l'énumération des hypothèses de recherche.

4.1 Le corpus

Le corpus de cette recherche consiste en une base de données regroupant un ensemble d'information culturelle, écologique et chimique issu des publications scientifiques des quarante dernières années. Couvrant la durée de 57 ka à 12 ka avant aujourd'hui, la base de données comprend 1696 spécimens pour lesquelles des valeurs isotopiques du carbone et de l'azote qui respectaient les critères de sélection ont été compilées.

4.1.1 Critères de sélection

Pour être sélectionnées, les recherches à l'étude devaient présenter des rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}\%$), de l'azote ($\delta^{15}\text{N}\%$) tiré du collagène dentaire ou osseux des faunes mammaliennes et des hominines du Paléolithique supérieur et de la fin du Paléolithique moyen.

L'âge de la publication scientifique n'est pas un critère d'exclusion, puisque les techniques d'analyse du collagène sont restées les mêmes depuis l'avènement de la datation au carbone, vers la fin des années 1970 (Richards 2019). Ce qui est primordial à l'inclusion de données dans ce corpus est la qualité du collagène utilisé; le rapport atomique C/N s'il est compris entre 2,9 et 3,6 permet de savoir que ce dernier n'a pas été contaminé par les éléments extérieurs et qu'il est possible de se fier aux résultats qui lui sont associés (Richards 2019; Ben-David et Flaherty 2012; Ambrose 1990). Pour cette raison, les résultats des analyses qui respectent ce rendement carbone/azote seront préférés.

4.2 L'analyse SIBER – Les métriques de Layman

Les métriques de Layman (2007) seront appliquées afin de faire des inférences à partir de la taille, de l'étendue et de l'emplacement des niches isotopique de chacun des membres de la guilda des carnivores dans l'espace bivarié. Le progiciel SIBER (pour *Stable Isotope Bayesian Ellipses in R*) (Jackson, Inger, et al. 2011), du programme pour statistique R, permettra d'apprécier de possibles impacts de la dispersion humaine pour chaque groupe retenu pour cette recherche.

Ces derniers ont été formés selon la période culturelle à laquelle ils sont associés, ainsi qu'à leur appartenance phylogénétique la plus exclusive possible, c'est à dire, à l'espèce ou au genre. Ils se déclinent ainsi : **Canis** (*Canis lupus*, *Canis familiaris* et *Canis* sp.) (voir en **annexe** « Le groupe *Canis* ») **Vulpes** (*Vulpes lagopus*, *Vulpes Vulpes* et *Vulpes* sp.) (voir en **annexe** « Le groupe *Vulpes* »), **Ursus arctos**, **Panthera spelaea**, **Crocota crocuta spelaea**, **Homo neanderthalensis**, **Homo sapiens** (voir **Tableau 31**, en annexe). Un Test Mardia de normalité multivariée a été appliqué pour s'assurer que les données étaient bien distribuées de façon normale (**Figure 71**, en annexe) pour ainsi respecter les critères d'application de l'analyse (Jackson et Parnell 2021).

En ce qui concerne la classification des membres de la guilda des carnivores, les spécimens qui étaient associés à une culture lithique ou une autre par les constatations sur le terrain, étaient de facto incorporés au groupe désigné à cette dernière. Pour cette recherche, les cultures lithiques néanderthaliennes du Paléolithique moyen étaient intégrées à la période culturelle 0 (PC0), la culture lithique moustérienne tardive, protoaurignacienne, châtelperronienne et aurignacienne à la période culturelle 1 (PC1), la culture lithique gravettienne et gravettienne moyenne à la période culturelle 2 (PC2) et la culture badegoulienne, creswellienne, federmesseriennne, hamburgienne, protomagdalénienne et magdalénienne (à raclette, ancienne, moyenne, supérieure, finale, supérieure finale, tardive, II, III, 0) à la période culturelle 3 (PC3). Pour les spécimens n'ayant pas été associés à une culture particulière lors de la fouille, les datations au carbone calibrées étaient utilisées pour les regrouper selon l'échelle de temps suivante : PC0 de ~60 à 42 ka, PC1 de ~42 à 32 ka, PC2 de ~32 à 22 ka et la PC3 de ~17 à 12 ka. Pour la trame de ~22 à 17 ka, il n'y a pas suffisamment de spécimens membres de la guilda des carnivores ($n=1$) pour procéder à une analyse des données isotopiques. Dans les cas où une date calibrée pour un spécimen n'était pas disponible, le site OxCal (version 4.4) de l'Université d'Oxford (« OxCal Project » 2022) a été consulté afin d'obtenir ces dernières à partir des données de datation au carbone brutes.

Le progiciel SIBER du programme statistique R permettra d'obtenir les valeurs des métriques de Layman (2007) à l'échelle de la communauté : l'aire de l'ellipse standard corrigée (SEAc), la distance entre la plus grande et la plus petite valeur d'azote et du carbone (NR et CR), l'aire totale (TA), la distance moyenne au centre de masse ou centroïde (CD), la distance moyenne du plus

proche voisin (NND) et l'écart-type de la distance du plus proche voisin (SDNND). Les premiers paramètres sont des mesures d'étendue et d'espacement sur le graphique bivarié $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$ et les deux derniers représentent la position relative des membres de la guildes des carnivores l'un par rapport à l'autre dans l'espace-niche, ce qui permettra de calculer l'envergure de la redondance trophique.

Les métriques de Layman (2007) selon une approche bayésienne de l'espace δ (Jackson, Inger, et al. 2011) sont utilisées pour caractériser la niche isotopique d'un individu, d'une espèce ou d'une communauté. Cela permet de faire des déductions sur le degré de spécialisation alimentaire, par le fait que plus une niche isotopique est large et plus l'organisme, l'espèce ou la communauté est susceptible d'avoir un régime alimentaire généraliste, inversement, plus l'aire totale (TA pour *total area*) de celle-ci est petite et plus le régime alimentaire a dû être spécialisé (Bearhop, Adams, et al. 2004; Layman, Arrington, et al. 2007; Newsome, Martinez del Rio, et al. 2007; Jackson, Inger, et al. 2011). La taille de la TA étant influencée par les valeurs extrêmes le long des limites de la niche, par l'écart isotopique entre les ressources consommées et par la taille de l'échantillon, des alternatives ont été proposées pour pallier ces limites statistiques (Layman, Arrington, et al. 2007; Newsome, Martinez del Rio, et al. 2007; Jackson, Inger, et al. 2011). Cependant, la TA est tout de même utile pour calculer la distance moyenne du plus proche voisin (NND pour *mean nearest neighbour distance*) et elle est employée comme indicateur de l'étendue totale de la diversité trophique au sein d'un réseau, puisque la perte d'espèce chez les consommateurs primaire est perceptible via la surface de l'enveloppe convexe qui diminue dans le temps (Layman, Arrington, et al. 2007).

Afin de faire des analyses de la largeur des niches, il est préférable d'utiliser l'aire de l'ellipse standard corrigée (SEA_c pour *area of the standard ellipse and the sample size corrected*) qui est plus robuste que la TA. En effet, comme il a été sommairement présenté précédemment, plusieurs problèmes affectent cette dernière. Par exemple, un animal se nourrissant de deux types d'aliments différents, mais que ces derniers sont diamétralement opposés sur le graphique, cela laissera à penser que cet individu a un régime massivement généraliste, alors qu'il ne serait ici question que d'un intervalle important entre les valeurs isotopiques de deux ressources préférées (Newsome, Martinez del Rio, et al. 2007). Aussi, la TA est sensible aux valeurs extrêmes,

car celles-ci augmentent la surface de l'enveloppe convexe, sans que cela soit nécessairement une représentation de la réalité de l'individu, de la population ou de la communauté (Newsome, Martinez del Rio, et al. 2007; Jackson, Inger, et al. 2011). En même temps, elle est aussi influencée par la taille de l'échantillon, étant donné que chaque valeur isotopique supplémentaire est susceptible d'élargir l'aire de l'enveloppe convexe (Jackson, Inger, et al. 2011). L'ellipse standard au maximum de vraisemblance, quant à elle, comprend toujours 40% de toutes les données d'un échantillon (la proportion des valeurs isotopiques dans l'échantillon est le meilleur estimé de la probabilité de ces valeurs pour un individu, une espèce ou une communauté) (Batschelet 1981) et permet contrer l'effet négatif qu'amène la comparaison de groupe avec des tailles d'échantillons différentes (Jackson, Inger, et al. 2011). Finalement, pour remédier à la réalité du terrain et à la disponibilité du matériel isotopique, un correctif (c) est ajouté pour permettre de comparer des groupes de petite taille tout en évitant la sous-estimation de la SEA (Jackson, Inger, et al. 2011). Grâce à cette mesure de SEAc, on pourra calculer l'aire de chevauchement des niches isotopiques.

Effectivement, il sera aussi possible d'obtenir un indicatif plus fiable qu'avec la TA de la comparaison des largeurs de niche et du degré de spécialisation alimentaire, mais en plus, en mesurant le chevauchement entre elles, on pourra connaître le niveau de compétition probable entre les groupes (Jackson, Donohue, et al. 2012). Cependant, lorsque les valeurs de TA augmentent au niveau de la communauté, cela peut toutefois être le signe d'une tendance à diversification des sources alimentaires des membres, ce qui suggère une diminution de l'accessibilité à une ou plusieurs ressources (Layman, Arrington, et al. 2007).

Les intervalles des valeurs δC et δN (soit $\delta x_{\max} - \delta x_{\min}$) sont aussi sensibles aux valeurs à extrêmes aux limites de l'enveloppe convexe, mais elles sont tout de même employées pour caractériser la structure verticale du réseau et mesurer le degré de diversité trophique dans le cas de la NR (pour *nitrogen range*), où des niveaux trophiques plus élevés se reflètent par un grand intervalle de δN chez les consommateurs (Layman, Arrington, et al. 2007). Dans les cas où le CR (pour *carbon-range*) augmente, c'est le signe de la présence de plusieurs ressources basales affichant des valeurs variables; ce qui laisse croire à une diversification des niches à la base du réseau trophique (Layman, Arrington, et al. 2007). La distance moyenne au centre de masse ou centroïde (CD pour

mean distance to the centroid) permet de constater la distance euclidienne moyenne de chaque valeur par rapport au centre de la niche et de faire des inférences sur le degré moyen de diversité trophique et des changements dans la composition du régime alimentaire de l'individu, de la population ou de la communauté, par l'analyse bayésienne (Layman, Arrington, et al. 2007; Layman, Araujo, et al. 2012; Jackson, Donohue, et al. 2012). Si le centroïde se déplace dans le temps, il laisse à penser qu'il existe une utilisation différente des ressources chez l'individu ou la population, et si les valeurs sont positionnées loin du centroïde, cela indiquera que le régime alimentaire de certains a tendance à se spécialiser par rapport au reste du groupe (Layman, Arrington, et al. 2007; Layman, Araujo, et al. 2012; Jackson, Donohue, et al. 2012). La distance moyenne du plus proche voisin (NND pour *mean nearest neighbour distance*) est la moyenne des distances euclidienne par rapport au plus proche voisin de chaque individu dans le groupe et elle permettra de connaître la densité globale du peuplement de l'espèce ou de la communauté (Layman, Arrington, et al. 2007). Au niveau de la communauté, si la NND diminue dans le temps, cela indiquera une redondance trophique (présence d'individus avec des niveaux trophiques semblables) accrue et donc le signe confirmant que les espèces de l'analyse, au niveau individuel, ont dû être en compétition de façon plus ou moins importante selon la fluctuation de la métrique (Jackson, Donohue, et al. 2012). L'écart-type de la distance du plus proche voisin (SDNND pour *standard deviation of the nearest neighbour distance*) est aussi une mesure de la régularité de la densité spatiale et du tassement, qui est encore moins influencée par la taille de l'échantillon, et donc plus robuste que le NND. Avec un score de SDNND bas, on peut estimer une distribution plus uniforme des niches, ce qui indique de la redondance trophique (Layman, Arrington, et al. 2007).

4.3 L'analyse MixSIAR - Modèles de mélanges isotopiques bayésiens

Le progiciel MixSIAR du programme statistique R facilite la création et l'exécution de modèles de mélanges bayésiens pour analyser les données de traceurs biologiques comme les isotopes stables, et ainsi estimer les proportions des contributions des proies (sources) à un mélange (consommateur). Cette méthode permet, entre autres, d'observer s'il y a des changements dans les régimes alimentaires des organismes dans le contexte des invasions biologiques (Jackson, Donohue, et al. 2012).

La reconstruction de la composition du régime alimentaire par les modèles de mélanges bayésiens permet de faire des déductions sur l'alimentation à partir des rapports isotopiques du carbone et de l'azote et ainsi indiquer les préférences alimentaires d'un individu, d'une population ou d'une communauté (Fry 2006; Moore et Semmens 2008; Phillips 2012; Stock, Jackson, et al. 2018). En anthropologie, cette approche statistique a été souvent appliquée en archéologie pour reconstruire le régime alimentaire d'*Homo sapiens* et d'*Homo neanderthalensis* (Bocherens et Drucker 2003; Drucker et Henry-Gambier 2005; Bocherens, Drucker, et al. 2005, 2015; Wißing, Rougier, et al. 2016), ainsi qu'en primatologie afin d'en connaître plus sur les préférences alimentaires et des primates non humains actuels (Codron, Lee-Thorp, et al. 2008), par exemple.

Les analyses de modèles de mélanges s'appuient sur la prémisse que la composition isotopique alimentaire d'un consommateur sera un mélange de la composition isotopique de celle de son alimentation (Phillips 2012; Stock, Jackson, et al. 2018). En ce sens, on présume que les composantes alimentaires (les sources) sont isotopiquement distinctes, que ces dernières sont incorporées dans les tissus de manière prévisible et statistiquement mesurable, permettant ainsi de déduire mathématiquement de la contribution relative de chaque source au régime alimentaire d'un consommateur, et ce, selon des degrés d'incertitude variables (Cheung et Szpak 2021). Les mathématiques bayésiennes permettent l'intégration de données « informatives *à priori* » et de créer de manière itérative toutes les combinaisons de la contribution possible de chacune des sources alimentaires, et ainsi de calculer pour chacune d'elles, les valeurs isotopiques attendues qu'un consommateur afficherait s'il avait un tel régime alimentaire (Moore et Semmens 2008; Phillips 2012; Stock, Jackson, et al. 2018). Additionnées aux facteurs de discrimination trophique, qui permet de prendre en compte l'écart existant entre le niveau trophique herbivore et carnivore, ces valeurs isotopiques attendues sont comparées à celles des individus, de la population ou de la communauté sous analyse et des intervalles de confiance sont générés, quantifiant la contribution relative de différentes sources à un mélange (Moore et Semmens 2008; Phillips 2012; Stock, Jackson, et al. 2018). Afin de générer une analyse statistique robuste, la longueur de la chaîne MCMC (Markov Chain Monte Carlo) sera fixée à 1 000 000 avec un burn-in de 500 000 en 3 chaînes.

4.3.1 Les consommateurs

Comme il a été possible de le constater dans la section sur l'analyse SIBER, les membres de la guildes des carnivores ont été regroupés selon des ensembles taxonomiques cohérents (Stock, Jackson, et al. 2018) ainsi que par les périodes culturelles permettant d'observer si l'une entre elle est liée à des altérations dans la guildes des carnivores de l'ouest de la steppe à mammoth au Paléolithique supérieur. Pour cette analyse par le progiciel MixSIAR du logiciel statistique R, les mêmes groupes seront à nouveau testés afin de connaître à quel ensemble de clades- sources est associée chacune de leur signature isotopique.

4.3.2 Les stades isotopiques de l'oxygène

À l'instar de l'analyse SIBER, les résultats obtenus des tests MixSIAR seront inévitablement influencés par les variations climatiques qui ont marqué les milliers d'années incluses dans cette recherche. Pour cela, les stades isotopiques de l'oxygène (OIS pour *oxygen isotope stages*) seront utilisés pour regrouper les valeurs isotopiques des sources-clades. Les OIS sont une chronologie isotopique qui permet de déduire les températures globales moyennes en mesurant le rapport entre les isotopes légers et lourds de l'oxygène dans des carottes prélevées des glaces ou des fonds marins (Pisias, Martinson, et al. 1984). Des compilations de données ont permis de rendre compte de l'alternance des stades froids (glaciaire) et tempérés (interglaciaire) à travers l'histoire de la planète et de situer les stades isotopiques de l'oxygène 3 (~57-29 ka) et 2 (~29-12 ka) (Lisiecki et Raymo 2005b, 2005a) entre les périodes de la préhistoire du Paléolithique moyen (~350 à 42 Ka) et du Paléolithique supérieur (~42 à 12 ka). En effet, la dernière portion du Paléolithique moyen (~57-42 ka) ainsi que le premier tiers du Paléolithique supérieur (~42 à 32 ka), couvre le stade isotopique de l'oxygène 3 (OIS 3 pour *oxygen isotope stage 3*) et est marqué par des températures changeantes, mais plutôt clémentes (Huber, Leuenberger, et al. 2006). Tandis que les trois derniers quarts du Paléolithique supérieur – le stade isotopique de l'oxygène 2 (OIS 2 : pour *oxygen isotope stage 2*) – affichent un climat froid et sec (Wetterich, Meyer, et al. 2021). Pour cela, les faunes herbivores qui seront ajoutées au groupe des clades-sources alimentaires dans l'analyse de la fraction protéinique bayésienne seront réparties selon le stade isotopique auquel elles appartiennent, afin de recréer des iso-espaces les plus logiques et écologiquement réalistes (Phillips, Newsome, et Gregg 2005). Comme l'accumulation des isotopes stables du

carbone et de l'azote dans les ressources basales est affectée par le climat (Fry 2006), classer les données isotopiques des spécimens – qui représentent les ressources primaires dans le réseau trophique – selon le stade isotopique de l'oxygène correspondant, permettra de ce fait de créer des iso-espaces isotopiquement cohérents pour la réalisation des analyses MixSIAR.

4.3.3 Facteurs de discrimination trophique

Pour cette recherche, il a été choisi d'utiliser le facteur de discrimination trophique élaboré sur les loups gris (*Canis lupus*) du Paléolithique supérieur (1,1 $\delta^{13}\text{C}$, 0,2 SD, 3,8 $\delta^{15}\text{N}$, 1,1 SD) (Bocherens, Drucker, et al. 2015) et qui a été repris pour analyser les vestiges des lions des cavernes (*Panthera spelaea*) de la même époque (Kirillova, Tiunov, et al. 2015).

4.3.4 Tests de diagnostics de la convergence du modèle

Pour confirmer que la convergence des modèles bayésiens a bien été rencontrée, deux tests de diagnostics seront appliqués : le test de Gelman-Rubin, qui demande des valeurs inférieures à 1,1 et le test Geweke, où l'on veut que plus moins de 5% des valeurs soient rejetées (Stock 2020). Ce sont des tests de convergence univariés, où le premier est généralement préféré vu sa précision dans son application et son interprétation, ce qui n'est pas le cas avec le deuxième (Cowles et Carlin 1996; Stock 2020). Toutefois, en appliquant les deux tests, la convergence des modèles produits pourra être confirmée.

Les méthodes de mélanges isotopiques bayésiens permettent aussi de connaître si le modèle a bien performé ou si au contraire, il a eu peine à différencier certains clades sources entre eux. Pour cela, un diagramme matriciel diagnostique sera généré, où il sera précisé l'intensité de la corrélation entre deux sources. Ce diagramme est créé en jumelant des valeurs simulées des proportions alimentaires extraites par toutes les itérations du processus MCMC et propose des amalgames dans les cas où deux clades sources ont des valeurs isotopiques très proches. Par exemple, une forte corrélation positive indiquera que pour régler le problème rencontré, le modèle propose de considérer la consommation du premier clade-source comme nécessitant, dans une certaine proportion, d'être associé à la consommation du deuxième. Lorsque la corrélation est négative, le modèle évite l'embuche en suggérant la consommation de l'un ou l'autre des deux clades sources impliqués, mais pas les deux en même temps (Inger, Jackson, et

al. 2010). Pour le bien de cette recherche, les corrélations positives et négatives de plus de 0,40 seront présentées et considérées pour l'interprétation des résultats.

4.3.5 Les sources alimentaires : les clades-sources

Les sources alimentaires retenues pour les analyses MixSIAR étaient les clades d'herbivores mammaliens qui étaient présents lors du Paléolithique moyen et du Paléolithique supérieur. Pour obtenir des résultats plus significatif écologiquement, les taxons ont été regroupés selon leur appartenance taxonomique ainsi qu'au taxon le plus exclusif, afin de former des unités logiques, cohérentes et distinctives (Phillips, Newsome, et Gregg 2005).

Ainsi cette recherche comprend les clades-sources **Bovina** (*Bos primigenius*, *Bison priscus*, *Bison* sp. *Bos/Bison*), **Cervus** (*Cervus elaphus*), **Elephantini** (*Mammuthus meridionalis*, *Mammuthus primigenius*, *Mammuthus* sp et *Palaeoloxodon antiquus*), **Equus** (*Equus* sp. *Equus caballus mosbachensis*, *Equus caballus*, *Equus caballus germaticus*, *Equus caballus ferus*), **Glires** (*Dicrostonyx* sp., *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus lemmus*, *Lepus arcticus*, *Lepus europaeus*, *Lepus* sp., *Lepus timidus*, *Marmota marmota*, *Microtus arvalis*, *Microtus agrestis* et *Spermophilus major*), et **Rangifer** (*Rangifer tarandus*). Ces clades-sources ont été classés selon le stade isotopique de l'oxygène auquel ils sont associés (**Tableau 3**).

Afin de s'assurer de la validité des résultats pour les modèles de mélanges bayésiens, les espèces sources seront regroupées selon l'unité taxonomique la plus parcimonieuse pour ainsi obtenir des résultats plus logiques (Phillips, Newsome, et Gregg 2005). Comme certaines espèces sont semblables morphologiquement, par exemple les bisons (*Bison* sp.) et les aurochs (*Bos primigenius*), les analyses zooarchéologiques ne peuvent pas toujours identifier les restes appartenant à l'un ou à l'autre (Hillson 2016). Considérant ceci, les données isotopiques des taxons *Bison priscus*, *Bison* sp., *Bos primigenius*, *Bos/Bison* et Large bovid seront réunies sous la tribu *Bovina*, ce qui fait que ce groupe a une certaine signification biologique, il est logique et exclusif. Cette même méthode a été appliquée pour d'autres espèces sources dont il était possible de réunir sous une unité taxonomique cohérence.

Espèces (n)	OIS (n)	Unité taxonomique (n)	Niveau taxonomique
<i>Bison priscus</i> (17) <i>Bison</i> sp. (8) <i>Bos primigenius</i> (32) <i>Bos/Bison</i> (86) <i>Large bovid</i> (8)	OIS 2 (67) OIS3 (84)	<i>Bovina</i> (151)	Sous-tribu
<i>Cervus elaphus</i> (109)	OIS 2 (46) OIS3 (63)	<i>Cervus</i> (109)	Genre
<i>Mammuthus primigenius</i> (88) <i>Mammuthus</i> sp. (3) <i>Palaeoloxodon antiquus</i> (11)	OIS 2 (40) OIS3 (62)	<i>Elephantini</i> (102)	Tribu
<i>Equus caballus germaticus</i> (25) <i>Equus caballus mosbachensis</i> (15) <i>Equus caballus</i> sp. (51) <i>Equus ferus</i> (29) <i>Equus</i> sp. (305)	OIS 2 (243) OIS3 (182)	<i>Equus</i> (425)	Genre
<i>Dicrostonyx torquatus</i> (1) <i>Dicrostonyx</i> sp. (10) <i>Lemmus lemmus</i> (18) <i>Lepus arcticus</i> (4) <i>Lepus europaeus</i> (1) <i>Lepus timidus</i> (17) <i>Lepus</i> sp. (12) <i>Marmota marmota</i> (1) <i>Microtus arvalis/agrestis</i> (15) <i>Spermophilus major</i> (4)	OIS 2 (41) OIS3 (42)	<i>Glires</i> (83)	Clade comprenant l'ordre <i>Rodentia</i> et l'ordre <i>Lagomorpha</i>
<i>Rangifer tarandus</i>	OIS 2 (326) OIS3 (138)	<i>Rangifer</i> (464)	Genre

Tableau 3. – Listes des espèces selon le clade-source et le stage isotopique de l'oxygène.

Pour chacun de ces groupes, des tests de PERMANOVA (**Tableau 38** et **39**, en annexe), une analyse multivariée permutacionnelle de la variance (Anderson 2001), exécutés à l'aide du programme PAST version 4.07b (Hammer, Harper, et Ryan 2001), afin de connaître si ces regroupements ont une signature isotopique distinctive (Gannes, Martínez del Rio, et Koch 1998; Phillips, Newsome, et Gregg 2005; Layman, Araujo, et al. 2012; Phillips 2012; Phillips, Inger, et al. 2014; L'Hérault 2018; Guerrero et Rogers 2020).

4.4 Hypothèses de recherche

Comme il a été nommé précédemment, le postulat, sur lequel s'édifieront les hypothèses de recherche, sera que les *Homo sapiens* de l'ouest de la steppe à mammoth européenne au

Paléolithique supérieur étaient considérés comme une espèce redondante et que de ce fait, il sera possible d'affirmer que la dispersion humaine était de nature bénigne.

En plus, des analyses de fractionnement protéinique de mélanges bayésiens permettront de confirmer ou d'infirmer de la modification du comportement par l'impact sur les régimes alimentaires. Tous ces scores seront comparés entre ceux du contexte initial (PC0) et les différentes périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3). À ce titre, pour la réalisation de cette recherche, une variation égale ou plus grande de $\pm 10\%$ devra être constatée, entre les scores de la période initiale (PC0) et ceux des périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), pour conclure d'un impact sur la communauté. En effet, comme le calcul des métriques Layman est appliqué à un seul niveau taxonomique, il est attendu que les variations entre les résultats des analyses seront minces. Pour cela, les écarts entre les scores des différentes périodes culturelles (PC1, PC2 et PC3) et la période initiale (PC0) seront vérifiés de façon proportionnelle, c'est-à-dire que ces derniers seront accompagnés du pourcentage d'augmentation ou de diminution du score par rapport à celui de la PC0.

4.4.1 Le contexte de la dispersion humaine

4.4.1.1 Maintien ou changement de la diversité

L'étendue des valeurs d'azote et de carbone (NR et CR), l'aire totale (TA) et la distance moyenne au centre de masse (CD) sont des indicateurs permettant de mesurer le niveau de diversité trophique et de juger si la dispersion humaine a pu impacter la guildes des carnivores sur cet aspect. Comme l'espèce redondante joue un rôle fonctionnel similaire à celui des autres membres de la guildes, ces métriques resteront stables, puisque cette dernière n'affecte pas la diversité trophique (NR), celles des consommateurs primaires et des ressources basales (CR) et pas non plus l'occupation de l'espace niche (TA et CD).

Hypothèse 1

H1₀: La dispersion humaine maintient la diversité trophique de la guildes des carnivores.

$$NR_{PC0} = NR_{PC1, PC2, PC3}$$

$$CR_{PC0} = CR_{PC1, PC2, PC3}$$

$$TA_{PC0} = TA_{PC1, PC2, PC3}$$

$$CD_{PC0} \leq CD_{PC1, PC2, PC3}$$

H1₁: La dispersion humaine altère la diversité trophique de la guildes des carnivores.

$$NR_{p0} \neq NR_{PC1, PC2, PC3}$$

$$CR_{p0} \neq CR_{PC1, PC2, PC3}$$

$$TA_{p0} \neq TA_{PC1, PC2, PC3}$$

$$CD_{p0} > CD_{PC1, PC2, PC3}$$

4.4.1.2 Maintien ou augmentation de la compétition

L'arrivée d'un nouveau membre dans la guildes crée inévitablement de nouveaux nœuds dans le réseau trophique et ces interactions qui peuvent augmenter les niveaux de compétition (Jackson, Wasserman, et al. 2017). Lors d'une invasion biologique bénigne, il est usuel que la nouvelle espèce adopte les mêmes rôles fonctionnels et écosystémiques au sein de la guildes et que cela augmente quelque peu la compétition. Toutefois, cette compétition ne devrait pas affecter le fonctionnement et la structure de la communauté (Barbault et Atramentowicz 2010).

Les métriques de Layman (NND et SDNND)

Selon les prédictions de Layman, Arrington et al. (2007), les scores de la moyenne du plus proche voisin (NND) et l'écart-type du plus proche voisin (SDNND) devraient diminuer à l'arrivée d'une espèce redondante, car elle tente de réduire l'espace entre les valeurs isotopiques des membres de la communauté sur le graphique bivarié. Toutefois, l'intensité cette compétition ne devra pas excéder ce qui est attendu lors de l'invasion d'une espèce redondante, sans quoi elle affecterait la structure et la fonction de la guildes. Pour cela, l'interprétation de ces résultats se fera en deux temps. Premièrement, on répondra à l'hypothèse neutre, à savoir si les groupes d'*Homo sapiens* des différentes périodes culturelles de la dispersion humaine ont revêtu un rôle fonctionnel similaire ou pas à ceux des autres membres de la guildes. Dans le cas où l'hypothèse neutre sera acceptée, il sera déterminé si cette espèce redondante engendre plus de compétition que lors

d'une invasion de nature bénigne. Comme le SDNND est statistiquement plus robuste que la NND, celui-ci aura préséance sur cette dernière, si leurs derniers ne sont pas en concordance.

Comme il a été nommé précédemment, il a été décidé qu'une diminution de moins de 10 % devra être constatée entre la période initiale (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) pour accepter de l'hypothèse neutre voulant que les *Homo sapiens* en tant qu'espèce redondante aient mené à de la compétition au sein de la guilda. Dans les cas où ces métriques sont liées à une diminution proportionnelle de 10 % et plus, il a été choisi de considérer alors que les niveaux de compétition excèdent ce qui est attendu dans les cas de l'invasion d'une espèce redondante. Lorsque les scores des métriques augmenteront ou resteront identiques, l'hypothèse neutre sera rejetée, car cela sera le signe que les *Homo sapiens* n'étaient pas une espèce redondante, et qu'ils s'occupaient un espace niche qui leur était propre.

Le niveau de chevauchement de l'aire de l'ellipse standard corrigée (\cap SEAc)

Afin de détecter si la dispersion humaine est associée à l'invasion d'une espèce redondante ou pas, le niveau de chevauchement de l'aire de l'ellipse standard corrigée (\cap SEAc) a été créé. Ce dernier a pour but d'explorer si la fonction et la structure de la communauté d'alimentation ont été affectées au-delà de ce qui est attendu lors de l'invasion d'une espèce redondante. Lorsque deux niches isotopiques se chevauchent, il est estimé qu'il a eu probablement compétition entre ces groupes, car les signaux isotopiques de leur régime alimentaire respectif sont semblables (Jackson, Donohue, et al. 2012). Pour la réalisation de ce travail, ces chevauchements seront caractérisés comme des relations coévolutives de type compétitives, étant donné les niveaux intenses de concurrence au sein de la guilda (Polis, Myers, et Holt 1989; Palomares et Caro 1999; Tannerfeldt, Elmhagen, et Angerbjörn 2002; Wilson et Wolkovich 2011; Pereira, Owen-Smith, et Moleón 2014; Périquet, Mapendere, et al. 2016), par opposition aux relations coévolutives facilitantes.

Pour ce faire, le chevauchement entre les niches isotopiques de tous les membres de la guilda des carnivores sera mesuré et transformé en proportion (%). Lorsque le résultat sera compris entre 100 % et 60 %, le niveau du chevauchement sera considéré comme étant élevé, quand elles afficheront des valeurs entre 59 % et 30 %, le chevauchement sera défini comme moyen et pour

les scores entre 29 % et 1 %, le niveau sera considéré comme faible. Dans les cas où il n’y aurait pas de chevauchement entre les niches isotopiques, la relation entre les deux membres sera considérée comme étant neutre. Une fois les chevauchements classés selon le niveau d’intensité, il sera possible de déterminer en comparant de façon proportionnelle les scores obtenus de la dispersion humaine à ceux de la période initiale (PC0). Encore une fois, il a été décidé qu’une variation d’au moins +10 % des scores des relations d’intensité élevée sera nécessaire entre la période initiale (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) pour statuer de changements dans la fonction et la structure de la communauté d’alimentation.

Les principales relations coévolutives chez les membres de la guilda (PRC)

Pour cet indice, il sera aussi tenté de constater si la structure et la fonction de la guilda ont été affectées par une compétition qui excède ce qui est attendu lors de l’invasion d’une espèce redondante. En effet, celle-ci permettra d’identifier si les relations coévolutives de niveau élevé sont les mêmes entre la période précédant la dispersion (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3). Ainsi, il sera possible de voir les changements des dynamiques de compétition entre les membres de la guilda des carnivores.

Hypothèse 2

H2₀ : La dispersion d’*Homo sapiens* augmente la compétition

$$\begin{aligned} NND_{p0} &> NND_{PC1, PC2, PC3} \\ SDNND_{p0} &\geq SDNND_{PC1, PC2, PC3} \\ \cap SEAC_{p0} &< \cap SEAC_{PC1, PC2, PC3} \\ PRC_{p0} &= PRC_{PC1, PC2, PC3} \end{aligned}$$

H2₁ : La dispersion d’*Homo sapiens* n’affecte pas la compétition.

$$\begin{aligned} NND_{p0} &\leq NND_{PC1, PC2, PC3} \\ SDNND_{p0} &< SDNND_{PC1, PC2, PC3} \\ \cap SEAC_{p0} &\geq \cap SEAC_{PC1, PC2, PC3} \\ PRC_{p0} &\neq PRC_{PC1, PC2, PC3} \end{aligned}$$

4.4.1.3 Maintien ou changements des comportements

Comme il a été discuté précédemment, lors d’une invasion de nature maligne, des changements de comportement seront perceptibles à travers la modification de la stratégie de subsistance (généraliste ou spécialisée) et par des préférences alimentaires différentes (Jackson, Wasserman,

et al. 2017). Cependant, lorsqu'il est question de l'invasion biologique d'une espèce redondante, on ne constatera pas de changement dans le comportement chez les espèces locales (Jackson, Donohue, et al. 2012). Les indices tels que l'aire de l'ellipse standard corrigée pour chacune des période culturelle (SEAc *périodes*) et les préférences de régime alimentaire (PRA) ont été créés afin de conclure ou non d'altération dans le comportement des membres de la guild.

L'aire de l'ellipse standard corrigée par période culturelle (SEAc périodes)

Les valeurs de l'aire de l'ellipse standard corrigée pour toutes périodes culturelles (PC0, PC1, PC2, PC3) seront comparées à celle de la période initiale (PC0), afin de déterminer si des changements ont eu lieu au niveau des stratégies alimentaires (spécialisées ou généralisées). Une diminution ou une augmentation de la SEAc *périodes* peut indiquer qu'une espèce tente de se spécialiser sur un aliment en particulier ou bien qu'elle cherche à étendre son menu en s'alimentant de façon plus généraliste (Bearhop, Adams, et al. 2004; Layman, Quattrochi, et al. 2007).

Les préférences de régime alimentaire des membres de la guild (PRA)

En utilisant les modèles de mélanges bayésiens et le progiciel MixSIAR (Stock et Semmens 2016), il sera possible de connaître, grâce à des intervalles de confiance, quels sont les clades-sources de cette étude qui détiennent les valeurs isotopiques les plus susceptibles de se ressembler au portrait alimentaire des membres de la guild des carnivores. Pour chacune des périodes culturelles et pour chacun membre de la guild, le clade-source avec la moyenne et l'intervalle de confiance les plus importants sera identifié comme préférence alimentaire. Il sera alors possible de constater du maintien ou du changement de comportement en ce qui a trait aux préférences du régime alimentaire entre la période initiale (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3).

Comme il a été expliqué précédemment, le progiciel MixSIAR, par le diagramme matriciel, peut dans certains cas ne pas être en mesure de discriminer entre deux clades-sources. Pour cela, le diagramme matriciel diagnostique pourra proposer de considérer certains clades-sources comme des mélanges. Par exemple, le programme pourra identifier que le clade-source A est le préféré du groupe des *Canis*, tandis que le diagramme matriciel diagnostique ajoutera à cette interprétation qu'il faut envisager celui-ci comme mélange avec le clade-source B. Dans d'autres cas, le

programme pourrait identifier le clade-source B comme étant la préférence, mais devra lui aussi être considéré comme un mélange avec le clade-source A. En ce sens, quand viendra le temps de comparer les préférences de chaque membre de la guilda des périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) avec celles qui étaient en vigueur lors de la période initiale (PC0), ces mélanges de clades-sources poseront la question, s'il y a là différence du pas dans les régimes alimentaires. Effectivement, si un membre affiche pour le clade-source *Bovina* la moyenne d'intervalle de confiance la plus haute à la période initiale (PC0), mais que l'on doit considérer ce dernier comme un mélange avec le groupe des *Glires* à la période culturelle 2, a-t-il eu un changement dans les préférences alimentaires? Pour répondre à ce genre d'ambiguïté, il a été décidé pour la réalisation de ce travail de considérer qu'entre la période initiale (PC0) qui affiche une préférence pour le clade-source A et la période culturelle 2 (PC2) qui en démontre une pour le clade-source A qui est considéré comme un mélange du clade-source A et du clade-source B, qu'il n'y a pas de différence entre les deux. Quand le clade-source B est identifié comme la préférence, mais que ce dernier est aussi un mélange du clade-source B et du clade-source A, il a été choisi de considérer qu'il n'y a pas de différence non plus avec la période initiale, même si celle-ci avait pointé le clade-source A comme ayant une moyenne d'intervalle de confiance la plus haute.

Hypothèse 3

H3₀: La dispersion d'*Homo sapiens* n'amène pas de changement de comportement.

$$\begin{aligned} SEAc_{période_{p0}} &= SEAc_{période_{PC1, PC2, PC3}} \\ PRA_{p0} &= PRA_{PC1, PC2, PC3} \end{aligned}$$

H3₁: La dispersion d'*Homo sapiens* amène des changements de comportement

$$\begin{aligned} SEAc_{période_{p0}} &\neq SEAc_{période_{PC1, PC2, PC3}} \\ PRA_{p0} &\neq PRA_{PC1, PC2, PC3} \end{aligned}$$

4.4.2 La nature de la dispersion selon la période culturelle

Dans le cas où il sera possible d'établir que la dispersion humaine a impacté la guilda des carnivores, les scores pour chacun des indices et des paramètres précédents seront compilés selon leur adéquation avec la prémisse voulant que l'*Homo sapiens* ait adopté un rôle fonctionnel redondant au sein de la guilda des carnivores. Il sera estimé dans le cadre de cette recherche

qu'une invasion maligne devra être associée à au moins deux impacts de deux catégories d'impacts différentes, au niveau de la diversité, la compétition et le comportement, pour conclure que la dispersion humaine au Paléolithique supérieur était de nature maligne.

Puisque les techno-complexes sont des réponses évolutives aux défis que pose l'environnement, la période culturelle identifiée comme étant associée à plus d'impacts sur la communauté sera déterminée.

4.4.3 Qu'en est-il du contexte de la prédomestication?

Grâce aux méthodes d'analyses isotopiques du carbone et de l'azote, un portrait de la réalité écologique sera estimé du contexte prédomestication. Comme il a été esquissé précédemment, l'idée centrale des deux théories principales sur la domestication du loup gris se concentre sur l'intentionnalité du processus. En effet, d'un côté on considère que les humains ont sciemment engagé et aboutit au processus de domestication, et ce, en contrôlant la reproduction de certains individus (Germonpré, Van den Broeck, et al. 2021), tandis que les autres ont avancé qu'à force de relations coévolutives, certains loups gris ont développé une tolérance à la présence humaine, et que ce sont ces individus qui se sont reproduits entre eux jusqu'à l'apparition d'une espèce domestiquée (Morey et Jeger 2015, 2017).

Sous l'optique de la théorie de la construction de niche, la domestication est une voie empruntée par certaines espèces pour coloniser la niche humaine; une coévolution avec les humains (Smith 2007a, 2007b, 2011b, 2011a). Effectivement, ce serait à travers les activités d'occupation du territoire que les humains auraient favorisé la stabilité ou la création de certains milieux, ou des végétaux et des animaux auraient profité de ces conditions pour prospérer (Smith 2007a, 2011a, 2011b). Par exemple, on sait que certains membres de la guildes des carnivores peuvent profiter des sentiers, des routes et de leurs infrastructures pour augmenter leur potentiel de chasse, ainsi que pour parcourir et accéder à de nouveaux territoires (Stander 1998; Mata, Bencini, et al. 2015; Raiter, Hobbs, et al. 2018). Les techno-complexes humains du Paléolithique supérieur ont pu être associés à des patrons d'occupation du territoire qui auraient favorisé, par l'utilisation récurrente de piste ou de sentiers, par exemple, le déplacement et le succès de certains animaux, mais aussi par l'utilisation du feu, pour l'aménagement de certains lieux stratégiques, pour libérer le

paysage, favoriser la pousse de certaines plantes et ainsi créer un nouveau milieu propice à l'installation d'espèces animales (Smith 2007a, 2007b, 2011b, 2011a), comme le loup gris. En effet, comme il a été nommé précédemment, les humains en tant que membre de l'ordre des Primates peuvent aussi être des disperseurs de proies ainsi que des producteurs de déchets végétaux, ce qui peut profiter à certains membres de la guilde, mais aussi aux loups gris, qui sont aussi connus pour se nourrir de certains fruits (Fejklová, Červený, et al. 2004). En lien avec les activités de construction de niche pouvant amener une espèce à coloniser la niche écologique humaine, il importe de nommer qu'en tant que producteurs de déchets corporels, les humains peuvent fournir une source de nutriments supplémentaire par leurs excréments. En effet, les matières fécales humaines sont l'une des sources alimentaires les plus importantes pour les chiens errants de nos jours (Butler, Brown, et Du Toit 2018). Il est de ce fait possible d'estimer que les loups gris du Paléolithique supérieur auraient pu avoir plusieurs avantages écologiques à investir la niche humaine lors de la dispersion.

Généralement, les partisans de la théorie de la capture de louveteaux partagent l'idée que les premiers événements de domestication aient eu lieu lors des phases culturelles associées à l'Aurignacien ou au Gravettien (Germonpré, Sablin, et al. 2009; Ovodov, Crockford, et al. 2011; Germonpré, Sablin, et al. 2013; Germonpré, Galetova, et al. 2017), tandis que l'idée générale la théorie des relations coévolutives les lie généralement aux techno-complexes associés à la culture magdalénienne (Napierala et Uerpmann 2012; Boudadi-Maligne, Mallye, et al. 2012; Baumann, Pfrengle, et al. 2021), même si l'idée que le processus ait pu commencer plus tôt n'est pas écartée non plus (Morey et Jeger 2015). Il importe de souligner que l'approche de la domestication par relations coévolutives n'exclut pas que l'adoption de louveteaux ait pu participer au processus de domestication, seulement elle n'est pas que le seul moteur du phénomène (Morey et Jeger 2015).

Pour cela, des résultats concordants avec la théorie du développement de relations coévolutives et de l'approche de la construction de niche devront démontrer la présence d'impacts globalisés sur tout le groupe des *Canis*. Puisque la colonisation de la niche humaine n'implique pas de barrières à la reproduction entre ceux qui l'investissent et ceux qui y gravitent (Morey et Jeger 2015), les impacts de la dispersion humaine devraient se répercuter sur l'ensemble du groupe des *Canis* et ainsi être observables isotopiquement. Pour cela, l'observation de changements de

préférences alimentaires ou d'indices laissant croire au développement d'une relation coévolutive entre le groupe des *Canis* et des *Homo sapiens* pourrait participer à une meilleure compréhension du processus de la domestication, mais aussi à identifier si un techno-complexe en particulier y est lié.

Chapitre 5 – Résultats

Au cours de ce chapitre, il sera d'abord question des résultats obtenus à partir des mesures de largeur et d'étendue au niveau de la communauté et pour chacun des membres de la guildes des carnivores. Ensuite, les données obtenues lors des analyses de mélanges bayésiens de proportions protéiniques seront présentées avant de passer aux interprétations et de la discussion de ces dernières au chapitre suivant.

5.1 Les mesures de largeur et d'étendue de l'analyse SIBER

5.1.1 La période culturelle 0 (PC0)

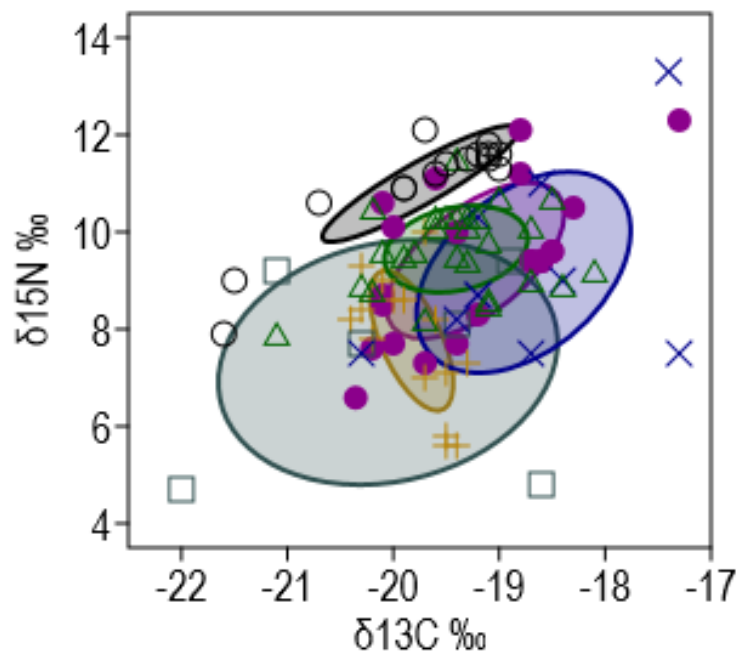


Figure 4. – Graphique bivarié des ellipses standards au maximum de vraisemblance des membres de la guildes des carnivores à la PC0. (*Canis* : \bullet , *Vulpes* : $+$, *Ursus arctos* : \square , *Panthera spelaea* : \times , *Crocota crocota spelaea* : Δ et *Homo neanderthalensis* : \circ)

La taille des niches isotopiques

Le graphique bivarié de la **Figure 4** affiche un portrait des ellipses standards au maximum de vraisemblance des niches isotopiques des membres de la guildes des carnivores, avant la

dispersion d'*Homo sapiens* dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne au Paléolithique supérieur.

La niche isotopique d'*Ursus arctos* est celle qui est la plus grande avec une superficie de l'ellipse standard corrigée de 10,7 ‰² (**Tableau 4**), ce qui est presque le double de l'aire de la seconde plus importante niche qui est occupée par *Panthera spelaea* (5,5 ‰²) et le triple de la troisième niche la plus large représentée par les *Canis* (3,2 ‰²).

Les niches isotopiques les plus limitées sont celles des *Crocota crocuta spelaea* avec une taille de l'ellipse standard corrigée de 1,7 ‰² ainsi que des *Vulpes* et des *Homo neanderthalensis* qui ont tous les deux une superficie semblable de 1,3 ‰² et 1,4 ‰² respectivement.

L'aire des ellipses standards corrigées des membres de guildes en ‰²

<i>Canis</i>	3.2
<i>Vulpes</i>	1.3
<i>Ursus arctos</i>	10.7
<i>Panthera spelaea</i>	5.5
<i>Crocota crocuta spelaea</i>	1.8
<i>Homo neanderthalensis</i>	1.4

Tableau 4. – L'aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes pour la PCO en ‰².

Le chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (∩ SEAc)

En ce qui concerne le chevauchement des surfaces des ellipses standards corrigées entre les membres de la guildes des carnivores à la PCO, on remarque que la niche isotopique des *Canis* est recouverte à 75 % par celle des *Panthera spelaea*, à 48 % par le groupe des *Ursus arctos* et à 45 % pour les *Crocota crocuta spelaea* (**Figure 5**).

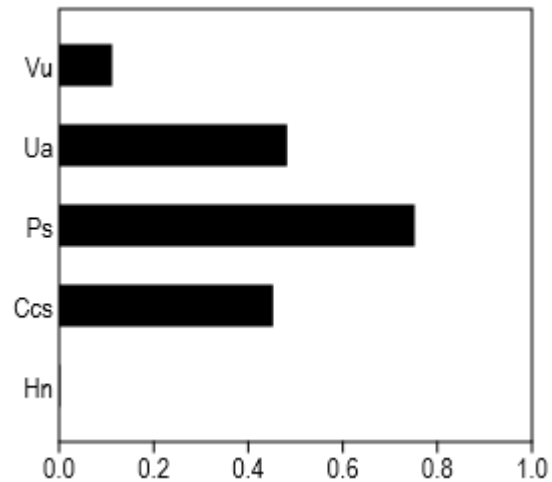


Figure 5. – Chevauchement de la niche des *Canis* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PCO). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpini*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)

Cependant, on peut voir qu'il y a un faible chevauchement avec le groupe *Vulpes* (11 %), mais pas avec les *Homo neanderthalensis*.

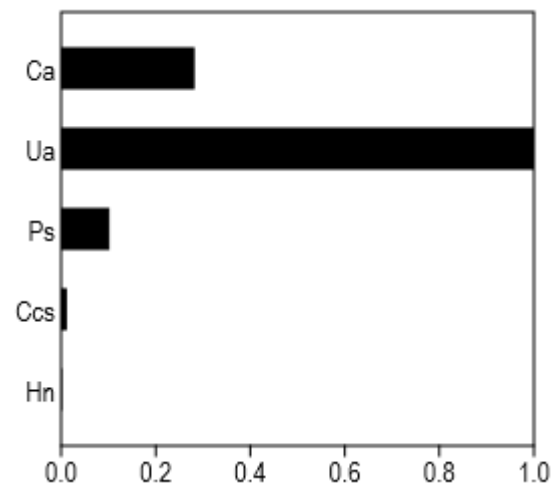


Figure 6. – Chevauchement de la niche des *Vulpes* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PCO). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)

Pour le groupe des *Vulpes*, leur niche à la PCO est entièrement recouverte par celle des *Ursus arctos* avec un chevauchement de 100 % (**Figure 6**). Il est aussi possible de voir un chevauchement de 28 % avec le groupe des *Canis*, un de 10 % avec les *Panthera spelaea* et de

1 % pour le groupe des *Crocota crocuta spelaea*. Tout comme pour le groupe des *Canis*, on n'observe aucun chevauchement par les *Homo neanderthalensis*.

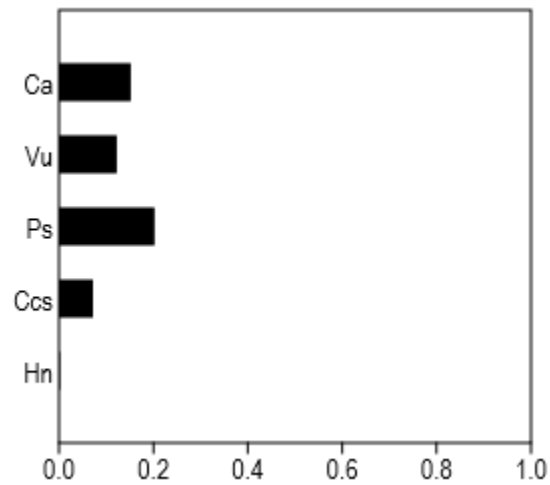


Figure 7. – Chevauchement de la niche des *Ursus arctos* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PC0). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)

Contrairement à ce qui avait été vu pour le groupe des *Vulpes*, les *Ursus arctos* démontrent proportionnellement peu de chevauchement (**Figure 7**). En effet, le recouvrement de niche le plus important est celui du groupe des *Panthera spelaea* avec un chevauchement de 20 %. Il est aussi possible d'établir un chevauchement de 15 % avec les *Canis*, 12 % avec les *Vulpes* et 7 % *Crocota crocuta spelaea*. Tout comme il a été possible de le découvrir pour les deux autres membres de la guildes précédents, on ne constate aucun chevauchement avec le groupe des *Homo neanderthalensis* pour les *Ursus arctos*.

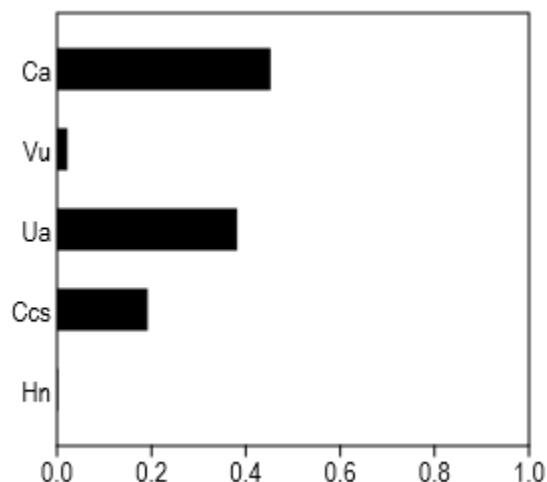


Figure 8. – Chevauchement de la niche des *Panthera spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PC0). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocota spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)

Dans le cas des *Panthera spelaea*, il a été établi que les groupes *Canis* et *Ursus arctos* ont généré un recouvrement de 45 % et 38 % respectivement (**Figure 8**). Il est aussi possible de noter que les *Crocota crocota spelaea* sont associées à un chevauchement de 19 %, tandis que les *Vulpes* recouvrent la niche isotopique des *Panthera spelaea* de 2 %. Enfin, on ne remarque aussi pour ce membre, aucun recouvrement avec le groupe *Homo neanderthalensis*.

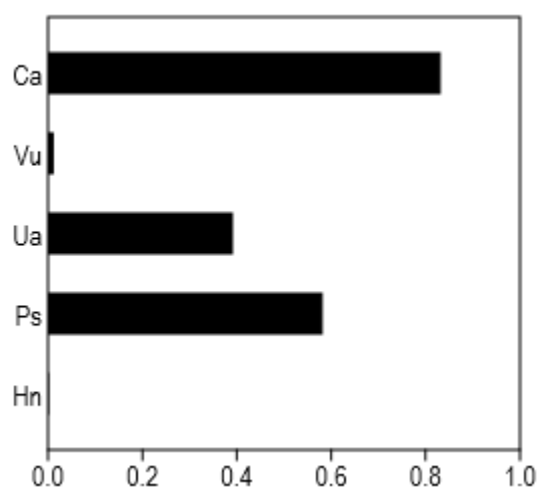


Figure 9. – Chevauchement de la niche des *Crocota crocota spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la période initiale (PC0). (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocota spelaea* et Hn : *Homo neanderthalensis*)

Du côté du groupe des *Crocota crocuta spelaea*, il a été possible de confirmer l'existence d'un chevauchement de 83 % avec les *Canis*, un de 58 % avec les *Panthera spelaea* et un autre de 39 % avec le groupe des *Ursus arctos* (**Figure 9**). On peut aussi constater un recouvrement de seulement 1 % avec le groupe des *Vulpes*, et de 0% pour les *Homo neanderthalensis*, comme il a été possible de le voir pour tous les autres membres avant *Crocota crocuta spelaea*.

Pour ce qui est du groupe des *Homo neanderthalensis*, on ne note, comme il a été présenté à travers les résultats des autres membres de la guilde des carnivores, aucun recouvrement de leur niche isotopique à la période initiale (PC0).

5.1.2 La période culturelle 1 (PC1)

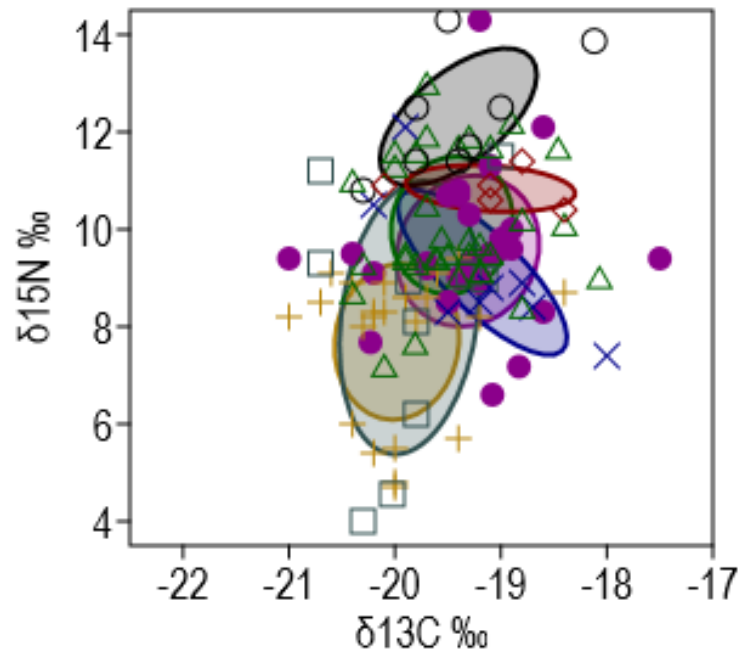


Figure 10. – Graphique bivarié des ellipses standards au maximum de vraisemblance des membres de la guildes des carnivores à la PC1. (*Canis* : ●, *Vulpes* : +, *Ursus arctos* : □, *Panthera spelaea* : X, *Crocuta crocuta spelaea* : Δ, *Homo neanderthalensis* : ○ et *Homo sapiens* : ◇)

La taille des niches isotopiques

Le graphique bivarié de la **Figure 10** permet de constater que la niche isotopique d'*Ursus arctos* est toujours la plus large, mais elle a maintenant une taille de 5,2 ‰² (**Tableau 5**). La deuxième niche isotopique en importance au niveau de l'aire de l'ellipse standard corrigée est celle des *Canis* qui dépasse quelque peu la niche des *Vulpes* (2,8 ‰²), des *Crocuta Crocuta spelaea* (2,5 ‰²), et des *Panthera spelaea* (2,3 ‰²) avec une superficie de 3,3 ‰². Les deux plus petites niches isotopiques sont celles des *Homo*, où la niche néanderthalienne est au moins deux fois plus grande que la niche humaine (1,0 ‰²) avec une taille de 2,3 ‰².

L'aire des ellipses standards corrigées des membres de guildes en ‰²

<i>Canis</i>	3.3
<i>Vulpes</i>	2.8
<i>Ursus arctos</i>	5.2
<i>Panthera spelaea</i>	2.3
<i>Crocota crocuta spelaea</i>	2.5
<i>Homo neanderthalensis</i>	2.3
<i>Homo sapiens</i>	1.0

Tableau 5. – L'aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes pour la PC1 en ‰².

Le chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (\cap SEAc)

À propos du chevauchement des ellipses standards corrigées des niches isotopiques entre les membres de la guildes des carnivores de la période culturelle 1, il est possible d'apercevoir que la niche isotopique des *Canis* est principalement recouverte par celle des *Crocota Crocuta spelaea* avec un chevauchement de 61% (**Figure 11**).

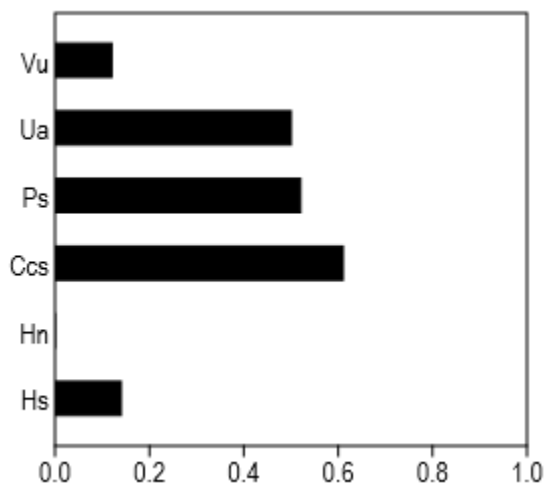


Figure 11. – Chevauchement de la niche des *Canis* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1 (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*).

Il faut aussi noter le recouvrement de 52 % par les *Panthera spelaea*, ainsi qu'un autre de 50 % de la part des *Ursus arctos*. Pour ce qui est des groupes des *Homo sapiens* et des *Vulpes*, leurs niches surplombent celle des *Canis* avec un recouvrement de 14 % et 12 %, respectivement.

Finalement, comme il a été permis de le rendre compte lors de la période initiale (PC0), on ne note aucun chevauchement avec le groupe des *Homo neanderthalensis*.

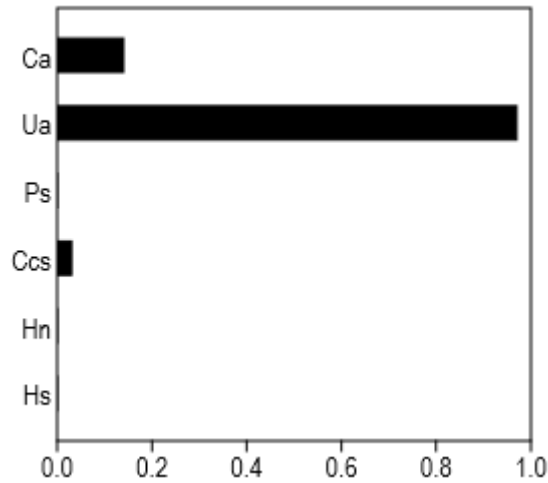


Figure 12. – Chevauchement de la niche des *Vulpes* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*)

Pour le groupe des *Vulpes*, on voit que la niche isotopique des *Ursus arctos* englobe encore une fois la majorité de leur espace niche avec un chevauchement de 97 % (**Figure 12**). Il faut aussi nommer la contribution des groupes *Canis* et *Crocuta crocuta spelaea* au recouvrement de la niche isotopique des *Vulpes* de la période culturelle 1 (PC1) avec un chevauchement de 14 % et 3 %, respectivement. Finalement, on ne remarque aucun recouvrement avec les groupes *Panthera spelaea*, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*.

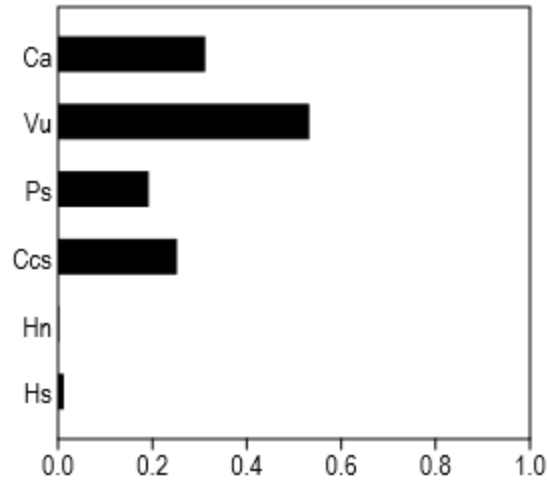


Figure 13. – Chevauchement de la niche des *Ursus arctos* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*)

En ce qui concerne les *Ursus arctos*, les niches des *Vulpes* et des *Canis* sont celles qui ont le plus d'importance dans leur espace de niche isotopique avec un chevauchement de 53 % et 31 %, respectivement (**Figure 13**). Il est aussi permis de constater que les groupes des *Crocota crocuta spelaea* (25 %), des *Panthera spelaea* (19 %) et des *Homo sapiens* (1 %) ont aussi exercé un recouvrement de la niche isotopique de la période culturelle 1 (PC1) des *Ursus arctos*. Enfin, il est encore possible de ne remarquer aucun chevauchement de la part du groupe des *Homo neanderthalensis*.

Pour ce qui est du groupe des *Panthera spelaea*, on voit un recouvrement de leur niche de 72 % avec les *Canis* (**Figure 14**). Il y a aussi des chevauchements notables entre celui-ci et les *Crocota crocuta spelaea* (52 %) et *Ursus arctos* (42 %), mais aucun n'est observé avec les *Vulpes*, les *Homo neanderthalensis* et les *Homo sapiens*.

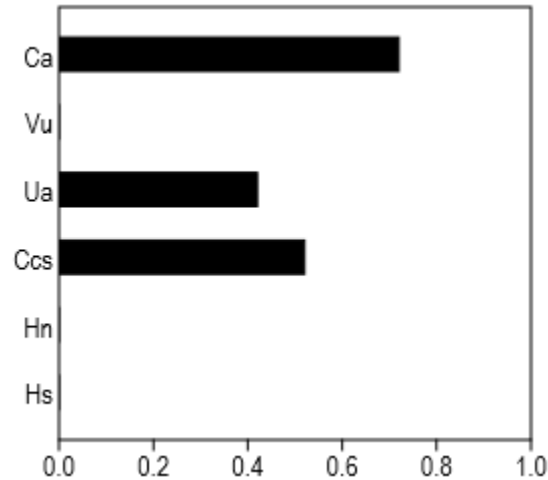


Figure 14. – Chevauchement de la niche des *Panthera spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*)

Dans le cas du groupe des *Crocota crocuta spelaea* de la période culturelle 1 (PC1), on peut observer un chevauchement de 82 % de l'espace de niche par le groupe des *Canis* (**Figure 15**).

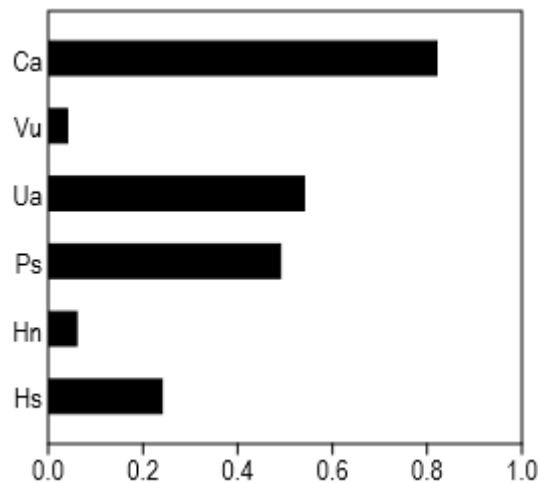


Figure 15. – Chevauchement de la niche des *Crocota crocuta spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*)

On a pu statuer que les niches des *Ursus arctos* et des *Panthera spelaea* surplombaient celle des *Crocota crocuta spelaea* dans des proportions de 54 % et 49 %, respectivement. Des chevauchements par les *Homo sapiens* (24 %), les *Homo neanderthalensis* (6 %) et les *Vulpes* (4 %)

ont aussi été observés, ce qui fait en sorte que tous les membres de la guilde des carnivores de la période culturelle 1 (PC1) superposent celle des *Crocota crocuta spelaea*.

Concernant les *Homo neanderthalensis*, on ne décèle que du recouvrement de leur espace de niche isotopique par les *Crocota crocuta spelaea* (6 %) et les *Homo sapiens* (2 %), mais pas pour tous les autres: les groupes des *Canis*, des *Vulpes*, des *Ursus arctos* et des *Panthera spelaea* (**Figure 16**).

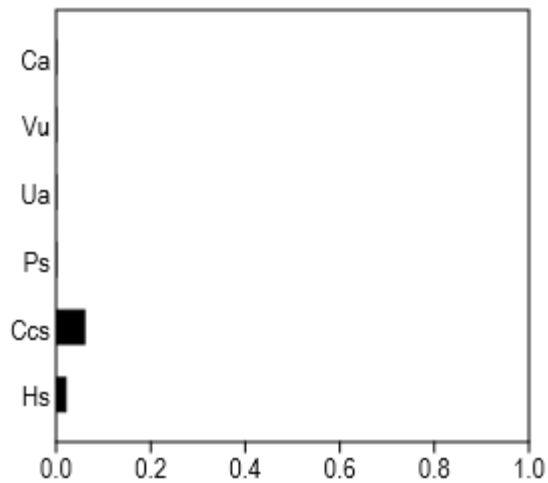


Figure 16. – Chevauchement de la niche des *Homo neanderthalensis* par les membres de la guilde des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*)

Finalement, pour ce qui se rapporte au groupe *Homo sapiens*, on signale un recouvrement de 60 % avec les *Crocota crocuta spelaea* et un de 47 % avec les *Canis* (**Figure 17**).

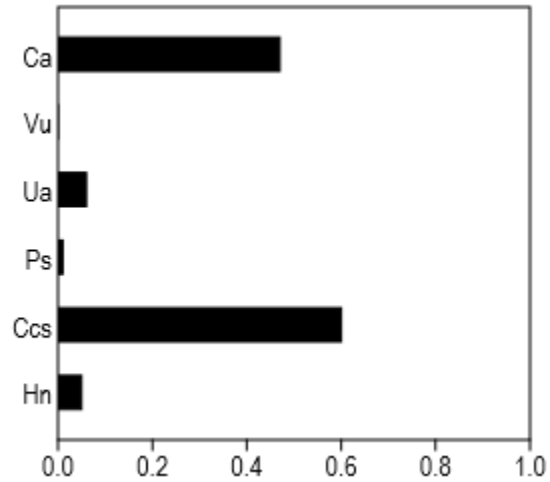


Figure 17. – Chevauchement de la niche des *Homo sapiens* par les membres de la guilde des carnivores à la PC1. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocuta crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*)

Les groupes des *Ursus arctos* (6 %), *Homo neanderthalensis* (5 %) et les *Panthera spelaea* (1 %) exercent aussi du chevauchement de la niche *Homo sapiens*, mais pas celui des *Vulpes*.

5.1.3 La période culturelle 2 (PC2)

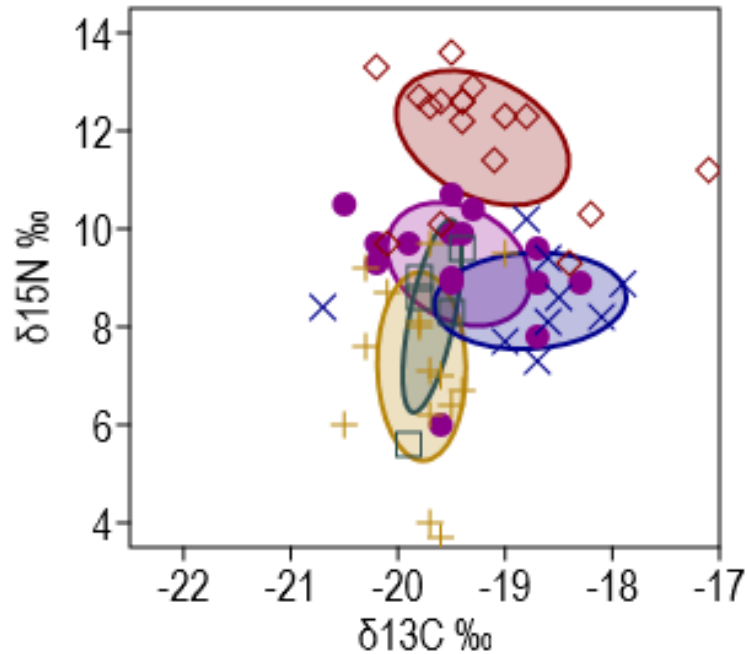


Figure 18. – Graphique bivarié des ellipses standards au maximum de vraisemblance des membres de la guildes des carnivores à la PC2. (*Canis* : ●, *Vulpes* : +, *Ursus arctos* : □, *Panthera spelaea* : X et *Homo sapiens* : ◇)

La taille des niches isotopiques

Le graphique bivarié de la **Figure 18** quant à lui représente la perte de deux espèces et la diminution du nombre des membres de la guildes des carnivores (**Tableau 6**).

L'aire des ellipses standards corrigées des membres de guildes en ‰²

<i>Canis</i>	2.4
<i>Vulpes</i>	2.3
<i>Ursus arctos</i>	1.1
<i>Panthera spelaea</i>	2.5
<i>Homo sapiens</i>	3.1

Tableau 6. – L'aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes pour la PC2 en ‰².

L'aire de l'ellipse standard corrigée des *Homo sapiens* est la plus grande, avec une taille de 3,1 ‰², suivis de la niche isotopique des *Panthera spelaea* (2,5 ‰²), des *Canis* (2,4 ‰²) et des *Vulpes*

(2,3 ‰²). La plus petite niche isotopique de la guildes des carnivores est celle de l'Ursus arctos avec une superficie de 1,1 ‰².

Le chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (\cap SEAc)

Concernant le chevauchement des niches isotopiques entre les membres de la guildes pour la période culturelle 2 (PC2), on voit que pour le groupe des *Canis*, le chevauchement des ellipses standards corrigées le plus important provient des *Panthera spelaea* avec une superposition de 35 % (Figure 19).

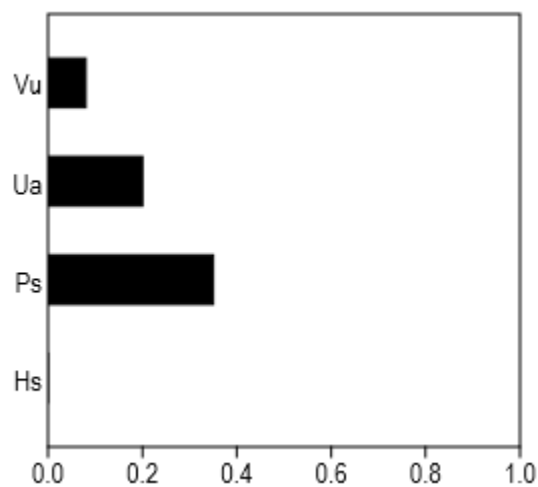


Figure 19. – Chevauchement de la niche des *Canis* par les membres de la guildes des carnivores à la PC2. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

Les résultats indiquent aussi l'existence de chevauchement de la part des groupes *Ursus arctos* (20 %) et *Vulpes* (8 %), mais aucun n'a été noté par celui des *Homo sapiens*.

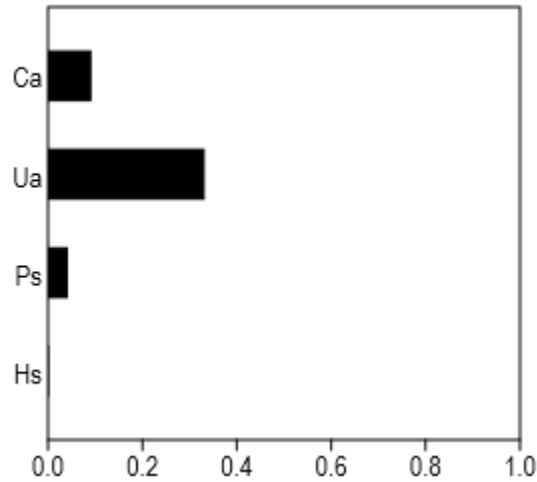


Figure 20. – Chevauchement de la niche des *Vulpes* par les membres de la guildes des carnivores à la PC2. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

Du côté des *Vulpes*, la niche isotopique des *Ursus arctos* recouvre la leur avec 33 % de chevauchement. Les *Canis* et les *Panthera spelaea* surplombent aussi leur espace niche de 9 % et de 4 %, respectivement, ce qui n'est pas le cas pour *Homo sapiens* qui est en dehors de celle-ci (**Figure 20**).

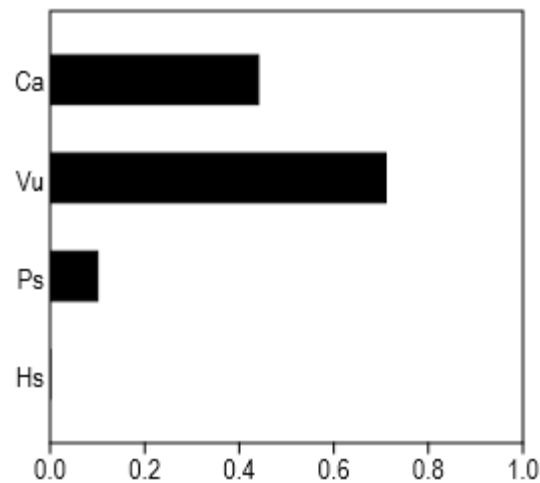


Figure 21. – Chevauchement de la niche des *Ursus arctos* par les membres de la guildes des carnivores à la PC2. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

Pour les chevauchements en lien avec l'espace niche des *Ursus arctos*, on aperçoit que le groupe des *Vulpes* recouvre la leur à 71 % (**Figure 21**). Les *Canis* (44 %) et les *Panthera spelaea* (10 %)

superposent aussi cette dernière, mais pas les *Homo sapiens* qui tout comme pour les niches isotopiques des membres précédents n'exercent aucun recouvrement.

Dans le cas des *Panthera spelaea*, on peut noter que la superficie de leur niche est recouverte à 33 % de celle des *Canis*, à 5 % par les *Ursus arctos* et à 4 % par les *Vulpes* (**Figure 22**). On ne note aucun chevauchement avec l'espace de niche des *Homo sapiens*.

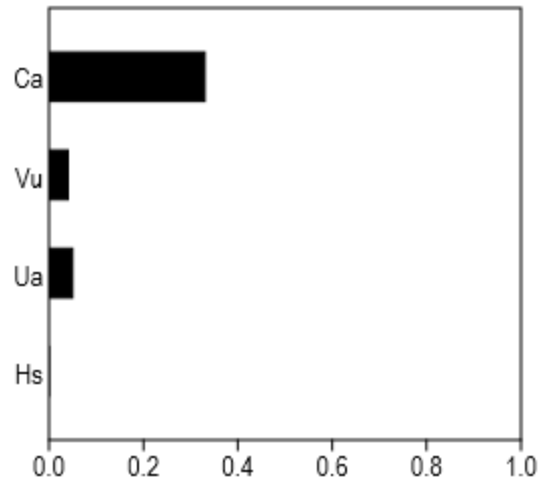


Figure 22. – Chevauchement de la niche des *Panthera spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la PC2. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

Enfin, l'espace niche occupé par les *Homo sapiens* à la période culturelle 2 n'est surplombé par aucune autre ellipse standard corrigée de membres de la guildes des carnivores, comme il a été possible de le remarquer à travers les descriptions de chevauchement des membres présentées précédemment.

5.1.4 La période culturelle 3 (PC3)

La taille des niches isotopiques

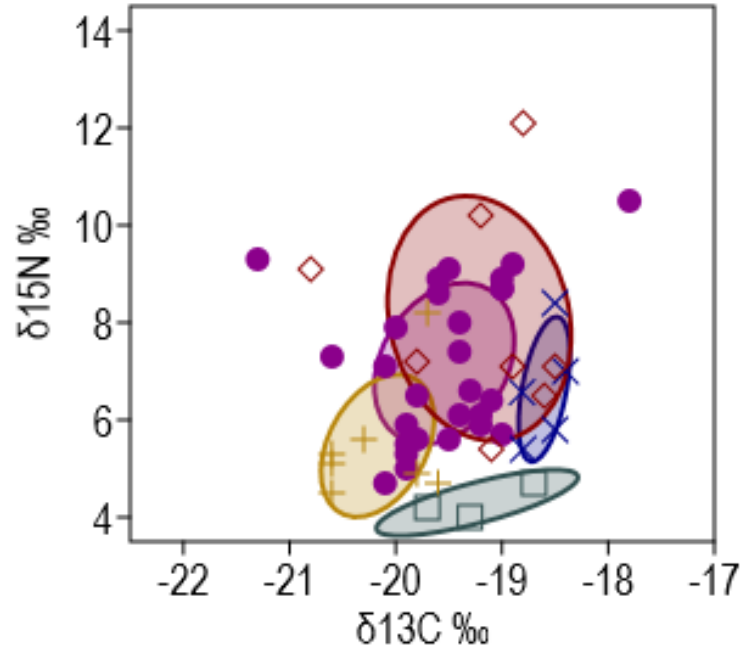


Figure 23. – Graphique bivarié des ellipses standards au maximum de vraisemblance des membres de la guildes des carnivores à la PC3. (*Canis* : ●, *Vulpes* : +, *Ursus arctos* : □, *Panthera spelaea* : X et *Homo sapiens* : ◇)

Pour la période culturelle 3 (PC3) du Paléolithique supérieur dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne (**Figure 23**), le groupe *Homo sapiens* occupe la niche isotopique la plus large avec une taille de 6,1 ‰² (**Tableau 7**).

L'aire des ellipses standards corrigées des membres de guildes en ‰²

<i>Canis</i>	3.2
<i>Vulpes</i>	2.0
<i>Ursus arctos</i>	0.7
<i>Panthera spelaea</i>	0.8
<i>Homo sapiens</i>	6.1

Tableau 7. – L'aire des ellipses standards corrigées des membres de la guildes pour la PC3 en ‰².

La superficie de l'ellipse standard corrigée des *Canis* est la deuxième en importance avec une aire de 3,2 ‰², suivie de celle des *Vulpes* (2,0 ‰²). Les deux plus petites niches isotopiques sont celles des *Panthera spelaea* (0,8 ‰²) et des *Ursus arctos* (0,7 ‰²).

Le chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (n SEAc)

En ce qui concerne le chevauchement des ellipses standards corrigées entre les membres de la guildes des carnivores à la période culturelle 3 (PC3) (**Figure 24**), il est possible de remarquer que la niche isotopique des *Homo sapiens* superpose celle des *Canis* avec un chevauchement de 74%. On prend acte que les *Vulpes* surplombent aussi leur espace niche avec un recouvrement de 16 %, mais qu'aucun n'émane des espaces niches associés à l'*Ursus arctos* et au *Panthera spelaea*.

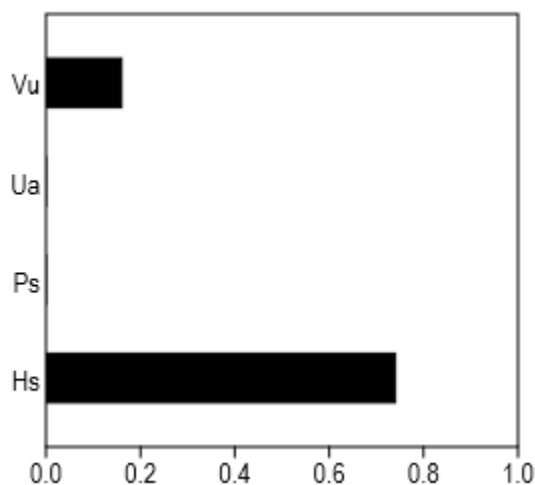


Figure 24. – Chevauchement de la niche des *Canis* par les membres de la guildes des carnivores à la PC3. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

Dans le cas des *Vulpes*, il n'y a que les *Canis* (25 %) qui recouvrent leur espace niche, alors que les *Ursus arctos*, les *Panthera spelaea* et les *Homo sapiens* l'ont totalement déserté (**Figure 25**).

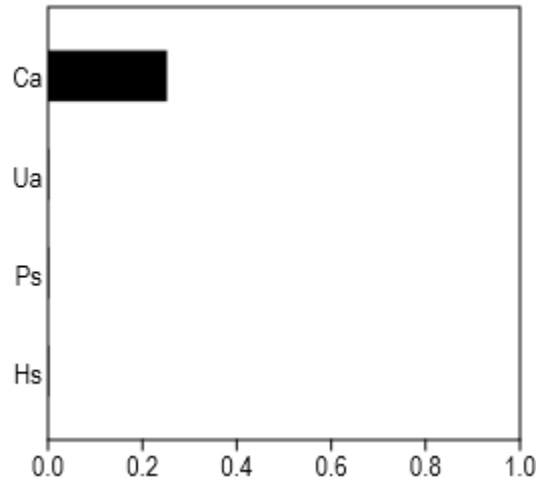


Figure 25. – Chevauchement de la niche des *Vulpes* par les membres de la guildes des carnivores à la PC3. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

Pour ce qui de l'espace niche isotopique occupé par *Ursus arctos*, il apparaît qu'aucun membre de la guildes ne superposait la leur. Pour le groupe des *Panthera spelaea*, un recouvrement de 63 % est exercé par le groupe des *Homo sapiens* (Figure 26).

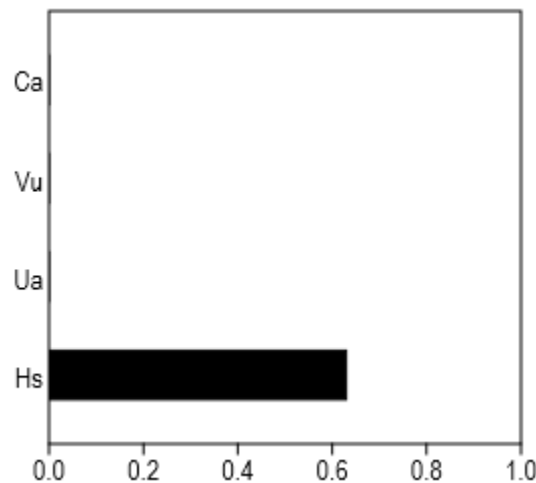


Figure 26. – Chevauchement de la niche des *Panthera spelaea* par les membres de la guildes des carnivores à la PC3. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

En dernier lieu, on peut constater que l'espace niche occupé par les *Homo sapiens* est recouvert par celle des *Canis* (38 %) et par celle des *Panthera spelaea* (9 %), mais pas par les groupes *Vulpes* et *Ursus arctos* (Figure 27).

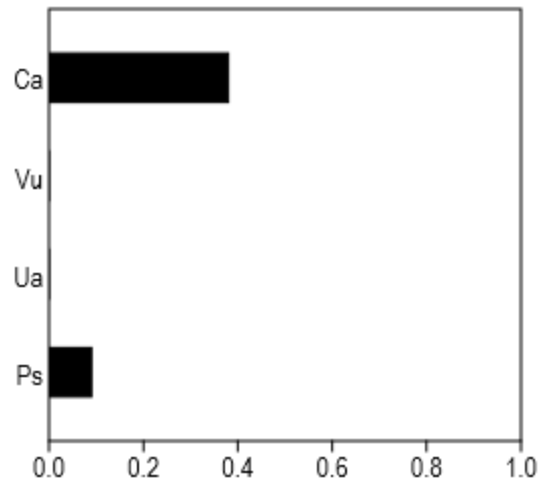


Figure 27. – Chevauchement de la niche des *Homo sapiens* par les membres de la guild des carnivores à la PC3. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea* et Hs : *Homo sapiens*)

5.1.5 L'intensité des chevauchements des aires d'ellipses standards corrigées (\cap SEAc)

Comme il avait été expliqué dans les hypothèses de recherche, les chevauchements présentés précédemment ont été catégorisés selon l'intensité de la relation coévolutive. Lorsque la proportion du chevauchement était comprise de 100 et 60 %, elle a été étiquetée de niveau élevé, lorsque les valeurs étaient entre 59 et 30 %, elles étaient associées à une intensité moyenne, et elles étaient considérées comme faibles pour les scores entre 29 et 1 %.

Intensité du \cap de la SEAc selon la période culturelle

	Élevé		Moyen		Faible		Neutre		Total
PC0	10	%	20	%	37	%	33	%	100
PC1	12	20	21	5	36	-3	31	-6	100
PC2	5	-50	20	0	35	-5	40	21	100
PC3	9	-10	5	-75	14	-62	73	121	100

Tableau 8. – Les proportions des niveaux d'intensité du chevauchement en % ainsi que l'écart proportionnel existant entre les scores de la période initiale (PC0) et ceux de la PC1, la PC2 et la PC3.

Dans le **Tableau 8**, il est possible de constater de cette classification des proportions de l'intensité des chevauchements de l'aire de l'ellipse standard corrigée (n SEAc), ainsi que l'écart proportionnel existant entre le score de la période initiale (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3).

Globalement, il est possible d'affirmer que la PC1 affiche proportionnellement plus de relations coévolutives de type élevé (12 %) que toutes les autres périodes culturelles de la dispersion humaine. C'est une augmentation de 20 % en comparaison avec le score de la période initiale (PC0). Pour les relations coévolutives des niveaux d'intensité moyenne et faible, on remarque une stabilité dans les scores entre ces deux mêmes périodes culturelles (PC0 et PC1). En effet, la proportion de l'écart entre celles-ci est 5 % pour les relations coévolutives d'intensité moyenne et de -3 % pour le score des relations coévolutives d'intensité faible. Constat semblable pour ce qui est des dyades d'intensité neutre qui marque une variation de -6 %. Compte tenu de ce qui précède, il est préférable de rejeter l'hypothèse neutre stipulant que la dispersion humaine est associée à peu ou pas d'augmentation de la compétition étant donné que la variation du score de l'intensité élevée du chevauchement affiche un bon significatif pour la PC1.

La période culturelle 2 (PC2) affiche à peu près les mêmes scores de chevauchement d'intensité moyenne et faible (20 % et 35 %) que la PC0 (20 % et 37 %). En effet, l'écart entre les scores est moins important que 10 %. Cela n'est pas le cas pour ce qui est des scores des chevauchements d'intensité élevée et les relations dyadiques neutres qui diminue de 50 % et de 21 %, respectivement. Pour cela, il est possible d'accepter l'hypothèse neutre soutenant l'idée que la dispersion humaine n'est pas associée à une augmentation de la compétition au sein de la guildes des carnivores pour la PC2.

La période culturelle 3 (PC3), quant à elle, affiche une diminution de tous les scores d'intensité. Manifestement, il n'y a que le score des dyades neutres (73 %) qui augmente, et cela de 121 % par rapport à la période initiale (PC0). Pour cela, l'hypothèse neutre doit être acceptée puisque la dispersion humaine dans le cas de la PC3 est associée à peu ou pas d'augmentation de la compétition.

5.1.6 Les principales relations coévolutives (PRC)

Afin d'être plus à même d'identifier des changements comportementaux, les données présentées précédemment ont été compilées et schématisées dans le **Tableau 9**. Pour ce faire, seulement les relations coévolutives d'intensité élevée ont été retenues ($\geq 60\%$).

Il est possible de remarquer que les principales relations coévolutives pour le groupe des *Canis* ne sont pas les mêmes pour la période initiale (PC0) et pour chacune des périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3). En effet, on dénote pour la PC0, des relations coévolutives avec le groupe des *Panthera spelaea*, et on voit que cela change pour le groupe des *Crocota crocuta spelaea* à la PC1. À la PC2, on ne remarque aucune relation coévolutive de relation d'intensité élevée pour les *Canis*, et des relations coévolutives de niveau élevé avec le groupe des *Homo sapiens* pour la PC3.

Dans le cas des *Vulpes*, il est possible de proposer que les principales relations dyadiques soient celles entretenues avec le groupe des *Ursus arctos* pour la période initiale (PC0) et la PC1. Pour ce qui est de la PC2 et de la PC3, on ne remarque pas de relation coévolutive d'intensité élevée pour le groupe des *Vulpes*.

Pour ce qui est de l'*Ursus arctos*, il y a l'absence de relation coévolutive d'intensité élevée pour la période initiale (PC0), la période culturelle 1 et la période culturelle 3. Pour ce qui est du cas de la période culturelle 2, le groupe des *Ursus arctos* entretient une relation coévolutive d'intensité élevée avec les *Vulpes*.

Du côté du groupe des *Panthera spelaea*, aucune relation coévolutive d'intensité élevée n'est relevée pour la période initiale (PC0) et pour la période culturelle 2 (PC2). À l'inverse, on peut souligner de relations coévolutives d'intensité élevée avec le groupe des *Canis* pour la PC1 et avec les *Homo sapiens* à la PC3.

Quant au groupe des *Crocota crocuta spelaea*, on dénote que les relations coévolutives sont restées les mêmes à la période culturelle 1 (PC1) par rapport à la période initiale (PC0).

Relations coévolutives d'intensité élevée et moyenne entre les membres de la guildes des carnivores pour les quatre périodes culturelles



















	Période 0	Période 1	Période 2	Période 3
			Aucun	
			Aucun	Aucun
	Aucun	Aucun		Aucun
	Aucun		Aucun	
				
	Aucun	Aucun		
			Aucun	Aucun

Tableau 9. – Schématisation de l'intensité (élevée et moyenne) des chevauchements pour les membres de la guildes selon les quatre périodes culturelles (l'icône positionnée dans le cadre supérieur est liée à une relation coévolutive d'intensité élevée).

Pour ce qui est du groupe des *Homo neanderthalensis*, aucune relation coévolutive d'intensité élevée n'a été mise en lumière, et ce, jusqu'à leur départ de l'ouest de la steppe à mammouth européenne après la période culturelle 1 (PC1).

En terminant, même s'il n'est pas possible de comparer les résultats des groupes *Homo sapiens* avec les scores pour la PC0, ils sont tout de même présentés. En effet, on remarque que le groupe

des *Homo sapiens* ont entretenu qu'une seule relation coévolutive d'intensité élevée à travers la dispersion. Les *Crocuta crocuta spelaea* surplombent l'espace de niche de la leur lors de la période culturelle 1 (PC1).

Sommaire des résultats de la PRC

	Période 1	Période 2	Période 3
<i>Canis</i>	×	×	×
<i>Vulpes</i>	✓	×	×
<i>Ursus arctos</i>	✓	×	✓
<i>Panthera spelaea</i>	×	✓	×
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	✓	/	
<i>Homo neanderthalensis</i>	✓		

Tableau 10. – Résumé du maintien (✓) ou du changement (×) de la PRC pour chaque membre de la guildes des carnivores pour la PC1, la PC2 et la PC3.

Compte tenu de ces résultats, il est possible de conclure que l'hypothèse neutre voulant que la compétition n'ait pas dépassé le seuil nécessaire pour affecter la fonction et la structure de la guildes des carnivores pour ce qui est de la période culturelle 1 (PC1) (**Tableau 10**). Pour ce qui est des deux autres périodes culturelles de la dispersion humaine (PC2 et PC3), on voit que plus de la moitié des membres de la guildes n'ont plus la même principale relation coévolutive qu'à la période initiale (PC0). Ainsi, il est préférable de repousser l'hypothèse neutre, puisque la structure et la fonction de la guildes semblent être affectées par la compétition pour la période culturelle 2 (PC2) et la période culturelle 3 (PC3).

5.1.7 L'aire de l'ellipse standard corrigée par période culturelle (SEAc périodes)

Afin de bien saisir les impacts possibles de l'invasion humaine sur les membres de la guildes des carnivores, le **Tableau 11** compile les résultats de la taille des niches présentées précédemment, ce qui permettra de constater des changements dans les comportements alimentaires. Comme il

avait été expliqué précédemment, un d'écart d'au moins 10 % de la valeur de l'espace niche en PC0 devra être constaté entre celle-ci et les périodes culturelles de la dispersion humaine.

L'aire des SEAc des membres de la guilda

	<i>Canis</i>		<i>Vulpes</i>		<i>Ursus arctos</i>		<i>Panthera spelaea</i>		<i>Crocota c. spelaea</i>		<i>Homo neanderthalensis</i>	
Période 0	3.2	%	1.3	%	10.7	%	5.5	%	1.8	%	1.4	%
Période 1	3.3	3	2.8	115	5.2	-51	2.3	-58	2.5	39	2.3	36
Période 2	2.4	-25	2.3	77	1.1	-90	2.5	-55	/		/	
Période 3	3.2	0	2	54	0.7	-93	0.8	-85				

Tableau 11. – L'aire des ellipses standards corrigées des membres de la guilda en %² ainsi que l'écart proportionnel existant entre les valeurs de la période initiale (PC0) et celles des périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3).

Il a été observé que la superficie de l'ellipse standard corrigée du groupe des *Canis* est stable entre la période initiale (PC0 : 3,2%²) et la PC1 (3,3%²) avec une variation proportionnelle de moins de 10 %. Pour la période culturelle 2 (PC2), on remarque une diminution de l'aire de l'ellipse standard corrigée (PC2 : 2,4 %²) avec un écart proportionnel de -25 % et pour la période culturelle 3, on voit que la superficie de la niche (PC3 : 3,2%²) est identique à la période initiale (PC0) (**Figure 28**).

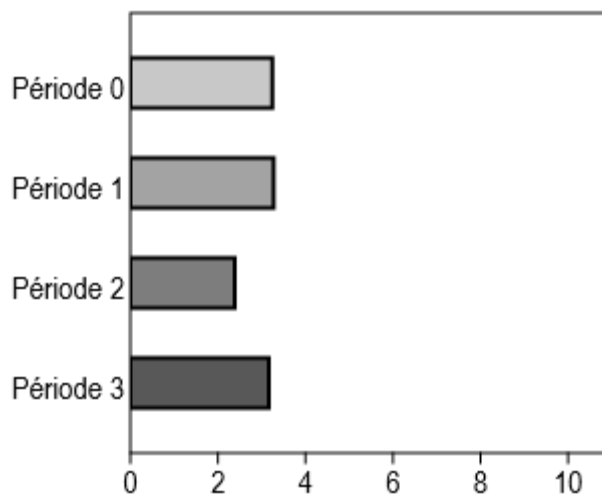


Figure 28. – Comparaison de l'aire de l'ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des *Canis* en %².

Pour ce qui est des *Vulpes* ($1,3 \text{ ‰}^2$), on remarque une augmentation proportionnelle de la superficie de la niche isotopique à la PC1 ($2,8 \text{ ‰}^2$) avec un écart de 115 %. On voit aussi une augmentation de 77 % à la PC2 ($2,3 \text{ ‰}^2$) et une autre à la période culturelle 3 (PC3) ($2,0 \text{ ‰}^2$) de 54 % (**Figure 29**).

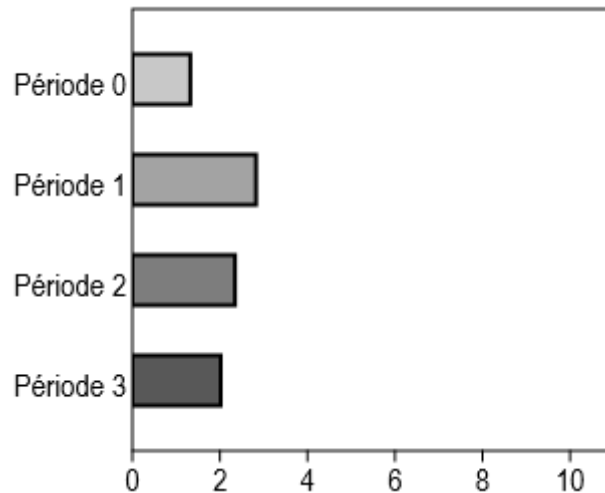


Figure 29. – Comparaison de l’aire de l’ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des *Vulpes* en ‰².

En ce qui a trait au groupe des *Ursus arctos*, il est possible de conclure à une importante diminution de la largeur de leurs ellipses standards corrigées au cours de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3). Si leur niche à la PC0 avait été la plus large de cette étude ($10,7 \text{ ‰}^2$), celles des périodes culturelles (PC1 : $5,2 \text{ ‰}^2$ et PC2 : $1,1 \text{ ‰}^2$) ne feront que diminuer avec des valeurs proportionnelles de -50 % et -90 %, respectivement (**Figure 30**).

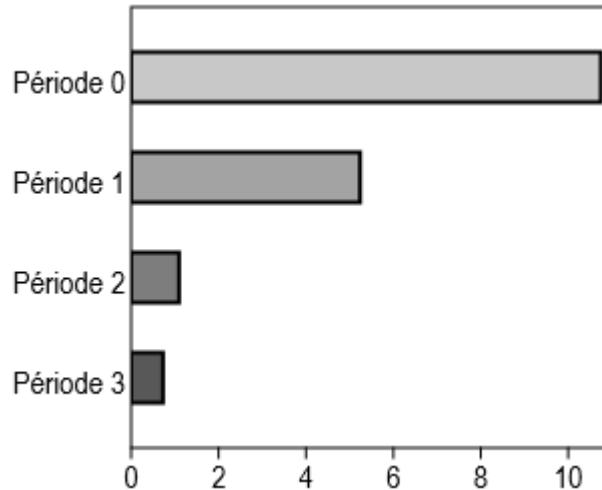


Figure 30. – Comparaison de l’aire de l’ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des *Ursus arctos* en %².

Cela sera aussi le cas à la PC3 (0,7 %²) avec une superficie 93 % moins importante à la période initiale (PC0).

En ce qui concerne le groupe *Panthera spelaea*, le scénario semble le même que pour le groupe précédent, où l’on révèle une diminution importante de la superficie des ellipses standards corrigées pour les différentes périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3). Même si la niche en PC0 était de celles avec la plus grande aire (5,5 %²), à la PC1 (2,3 %²) la superficie est 58 % moins importante, puis à la PC2 (2,5 %²), elle est 55 % moins large. Pour terminer, la superficie de la PC3 (0,8 %²) est quant à elle 85 % moins grande que l’espace niche occupée à la période initiale (PC0) (**Figure 31**).

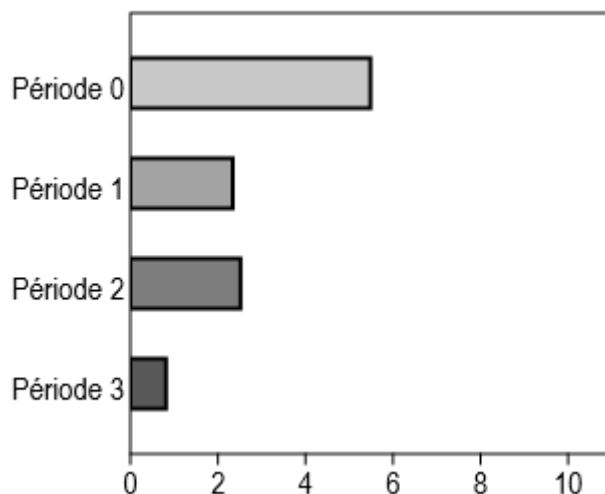


Figure 31. – Comparaison de l’aire de l’ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des *Panthera spelaea* en %².

Pour les deux prochains membres de la guilde des carnivores, c’est-à-dire le groupe des *Crocota crocuta spelaea* (Figure 32) et des *Homo neanderthalensis* (Figure 33), on constate le même cas de figure, où la dispersion humaine va d’abord être suivie par une augmentation de superficie lors de la PC1, pour ensuite disparaître des territoires de l’ouest de la steppe à mammoth européenne.

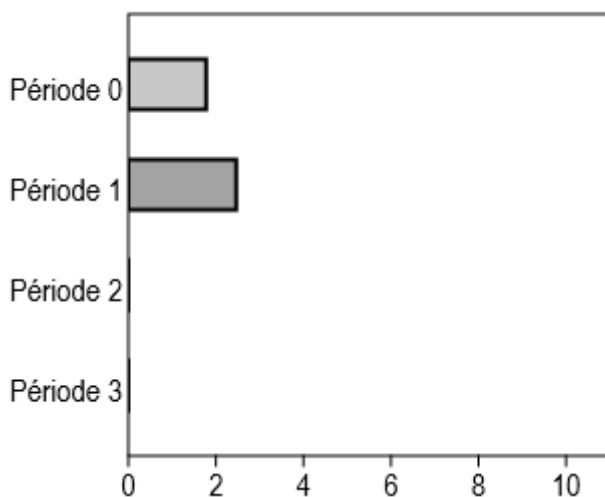


Figure 32. – Comparaison de l’aire de l’ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des *Crocota crocuta spelaea* en %².

Effectivement, leurs niches en PC0 (1,8 %² pour *Crocota crocuta spelaea* et 1,4 %² pour *Homo neanderthalensis*) sont plus petites que ce qu’il sera possible de voir à la période

culturelle 1 (PC1) ($2,5 \text{ ‰}^2$ pour *Crocota crocuta spelaea* et $2,3 \text{ ‰}^2$ pour *Homo neanderthalensis*) avec une augmentation de l'espace niche occupée de 39 % et 36 %, respectivement.

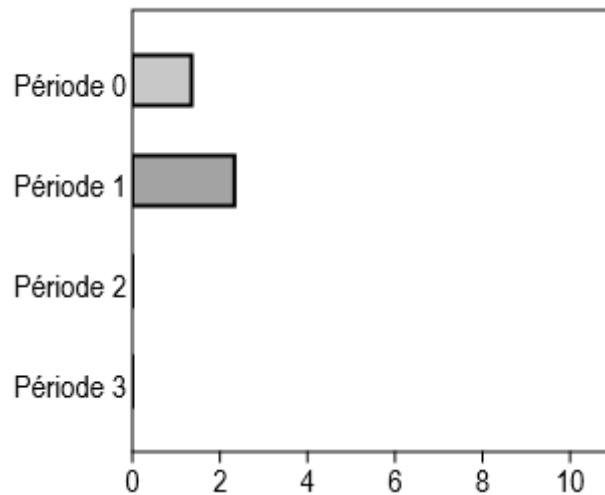


Figure 33. – Comparaison de l'aire de l'ellipse standard corrigée à travers les quatre périodes culturelles pour le groupe des *Homo neanderthalensis* en ‰².

En dernier lieu, les ellipses standards corrigées des *Homo sapiens* affichent des résultats qui ne peuvent être comparés à la période initiale (PC0), mais qui se démarquent par les valeurs toujours plus importantes d'une période culturelle à l'autre. Même si leur niche était la plus petite de la période culturelle 1 (PC1) et de l'ensemble de cette étude ($1,0 \text{ ‰}^2$), le groupe a augmenté son espace niche jusqu'à en détenir le plus large à la PC2 ($3,1 \text{ ‰}^2$), et à la période culturelle 3 (PC3) ($6,1 \text{ ‰}^2$), ainsi que la seconde plus importante en superficie pour toute la présente analyse (*Ursus arctos*, PC0 : $10,7 \text{ ‰}^2$).

Résumé du maintien ou du changement de taille de la SEAc

	Période 1	Période 2	Période 3
<i>Canis</i>	✓	×	✓
<i>Vulpes</i>	×	×	×
<i>Ursus arctos</i>	×	×	×
<i>Panthera spelaea</i>	×	×	×
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	×	/	
<i>Homo neanderthalensis</i>	×		

Tableau 12. – Maintien (✓) ou changement (×) de la taille de la SEAc des niches isotopiques pour les périodes culturelles humaines (PC1, PC2 et PC3) par rapport à la taille de la niche d’origine de la PC0 pour les membres de la guild.

Considérant ce qui précède, il est possible, pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), de refuser l’hypothèse neutre soutenant l’idée que la dispersion humaine est associée à une augmentation de la compétition, dont les seuils n’affectent pas la fonction et la structure de la guild des carnivores, puisqu’une majorité de membres de guild est impactée (**Tableau 12**).

5.1.8 Les métriques de Layman

Ensemble des résultats pour les métriques de Layman

	NR (‰)		CR (‰)		TA (‰ ²)		CD (‰)		NND (‰)		SDNND (‰)	
Période 0	3.7	%	1.3	%	2.1	%	1.2	%	0.6	%	0.4	%
Période 1	4.6	24	0.9	-31	1.8	-14	1.2	0	0.7	16	0.4	0
Période 2	4.7	27	1.0	-22	2.0	-5	1.3	8	1.3	116	0.7	75
Période 3	3.8	2	1.6	23	3.0	43	1.3	8	1.2	100	0.3	-25

Tableau 13. – Les métriques de Layman à l’échelle de la communauté avec la variation proportionnelle entre les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) et la période initiale (PC0).

D’après le score de NR obtenu pour la période initiale (PC0), il existe entre la valeur la plus basse et la plus haute un écart de 3,7 ‰ (**Tableau 13**). En ce sens, il y a entre la PC0 et la PC1 (4,6 ‰) une variation proportionnelle de 24% ainsi qu’une autre de 27% avec la période culturelle 2 (PC2 : 4,7 ‰) (**Figure 34**). Cependant, il semblerait que la situation à la période culturelle 3 (PC3 : 3,8 ‰)

soit comparable à celle de la période initiale (PC0) avec une faible variation proportionnelle de 2 % entre les deux. Pour cela, l'hypothèse neutre doit être rejetée pour les périodes culturelles 1 et 2 (PC1 et PC2), mais tout de même conservée pour la PC3.

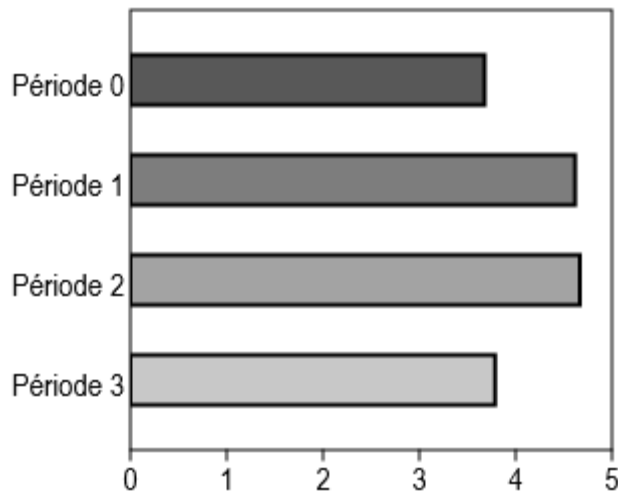


Figure 34. – Graphique des valeurs des intervalles d’azote (NR) pour les quatre périodes culturelles en ‰.

Dans le cas de l’étendue des valeurs isotopiques du carbone (CR), il existerait entre la valeur la plus haute et la valeur la plus basse de la période initiale (PC0) un écart de 1,3 ‰ (**Figure 35**). Proportionnellement, le score de la période culturelle 1 (PC1 : 0,9 ‰) est 31 %, et celui de la période culturelle 2 (PC2 : 1,0 ‰), 22 % moins important que le résultat obtenu à la période initiale (PC0). Pour ce qui est de la période culturelle 3 (PC3 : 1,6 ‰), celle-ci affiche un score proportionnel de 23% plus élevé que lors de la période initiale. Cela indique que l’hypothèse neutre doit être refusée pour l’ensemble des périodes culturelles, car il semblerait que l’éventail des ressources consommées par les membres de la guilda ait été affecté au cours de la dispersion humaine.

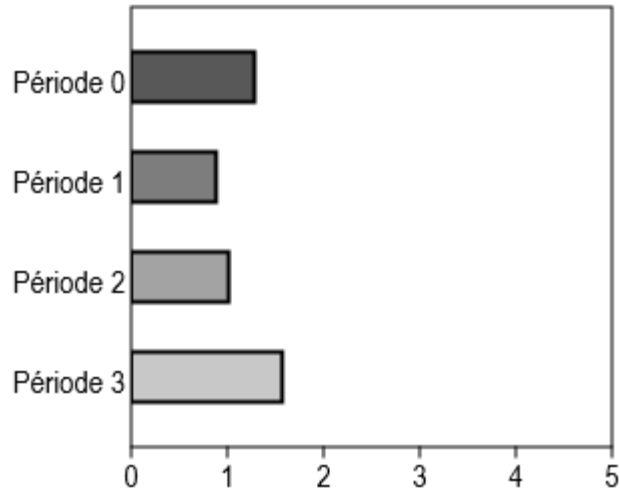


Figure 35. – Graphique des valeurs des intervalles de carbone (CR) pour les quatre périodes culturelles en ‰.

Du côté de l'aire totale de la guildes des carnivores (TA), les scores entre la période initiale (PC0 : 2,1 ‰²) et la période culturelle 1 (PC1 : 1,8 ‰²) sont dissimilaires avec une variation proportionnelle de -14% (**Figure 36**). Pour ce qui est de la période culturelle 2 (PC2 : 2,0 ‰²), le score est resté relativement identique, par rapport à la PC0, avec une variation proportionnelle de 5 %. Il existe toutefois un écart marqué entre la période initiale (PC0) et la période culturelle 3 (PC3 : 3,0 ‰²) avec une variation proportionnelle de 43 %. Dans le cas de la PC1 et de la PC3, il faut donc refuser l'hypothèse neutre. Cependant, il est possible d'accepter l'hypothèse neutre pour ce qui est de la PC2 puisque le score est resté stable par rapport à la PC0.

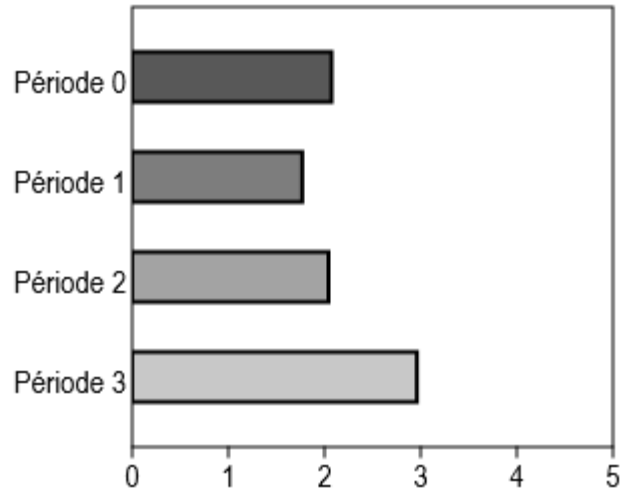


Figure 36. – Graphique des valeurs d’aire totale (TA) pour les quatre périodes culturelles en %².

Comme il est possible de le remarquer dans la **Figure 37**, le score de la distance moyenne au centre de masse (CD) de la guildes des carnivores est resté inchangé entre la période culturelle initiale (PC0 : 1,2 ‰) et les trois périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1 : 1,2 ‰, PC2 : 1,3 ‰ et PC3 : 1,3 ‰), avec des variations de 8 % ou moins. Cela laisse à penser qu’il faut refuser l’hypothèse neutre pour toutes les périodes culturelles (PC1, PC2 et PC3) et amener l’idée que les *Homo sapiens* auraient occupé un rôle fonctionnel similaire dans la guildes des carnivores lors de la dispersion humaine.

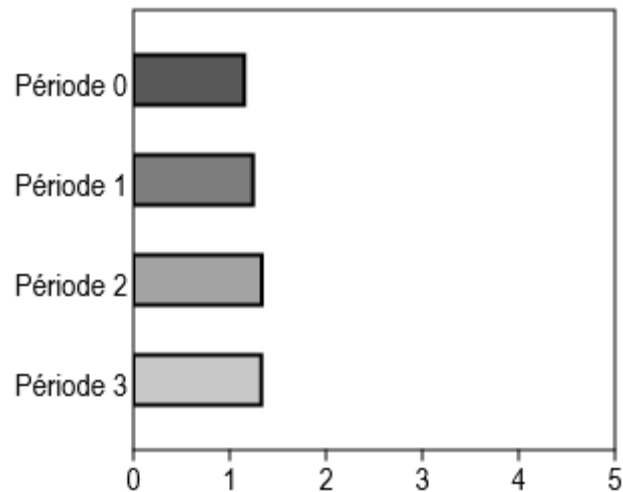


Figure 37. – Graphique des valeurs de la distance moyenne au centre de masse (CD) pour les quatre périodes culturelles en ‰.

Pour ce qui est de la distance moyenne du plus proche voisin (NND) de la guildes des carnivores, on voit que le score augmente entre la période initiale (PC0: 0,6 ‰) et la période culturelle 1 (PC1 : 0,7 ‰) avec une variation proportionnelle de 16% entre les deux (**Figure 38**). Pour ce qui est de l'écart entre le score de la PC0 et de la période culturelle 2 (PC2 : 1,3 ‰), on remarque une variation soutenue de 116 %. Même constat en ce qui concerne la variation entre la période initiale (PC0) et la période culturelle 3 (PC3 : 1,2 ‰) avec une différence marquée d'un score plus important de 100 %.

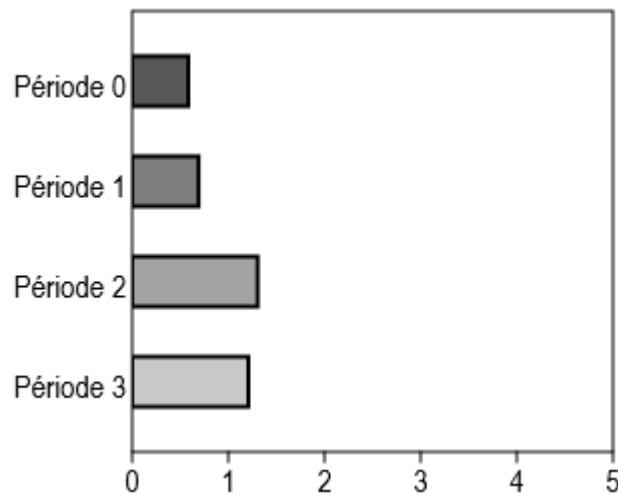


Figure 38. – Graphique des valeurs de distance moyenne du plus proche voisin (NND) pour les quatre périodes culturelles en ‰.

En ce qui concerne les scores de l'écart-type de la distance moyenne du plus proche voisin (SDNND) de la guildes des carnivores, on constate que les variations entre ceux-ci sont restées stables entre la période initiale (PC0 : 0,4 ‰) et les périodes culturelles 1 (PC1 : 0,4 ‰) (**Figure 39**). Ces résultats couplés à ceux de la NND poussent à refuser l'hypothèse neutre, car le groupe *Homo sapiens* ne semble pas participer à la compétition lors de la PC1. Pour cela, il serait possible d'avancer que celui-ci n'ait pas été une espèce redondante au sein de la guildes des carnivores.

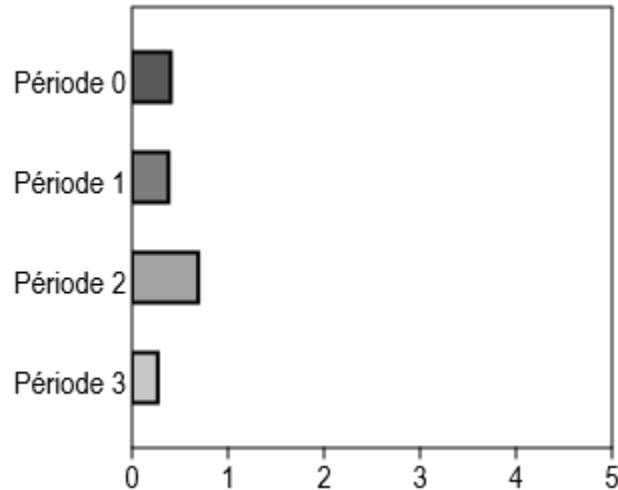


Figure 39. – Graphique des valeurs de l'écart type de la distance moyenne du plus proche voisin (SDNND) pour les quatre périodes culturelles en %.

Dans le cas du score de la SDNND de la période culturelle 2 (PC2 : 0,7 ‰), il existe une variation proportionnelle marquée de 75 % avec la réalité de la période initiale (PC0). Comme le score de la NND qui augmente aussi, il est possible de refuser l'hypothèse neutre, puisque les *Homo sapiens* ne semblent pas avoir eu d'incidence sur la compétition intraguilde.

Pour ce qui est de la période culturelle 3 (PC3 : 0,3 ‰), on distingue un écart proportionnel de -25 % entre les deux valeurs; une diminution du score qui n'a pas été permis de constater par la NND. Comme les deux métriques supportent des conclusions contraires et que le SDNND est préférable à la NND, il est donc possible d'émettre l'idée que les *Homo sapiens* de cette période culturelle sont liés à une augmentation de la compétition, pour cela l'hypothèse neutre doit être rejetée. En plus, on remarque que le score dépasse le seuil de 10 % qui avait été fixé antérieurement. En ce sens, il est possible de soutenir l'idée que le groupe d'*Homo sapiens* de la PC3 a bien été une espèce redondante, et qu'il est lié à de la compétition qui va au-delà de ce qui est attendu dans les cas d'une invasion biologique de nature bénigne.

5.2 Les modèles de mélanges isotopiques bayésiens

Pour ce qui est des analyses de mélanges isotopiques bayésiens qui ont été appliquées pour les stades isotopiques de l'oxygène 3 et 2 (OIS3 et OIS2), tous ont rencontré la convergence de leur modèle, et cela a été confirmé par les résultats aux tests de diagnostics. Puisqu'il n'y a aucune

valeur plus grande que 1,05 ($0 > 1,05$), le test de Gelman-Rubin a été réussi, ce qui est confirmé par les résultats du test de Geweke, où seulement 2% des variables se sont retrouvées à l'extérieur des chaînes pour le stade isotopique de l'oxygène 3, et 6% des variables pour le stade isotopique de l'oxygène 2 (plus ou moins 5%).

En ce qui concerne la performance des modèles du stade isotopique de l'oxygène 3 (**Figure 71**, en annexe), on constate, entre le clade-source *Cervus* et *Rangifer*, la présence de -0,77 de corrélation, ce qui indique que lorsque l'un ou l'autre de ces clades-sources est identifié par l'analyse, il faut en déduire qu'il s'agit d'un mélange de *Cervus* et *Rangifer* ou de *Rangifer* et *Cervus* dépendamment du groupe identifié par l'intervalle de confiance, où il y a consommation de l'un, lorsque l'autre ne l'est pas. Le diagramme matriciel diagnostique affiche aussi d'autres scores, mais tous ont moins de ± 0.40 de corrélation.

Pour le diagramme matriciel diagnostique du stade isotopique de l'oxygène 2 (**Figure 72**, en annexe), on dénote un lien entre le clade-source *Bovina* et *Elephantini* avec -0,46 de corrélation et un autre de -0,53 de corrélation entre le groupe *Equus* et *Glires*. Considérant ces résultats, les clades-sources *Bovina* et *Elephantini* devront être considérés tel un mélange, quand l'un ou l'autre sera identifié par des moyennes d'intervalles de confiance élevées, où la consommation du premier exclut la consommation du deuxième. Il faudra aussi considérer le clade-source *Equus* et celui des *Glires* comme un mélange des deux groupes, où la consommation de l'un ou l'autre ne se fait pas en même temps (voir le **Tableau 14**, pour les résultats complets des intervalles de confiance (IC 95%)).

5.2.1 La période culturelle 0 (PC0)

Lors de la période initiale (PC0), le clade-source *Cervus*, qui est un mélange de *Cervus* et de *Rangifer*, compose entre (IC 95%) 15 et 74 % ($\bar{x} = 57\%$, $\sigma = 13\%$) de l'apport en protéine du groupe des *Canis* (**Figure 40**).

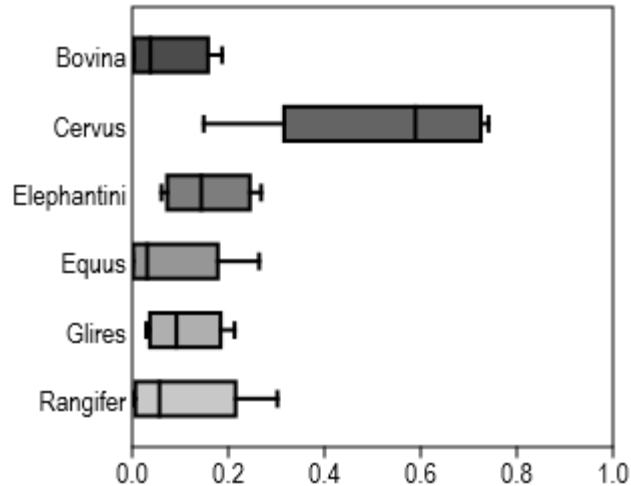


Figure 40. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le *Canis* pour la PCO.

On dénote aussi un certain attrait pour le clade-source des *Elephantini*, soit une contribution protéinique, avec un intervalle de confiance de 6 à 27 % ($\bar{x} = 15\%$, $\sigma = 5\%$). La contribution du clade-source *Rangifer*, qui est aussi un mélange de *Cervus* et de *Rangifer*, peut aussi être soulignée avec un intervalle de confiance de 0.04 à 30 % ($\bar{x} = 8\%$, $\sigma = 8\%$).

Pour le groupe des *Vulpes*, on remarque un attrait pour le clade-source des *Glires* avec un apport protéinique entre 22 et 53 % ($\bar{x} = 38\%$, $\sigma = 8\%$) et pour celui des *Cervus* et des *Rangifer* (où la consommation de l'un exclue l'autre) avec une contribution de 9 à 61 % ($\bar{x} = 36\%$, $\sigma = 14\%$) et de 0,2 à 27 % ($\bar{x} = 7\%$, $\sigma = 7\%$), respectivement. Il est aussi possible de souligner la contribution des clades-sources *Bovina* et *Equus* avec des intervalles de 0,01 à 36 % ($\bar{x} = 8\%$, $\sigma = 10\%$) et de 0 à 39 % ($\bar{x} = 8\%$, $\sigma = 11\%$), pour chacun (**Figure 41**).

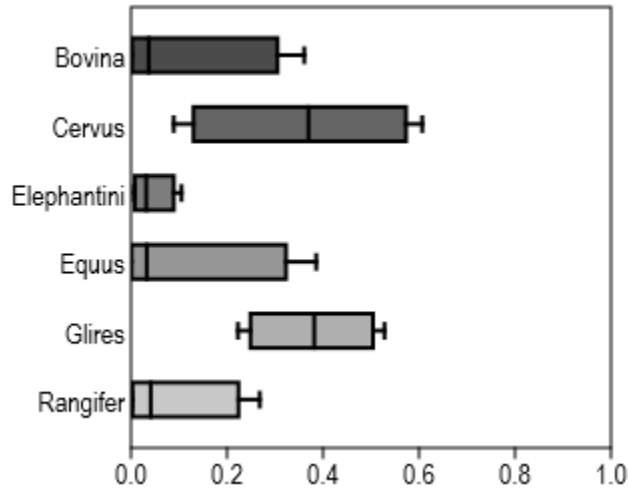


Figure 41. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Vulpes* pour la PCO.

Du côté du groupe des *Ursus arctos*, on remarque les mêmes préférences, mais avec des valeurs un peu différentes. Par exemple, pour le groupe *Glires*, l'intervalle de confiance de la contribution protéinique s'étend de 2 à 74% ($\bar{x} = 51\%$, $\sigma = 15\%$), et pour le mélange *Cervus* et *Rangifer*, elles vont de 3 à 65% ($\bar{x} = 28\%$, $\sigma = 16\%$) et de 0,1 à 26% ($\bar{x} = 6\%$, $\sigma = 7\%$). La contribution du clade-source *Equus* est à souligner avec un intervalle de 0 à 76% ($\bar{x} = 6\%$, $\sigma = 16\%$) (**Figure 42**).

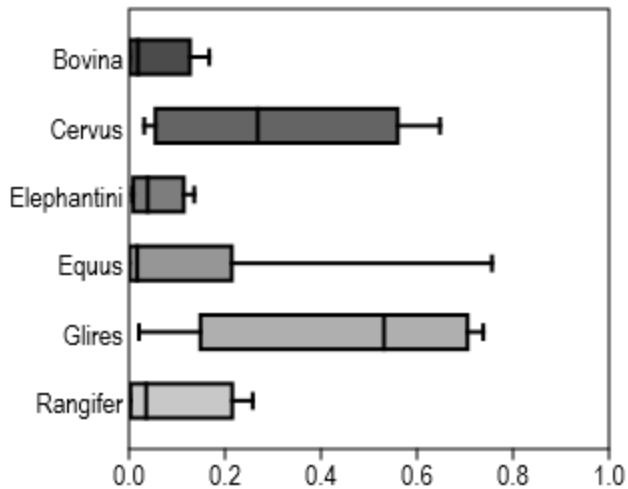


Figure 42. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Ursus arctos* pour la PCO.

Dans le cas de *Panthera spelaea*, une prédilection pour le clade-source *Cervus*, qui est un mélange de *Cervus* et *Rangifer* (où la consommation de l'un exclue l'autre), avec un apport protéinique de

15 à 93 % ($\bar{x} = 75 \%$, $\sigma = 16 \%$). Le deuxième en importance ne représente que 0,7 % à 47 % de la contribution, avec une moyenne de 7% et un écart-type de 11% pour le groupe des *Rangifer* qui est aussi un mélange *Cervus* et *Rangifer* (Figure 43).

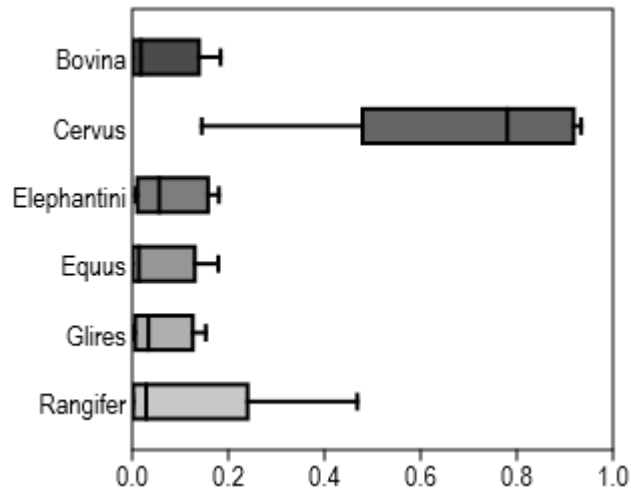


Figure 43. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Panthera spelaea* pour la PCO.

Pour ce qui est des *Crocota crocuta spelaea*, il est possible de rendre compte d'un intérêt pour les *Cervus* (qui est un mélange *Cervus* et *Rangifer* et où la consommation de l'un exclue l'autre) avec un apport protéinique allant de 13 à 62 % ($\bar{x} = 40 \%$, $\sigma = 16 \%$), ainsi que pour le clade-source *Elephantini* avec une contribution de 15 à 40 % ($\bar{x} = 28 \%$, $\sigma = 6 \%$). On peut aussi constater que le clade-source *Rangifer* (qui est aussi un mélange *Cervus* et *Rangifer*) a aussi une certaine contribution à l'apport protéinique avec un intervalle de 0.01 à 35 % ($\bar{x} = 9 \%$, $\sigma = 10 \%$) (Figure 44).

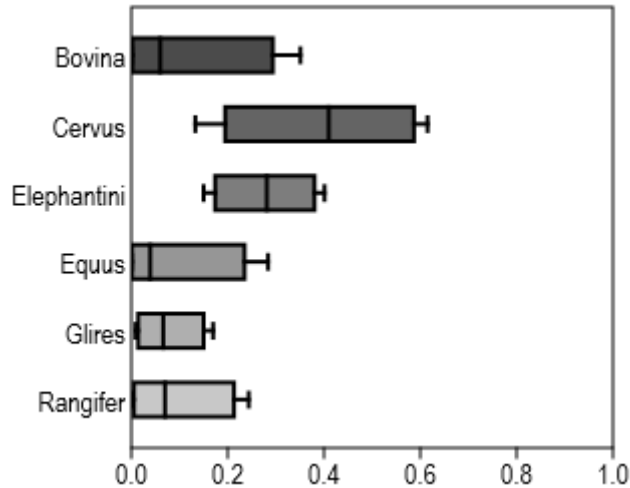


Figure 44. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Crocuta crocuta spelaea* pour la PC0.

Pour le groupe *Homo neanderthalensis*, on observe que le clade-source *Elephantini* contribue le plus à l'apport protéinique, avec une fourchette de 45 à 76 % ($\bar{x} = 62\%$, $\sigma = 8\%$), ainsi que la participation des clades-sources *Cervus* et *Rangifer*, qui sont un mélange où la consommation de l'un exclut l'autre, avec un intervalle de 4 à 40 % avec une moyenne de 20 % et un écart-type de 9 % pour le premier et un intervalle de 0,2 à 21 % avec une moyenne de 6 % et un écart-type de 6 % pour le deuxième (**Figure 45**).

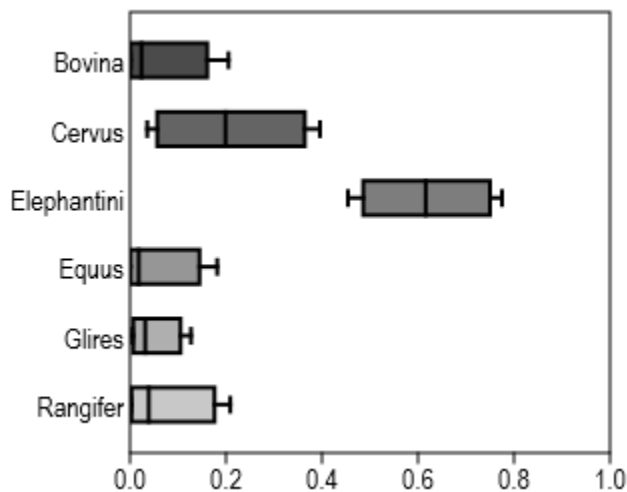


Figure 45. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Homo neanderthalensis* pour la PC0.

5.2.2 La période culturelle 1 (PC1)

Pour ce qui est de la période culturelle 1 de la dispersion humaine (PC1), il est possible de voir un intérêt du groupe des *Canis* pour le clade-source *Cervus* (un mélange *Cervus* et *Rangifer* (où la consommation de l'un exclue l'autre) avec un intervalle de confiance de 8 à 70 % ($\bar{x} = 48\%$, $\sigma = 16\%$ pour le premier et de 0,02 à 38 % ($\bar{x} = 10\%$, $\sigma = 10\%$), pour le deuxième (**Figure 46**). On compte aussi la contribution du clade-source *Elephantini*, qui affiche un intervalle de confiance de 9 à 36 % ($\bar{x} = 22\%$, $\sigma = 7\%$).

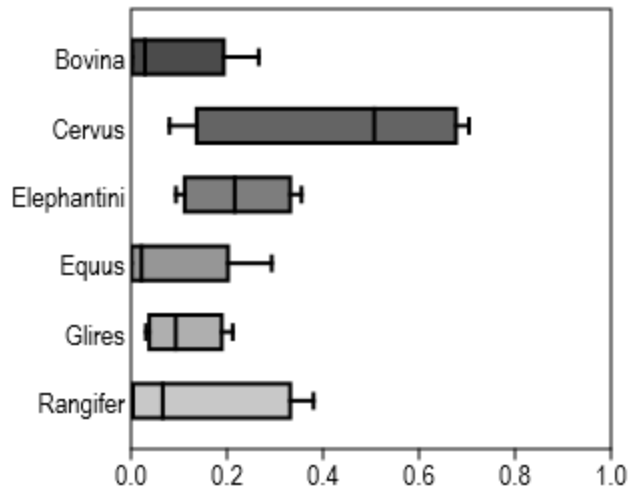


Figure 46. – Boîte à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Canis* pour la PC1.

En ce qui concerne les *Vulpes*, on remarque la contribution des *Glires* (25 à 55 % ($\bar{x} = 41\%$, $\sigma = 8\%$)) et du clade-source *Cervus* (un mélange *Cervus* et *Rangifer*, où la consommation de l'un exclut l'autre) avec un score de 5 à 57 % ($\bar{x} = 32\%$, $\sigma = 14\%$) pour le premier et de 0,01 à 30 % ($\bar{x} = 8\%$, $\sigma = 8\%$) pour le deuxième (**Figure 47**). On remarque la présence du clade-source *Bovina* et *Equus* avec des intervalles de confiance de 0 à 35 % ($\bar{x} = 7\%$, $\sigma = 9\%$) et de 0 à 39% ($\bar{x} = 7\%$, $\sigma = 11\%$), respectivement.

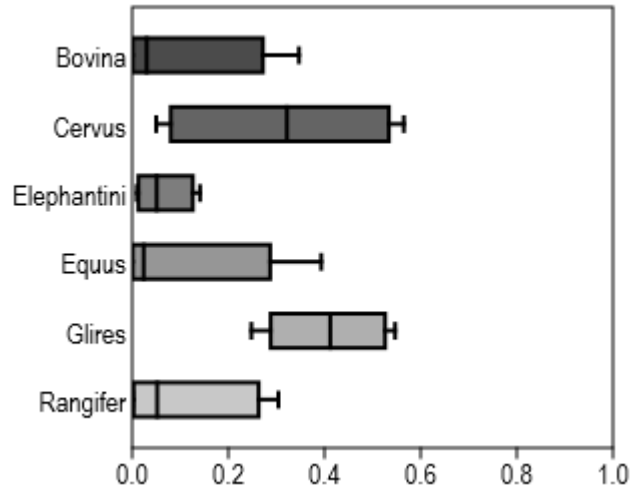


Figure 47. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Vulpes* pour la PC1.

Dans le cas d'*Ursus arctos*, on peut remarquer les contributions protéiniques de ses préférences alimentaires avec une participation de 3 à 73 % ($\bar{x} = 51\%$, $\sigma = 15\%$) pour le groupe des *Glires* et de 2 à 59 % ($\bar{x} = 24\%$, $\sigma = 16\%$) pour le clade-source *Cervus* qui est un mélange *Cervus* et *Rangifer* (où la consommation de l'un exclue l'autre). On voit la contribution des *Equus* avec un intervalle de confiance de 0 à 73 % ($\bar{x} = 6\%$, $\sigma = 15\%$) et celle du clade-source *Rangifer*, qui est aussi un mélange de *Cervus* et *Rangifer*, affiche une contribution 0,1 à 35 % ($\bar{x} = 9\%$, $\sigma = 10\%$) (**Figure 48**).

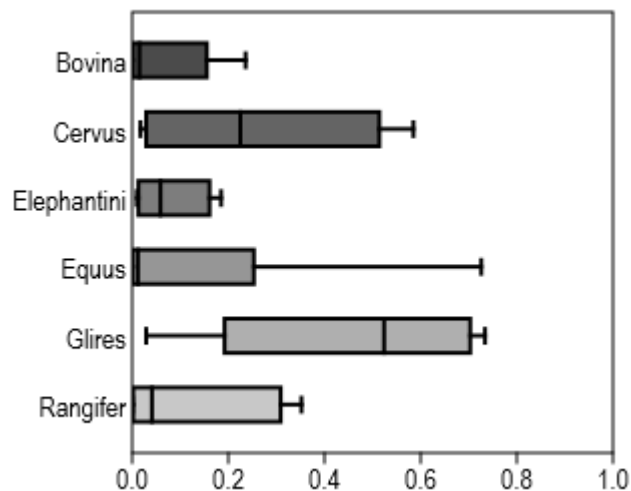


Figure 48. – Boite à moustaches des intervalles confiance des clades-sources consommés par le groupe *Ursus arctos* pour la PC1.

À propos du groupe des *Panthera spelaea*, le clade-source *Cervus*, un mélange *Cervus* et *Rangifer* (où la consommation de l'un exclue celle de l'autre), affiche une grande contribution protéinique avec une fourchette de 15 à 93 %, une moyenne de 75 % et un écart-type de 16%. Le deuxième clade-source qui participe le plus à l'apport protéinique est celui des *Elephantini* avec un intervalle de confiance de 12 à 28 % ($\bar{x} = 11 \%$, $\sigma = 7 \%$). On dénote aussi la contribution du clade-source *Rangifer* (un mélange de *Cervus* et *Rangifer*) qui participe de 0,01 à 48 % ($\bar{x} = 9 \%$, $\sigma = 12 \%$) à l'apport protéinique des *Panthera spelaea* à la période culturelle 1 (PC1) (**Figure 49**).

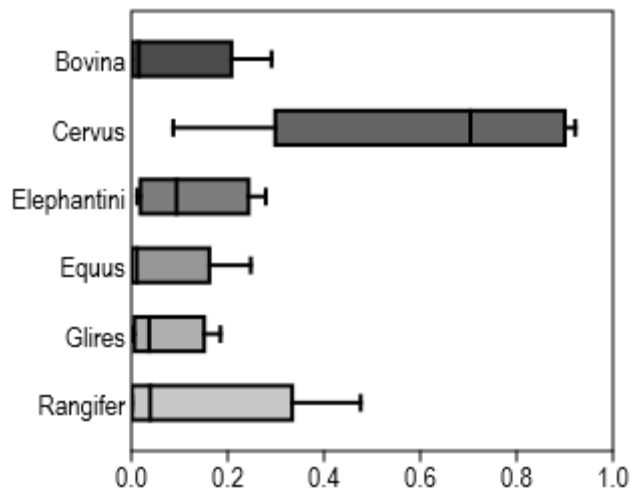


Figure 49. – Boîte à moustaches des intervalles de confiance du groupe des *Panthera spelaea* pour la PC1.

Du côté des *Crocota crocuta spelaea* les résultats de l'analyse bayésienne démontrent de l'intérêt pour mélange *Cervus* et *Rangifer* avec une contribution à l'apport protéinique à la mesure de 6 à 54 %, avec une moyenne de 31 % et un écart-type de 13 % pour des *Cervus* et un intervalle de 0,01 à 32 % ($\bar{x} = 10 \%$, $\sigma = 9 \%$) pour les *Rangifer*. Le clade-source *Elephantini* affiche un intervalle de confiance de 23 à 50 % ($\bar{x} = 38 \%$, $\sigma = 7 \%$) et les *Bovina* participent à l'apport protéinique avec une contribution de 0,1 à 44 % ($\bar{x} = 9 \%$, $\sigma = 12 \%$) (**Figure 50**).

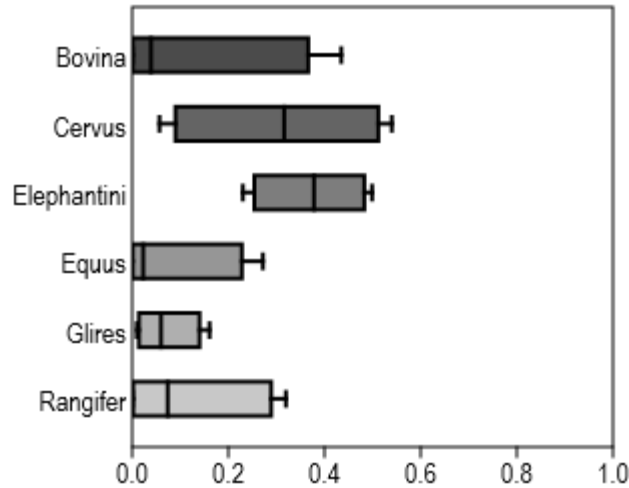


Figure 50. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Crocuta crocuta spelaea* pour la PC1.

Enfin, *Homo neanderthalensis* affiche un attrait pour les clades-sources *Elephantini* (IC95 de 54 à 86 % avec une moyenne de 71 % et un écart-type de 9 %) et le clade-source *Cervus*, un mélange *Cervus* et *Rangifer* (où la consommation de l'un exclue l'autre) avec un intervalle de confiance de 16 à 30 % ($\bar{x} = 13 \%$, $\sigma = 8 \%$). (**Figure 51**).

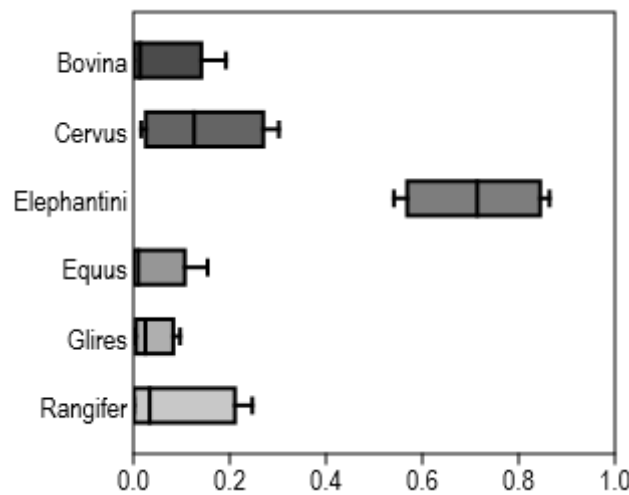


Figure 51. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Homo neanderthalensis* pour la PC1.

Finalement, les résultats pour les *Homo sapiens* indiquent que les clades-sources *Cervus*, un mélange de *Cervus* et *Rangifer* (où la consommation de l'un exclue l'autre) et *Elephantini* avaient des contributions à l'apport protéinique les plus importantes avec des intervalles de 3 à 80 % ($\bar{x} =$

38 %, $\sigma = 20$ %) et de 4 à 64% ($\bar{x} = 32$ %, $\sigma = 16$ %), pour chacun. Il est aussi possible de souligner la participation des clades-sources *Rangifer* (qui est aussi un mélange du clade-source *Cervus* et *Rangifer*) avec une contribution de 0,1 à 47 % ($\bar{x} = 12$ %, $\sigma = 13$ %) ainsi que celle des groupes *Bovina* (0 à 44 % ($\bar{x} = 7$ %, $\sigma = 12$ %) et *Equus* (0 à 31 % ($\bar{x} = 5$ %, $\sigma = 9$ %) (**Figure 52**).

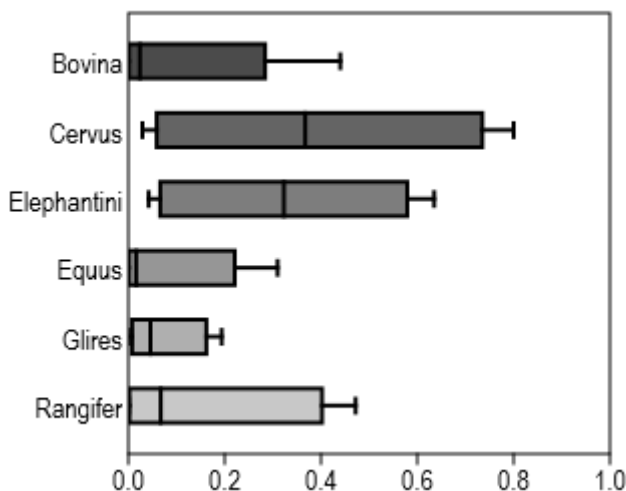


Figure 52. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Homo sapiens* pour la PC1.

5.2.3 La période culturelle 2 (PC2)

Dans le contexte de la période culturelle 2 (PC2), il est possible de rendre compte que presque tous les clades-sources participent de façon plus ou moins importante à l'apport protéinique des *Canis*. On voit que le clade-source *Elephantini* (un mélange *Elephantini* et *Bovina*, où la consommation de l'un exclut celle de l'autre) est maintenant le plus contributif, avec un intervalle de confiance de 28 à 54% ($\bar{x} = 41$ %, $\sigma = 6$ %). Les groupes des *Equus* et des *Glires* qui sont un mélange, où la consommation de l'un ou l'autre ne se fait pas de façon concomitante, sont deux clades-sources qui participent le plus avec des contributions de 2 à 36 % (*Equus* : $\bar{x} = 18$ %, $\sigma = 9$ %) et de 0,7 à 26 % (*Glires* : $\bar{x} = 11$ %, $\sigma = 7$ %). On observe aussi la contribution des groupes *Rangifer* et *Bovina* (qui est un mélange *Bovina* et *Elephantini*) avec des intervalles de confiance de 2 à 27 % ($\bar{x} = 13$ %, $\sigma = 6$ %) et de 0,2 à 33 % ($\bar{x} = 9$ %, $\sigma = 9$ %) pour chacun (**Figure 53**).

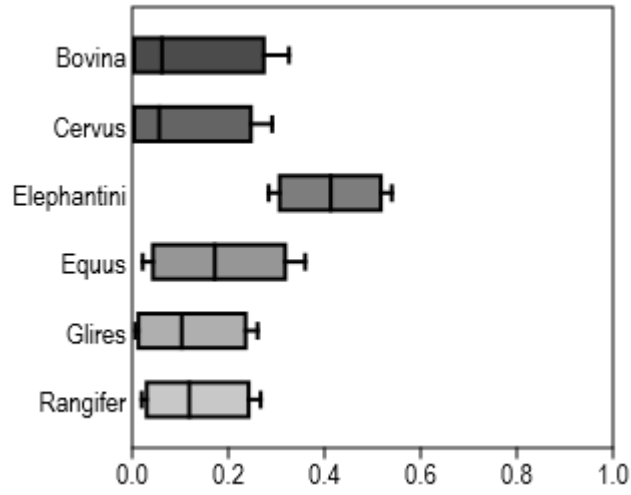


Figure 53. – Boîtes à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe Canis pour la PC2.

Résultats pour la fraction de la contribution protéinique de chaque clade-source

		Moyenne	Écart-type	2,50%	5%	25%	50%	75%	95%	97,50%	
Période culturelle 0	Canis	<i>Bovina</i>	0,055	0,056	0,002	0,003	0,016	0,038	0,077	0,158	0,187
		<i>Cervus</i>	0,567	0,13	0,149	0,316	0,52	0,589	0,649	0,725	0,741
		<i>Elephantini</i>	0,15	0,054	0,061	0,073	0,111	0,144	0,183	0,245	0,268
		<i>Equus</i>	0,053	0,071	0,001	0,002	0,012	0,031	0,064	0,178	0,264
		<i>Glires</i>	0,099	0,046	0,029	0,037	0,067	0,092	0,122	0,184	0,213
		<i>Rangifer</i>	0,076	0,075	0,004	0,007	0,028	0,057	0,095	0,215	0,302
	Vulpes	<i>Bovina</i>	0,077	0,099	0,001	0,002	0,011	0,037	0,101	0,305	0,361
		<i>Cervus</i>	0,36	0,136	0,089	0,13	0,263	0,37	0,459	0,573	0,607
		<i>Elephantini</i>	0,038	0,026	0,006	0,008	0,018	0,032	0,051	0,089	0,105
		<i>Equus</i>	0,079	0,107	0	0,001	0,008	0,033	0,105	0,323	0,386
		<i>Glires</i>	0,38	0,079	0,223	0,249	0,33	0,382	0,432	0,504	0,528
		<i>Rangifer</i>	0,067	0,073	0,002	0,003	0,016	0,041	0,095	0,224	0,268
	Ursus arctos	<i>Bovina</i>	0,037	0,05	0,001	0,001	0,007	0,019	0,046	0,127	0,167
		<i>Cervus</i>	0,282	0,161	0,032	0,055	0,167	0,268	0,378	0,56	0,648
		<i>Elephantini</i>	0,048	0,035	0,007	0,009	0,022	0,039	0,063	0,114	0,136
		<i>Equus</i>	0,061	0,155	0	0,001	0,006	0,017	0,043	0,214	0,756
		<i>Glires</i>	0,51	0,152	0,021	0,149	0,457	0,531	0,604	0,705	0,738
		<i>Rangifer</i>	0,063	0,07	0,001	0,003	0,014	0,036	0,088	0,215	0,258
	Panthera	<i>Bovina</i>	0,039	0,064	0	0,001	0,006	0,018	0,046	0,139	0,184
		<i>Cervus</i>	0,748	0,163	0,145	0,479	0,703	0,78	0,846	0,918	0,934
		<i>Elephantini</i>	0,068	0,046	0,007	0,011	0,032	0,056	0,093	0,158	0,18
		<i>Equus</i>	0,035	0,059	0	0,001	0,005	0,014	0,041	0,13	0,179
		<i>Glires</i>	0,046	0,042	0,004	0,006	0,017	0,034	0,061	0,126	0,153
		<i>Rangifer</i>	0,066	0,108	0,001	0,002	0,01	0,029	0,071	0,24	0,468
	Crocuta	<i>Bovina</i>	0,094	0,099	0,001	0,002	0,017	0,06	0,142	0,294	0,351
		<i>Cervus</i>	0,402	0,118	0,133	0,195	0,33	0,41	0,483	0,587	0,615
		<i>Elephantini</i>	0,279	0,064	0,15	0,174	0,237	0,281	0,323	0,38	0,401
		<i>Equus</i>	0,069	0,079	0,001	0,001	0,012	0,039	0,099	0,235	0,284
		<i>Glires</i>	0,072	0,043	0,009	0,014	0,038	0,066	0,096	0,15	0,17
		<i>Rangifer</i>	0,084	0,068	0,002	0,005	0,029	0,07	0,123	0,213	0,244
<i>H. neanderthalensis</i>	<i>Bovina</i>	0,045	0,055	0,001	0,001	0,008	0,024	0,06	0,161	0,205	
	<i>Cervus</i>	0,202	0,094	0,036	0,057	0,131	0,199	0,267	0,364	0,396	
	<i>Elephantini</i>	0,616	0,081	0,454	0,486	0,562	0,616	0,669	0,75	0,775	
	<i>Equus</i>	0,038	0,052	0	0,001	0,006	0,018	0,047	0,145	0,182	
	<i>Glires</i>	0,041	0,033	0,005	0,007	0,018	0,032	0,055	0,105	0,127	
	<i>Rangifer</i>	0,059	0,057	0,002	0,003	0,014	0,039	0,087	0,176	0,209	

Période culturelle 1	Canis	Bovina	0,056	0,077	0,001	0,002	0,01	0,029	0,07	0,193	0,266
		Cervus	0,476	0,158	0,08	0,137	0,399	0,507	0,584	0,677	0,704
		Elephantini	0,219	0,067	0,094	0,112	0,173	0,216	0,264	0,332	0,355
		Equus	0,048	0,077	0	0,001	0,007	0,022	0,053	0,202	0,293
		Glires	0,1	0,046	0,031	0,038	0,068	0,093	0,126	0,189	0,212
		Rangifer	0,101	0,102	0,002	0,004	0,025	0,066	0,143	0,332	0,38
	Vulpes	Bovina	0,069	0,093	0	0,001	0,009	0,03	0,09	0,272	0,347
		Cervus	0,315	0,137	0,05	0,08	0,217	0,322	0,414	0,534	0,565
		Elephantini	0,057	0,035	0,01	0,013	0,031	0,051	0,076	0,126	0,141
		Equus	0,07	0,109	0	0,001	0,006	0,024	0,084	0,287	0,393
		Glires	0,408	0,075	0,248	0,288	0,367	0,412	0,456	0,526	0,547
		Rangifer	0,081	0,084	0,001	0,003	0,017	0,052	0,118	0,263	0,304
	Ursus arctos	Bovina	0,038	0,066	0	0,001	0,005	0,015	0,041	0,155	0,236
		Cervus	0,243	0,158	0,017	0,029	0,12	0,225	0,342	0,514	0,585
		Elephantini	0,069	0,048	0,01	0,013	0,033	0,059	0,094	0,161	0,185
		Equus	0,057	0,153	0	0,001	0,003	0,012	0,033	0,253	0,726
		Glires	0,508	0,146	0,029	0,192	0,452	0,524	0,597	0,703	0,734
		Rangifer	0,085	0,101	0,001	0,002	0,012	0,041	0,129	0,309	0,352
	Panthera	Bovina	0,046	0,086	0	0,001	0,004	0,015	0,047	0,208	0,291
		Cervus	0,671	0,188	0,087	0,299	0,589	0,704	0,801	0,9	0,922
		Elephantini	0,108	0,071	0,012	0,019	0,054	0,094	0,151	0,243	0,279
		Equus	0,036	0,068	0	0	0,003	0,011	0,036	0,162	0,248
		Glires	0,052	0,048	0,004	0,006	0,019	0,037	0,07	0,151	0,185
		Rangifer	0,087	0,121	0,001	0,001	0,011	0,039	0,114	0,334	0,476
	Crocuta	Bovina	0,088	0,116	0,001	0,001	0,01	0,039	0,117	0,366	0,435
		Cervus	0,312	0,13	0,057	0,09	0,216	0,316	0,412	0,512	0,54
		Elephantini	0,375	0,069	0,23	0,254	0,331	0,378	0,422	0,483	0,499
		Equus	0,056	0,078	0	0,001	0,006	0,023	0,073	0,228	0,272
		Glires	0,066	0,039	0,01	0,014	0,036	0,06	0,089	0,14	0,161
		Rangifer	0,103	0,093	0,001	0,002	0,024	0,074	0,161	0,289	0,32
H. neanderthalensis	Bovina	0,035	0,054	0	0,001	0,004	0,014	0,042	0,141	0,192	
	Cervus	0,134	0,075	0,016	0,026	0,074	0,126	0,184	0,27	0,302	
	Elephantini	0,711	0,086	0,541	0,569	0,655	0,714	0,773	0,845	0,864	
	Equus	0,026	0,044	0	0	0,003	0,01	0,029	0,107	0,154	
	Glires	0,032	0,025	0,004	0,005	0,014	0,025	0,044	0,083	0,097	
	Rangifer	0,062	0,07	0,001	0,001	0,011	0,034	0,089	0,211	0,247	
Homo sapiens	Bovina	0,07	0,117	0	0,001	0,006	0,024	0,079	0,284	0,44	
	Cervus	0,376	0,204	0,029	0,059	0,22	0,367	0,519	0,735	0,8	
	Elephantini	0,322	0,156	0,042	0,066	0,206	0,323	0,429	0,579	0,635	
	Equus	0,049	0,085	0	0,001	0,004	0,016	0,051	0,221	0,31	
	Glires	0,06	0,052	0,005	0,008	0,024	0,046	0,079	0,162	0,194	
	Rangifer	0,123	0,134	0,001	0,002	0,017	0,067	0,192	0,402	0,472	

Période culturelle 2	Canis	<i>Bovina</i>	0,093	0,089	0,002	0,004	0,024	0,062	0,136	0,274	0,326
		<i>Cervus</i>	0,081	0,078	0,002	0,004	0,023	0,056	0,116	0,247	0,291
		<i>Elephantini</i>	0,413	0,064	0,284	0,307	0,371	0,413	0,455	0,517	0,54
		<i>Equus</i>	0,177	0,085	0,022	0,043	0,118	0,172	0,235	0,318	0,36
		<i>Glires</i>	0,111	0,068	0,007	0,013	0,06	0,103	0,153	0,236	0,261
		<i>Rangifer</i>	0,125	0,064	0,02	0,03	0,077	0,119	0,166	0,242	0,267
	Vulpes	<i>Bovina</i>	0,06	0,067	0,001	0,002	0,013	0,037	0,084	0,19	0,241
		<i>Cervus</i>	0,065	0,077	0,001	0,002	0,012	0,037	0,091	0,218	0,282
		<i>Elephantini</i>	0,163	0,063	0,049	0,067	0,119	0,16	0,204	0,273	0,3
		<i>Equus</i>	0,426	0,208	0,016	0,042	0,267	0,465	0,585	0,721	0,754
		<i>Glires</i>	0,232	0,181	0,002	0,006	0,07	0,196	0,373	0,556	0,601
		<i>Rangifer</i>	0,054	0,041	0,005	0,008	0,024	0,044	0,075	0,134	0,158
	Ursus arctos	<i>Bovina</i>	0,085	0,097	0,001	0,002	0,015	0,049	0,122	0,283	0,347
		<i>Cervus</i>	0,08	0,093	0,001	0,002	0,015	0,046	0,11	0,275	0,339
		<i>Elephantini</i>	0,275	0,097	0,087	0,115	0,209	0,275	0,34	0,44	0,472
		<i>Equus</i>	0,272	0,169	0,012	0,023	0,13	0,266	0,394	0,556	0,611
		<i>Glires</i>	0,185	0,142	0,004	0,008	0,06	0,166	0,282	0,446	0,503
		<i>Rangifer</i>	0,103	0,083	0,006	0,011	0,04	0,082	0,141	0,268	0,318
	Panthera	<i>Bovina</i>	0,117	0,154	0,001	0,002	0,014	0,053	0,148	0,479	0,572
		<i>Cervus</i>	0,09	0,122	0,001	0,002	0,013	0,041	0,112	0,368	0,474
		<i>Elephantini</i>	0,214	0,075	0,065	0,086	0,163	0,216	0,263	0,335	0,358
		<i>Equus</i>	0,081	0,059	0,007	0,012	0,038	0,067	0,111	0,195	0,226
		<i>Glires</i>	0,064	0,054	0,003	0,006	0,024	0,049	0,091	0,164	0,196
		<i>Rangifer</i>	0,434	0,165	0,029	0,087	0,356	0,462	0,548	0,66	0,695
Homo sapiens	<i>Bovini</i>	0,051	0,069	0,001	0,001	0,007	0,022	0,063	0,21	0,252	
	<i>Cervus</i>	0,035	0,047	0,001	0,001	0,006	0,018	0,044	0,133	0,182	
	<i>Elephantini</i>	0,729	0,068	0,593	0,617	0,686	0,731	0,776	0,839	0,857	
	<i>Equus</i>	0,062	0,05	0,004	0,006	0,021	0,048	0,093	0,159	0,179	
	<i>Glires</i>	0,046	0,042	0,001	0,003	0,013	0,031	0,068	0,131	0,152	
	<i>Rangifer</i>	0,078	0,065	0,004	0,006	0,027	0,059	0,113	0,21	0,248	

Période culturelle 3	Canis	<i>Bovina</i>	0,073	0,088	0,001	0,002	0,013	0,038	0,101	0,266	0,329
		<i>Cervus</i>	0,074	0,093	0,001	0,002	0,012	0,038	0,098	0,274	0,337
		<i>Elephantini</i>	0,094	0,046	0,022	0,03	0,061	0,089	0,124	0,177	0,196
		<i>Equus</i>	0,401	0,223	0,014	0,033	0,205	0,432	0,586	0,723	0,764
		<i>Glires</i>	0,257	0,19	0,002	0,006	0,082	0,229	0,418	0,576	0,618
		<i>Rangifer</i>	0,1	0,06	0,011	0,018	0,055	0,091	0,136	0,215	0,24
	Vulpes	<i>Bovina</i>	0,029	0,043	0	0,001	0,004	0,013	0,037	0,116	0,156
		<i>Cervus</i>	0,038	0,06	0	0	0,004	0,015	0,044	0,159	0,211
		<i>Elephantini</i>	0,024	0,019	0,003	0,004	0,011	0,02	0,033	0,06	0,072
		<i>Equus</i>	0,552	0,293	0,006	0,023	0,318	0,592	0,817	0,942	0,957
		<i>Glires</i>	0,328	0,276	0,001	0,002	0,065	0,278	0,546	0,832	0,887
		<i>Rangifer</i>	0,028	0,027	0,002	0,003	0,009	0,02	0,037	0,082	0,103
	Ursus arctos	<i>Bovina</i>	0,048	0,068	0	0,001	0,006	0,022	0,062	0,189	0,245
		<i>Cervus</i>	0,052	0,078	0	0,001	0,006	0,022	0,066	0,208	0,275
		<i>Elephantini</i>	0,047	0,031	0,008	0,01	0,024	0,041	0,063	0,108	0,125
		<i>Equus</i>	0,454	0,3	0,007	0,016	0,16	0,466	0,731	0,889	0,914
		<i>Glires</i>	0,334	0,279	0,001	0,003	0,055	0,289	0,582	0,8	0,839
		<i>Rangifer</i>	0,065	0,064	0,003	0,005	0,02	0,044	0,089	0,193	0,236
	Panthera	<i>Bovina</i>	0,094	0,128	0	0,001	0,01	0,039	0,13	0,375	0,473
		<i>Cervus</i>	0,086	0,121	0	0,001	0,009	0,034	0,112	0,342	0,436
		<i>Elephantini</i>	0,058	0,036	0,009	0,013	0,031	0,052	0,078	0,127	0,143
		<i>Equus</i>	0,203	0,14	0,007	0,016	0,089	0,182	0,295	0,456	0,508
		<i>Glires</i>	0,157	0,131	0,002	0,004	0,046	0,129	0,239	0,403	0,47
		<i>Rangifer</i>	0,401	0,18	0,018	0,056	0,289	0,419	0,527	0,68	0,721
Homo sapiens	<i>Bovina</i>	0,084	0,158	0	0,001	0,006	0,022	0,067	0,525	0,617	
	<i>Cervus</i>	0,064	0,126	0	0,001	0,006	0,019	0,055	0,377	0,541	
	<i>Elephantini</i>	0,27	0,098	0,084	0,107	0,201	0,268	0,335	0,434	0,464	
	<i>Equus</i>	0,27	0,241	0,005	0,009	0,054	0,173	0,499	0,683	0,714	
	<i>Glires</i>	0,195	0,199	0,001	0,003	0,027	0,096	0,375	0,569	0,607	
	<i>Rangifer</i>	0,116	0,128	0,004	0,007	0,03	0,071	0,151	0,415	0,494	

Tableau 14. – Tableau des résultats pour la fraction de la contribution protéinique de chaque clade-source selon les membres de la guilda des carnivores pour les quatre périodes culturelles.

Pour ce qui est des *Vulpes*, on peut constater de leur intérêt pour les *Glires* et les *Equus*, et où la part du clade-source *Equus* est beaucoup plus importante. Leur contribution à l'apport protéinique est de 16 à 75 % ($\bar{x} = 43 \%$, $\sigma = 21 \%$), tandis que celui du clade-source *Glires* est de 0,2 à 60 % ($\bar{x} = 23 \%$, $\sigma = 18 \%$). Il faut toutefois considérer ces deux clades-sources comme un mélange, où la consommation de l'un ne se fait pas en même temps que l'autre. On peut

constater de la participation à l'apport protéinique du clade-source *Elephantini* (qui est un mélange *Elephantini* et *Bovina*) de 5 à 30 % ($\bar{x} = 16 \%$, $\sigma = 6 \%$) (**Figure 54**).

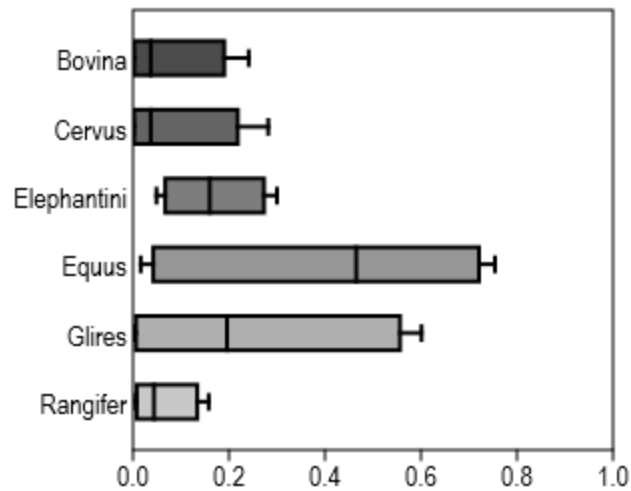


Figure 54. – Boîte à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Vulpes* pour la PC2.

Dans le cas de l'*Ursus arctos*, il est possible de constater de leur préférence pour les *Glires* à la période culturelle 2 (PC2), mais aussi d'un certain intérêt pour l'ensemble des clades-sources de la recherche. Par exemple, les clades-sources des *Equus* et des *Glires*, qui sont un mélange (où la consommation de l'un ne se fait pas en même temps que l'autre), contribuent à l'apport protéinique de 12 à 61 % ($\bar{x} = 16 \%$, $\sigma = 6 \%$) et de 0,4 à 50% ($\bar{x} = 19 \%$, $\sigma = 14 \%$), pour l'un et l'autre. Il y a aussi une certaine contribution du groupe *Rangifer* de 0,6 à 32% ($\bar{x} = 10 \%$, $\sigma = 8 \%$), ainsi que du clade-source *Bovina* (qui est un mélange *Bovina* et *Elephantini*, où la consommation de l'un exclut celle de l'autre) et *Cervus* de 0,1 à 35 % ($\bar{x} = 9 \%$, $\sigma = 10 \%$) et de 0,1 à 34 % ($\bar{x} = 8 \%$, $\sigma = 9 \%$), respectivement (**Figure 55**).

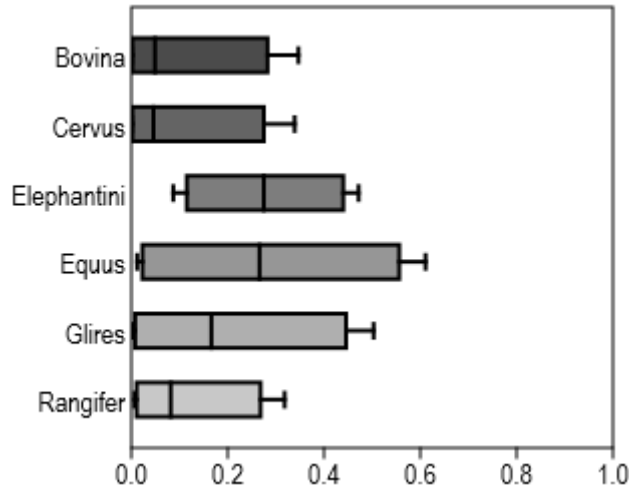


Figure 55. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Ursus arctos* pour la PC2.

Quant à la situation des *Panthera spelaea*, un attrait pour les cervidés est observable à travers des scores de 3 à 70 % ($\bar{x} = 43$ %, $\sigma = 17$ %) pour le clade-source *Rangifer* et de 0,1 à 47% ($\bar{x} = 9$ %, $\sigma = 12$ %) pour le groupe *Cervus*. Cependant, il est aussi possible de souligner la participation à l'apport protéinique par le clade-source *Elephantini* et *Bovina* (qui sont aussi un mélange de l'un et l'autre) qui affiche des intervalles de 7 à 36 % ($\bar{x} = 21$ %, $\sigma = 8$ %) et de 0,1 à 57 % ($\bar{x} = 12$ %, $\sigma = 15$ %), respectivement (**Figure 56**).

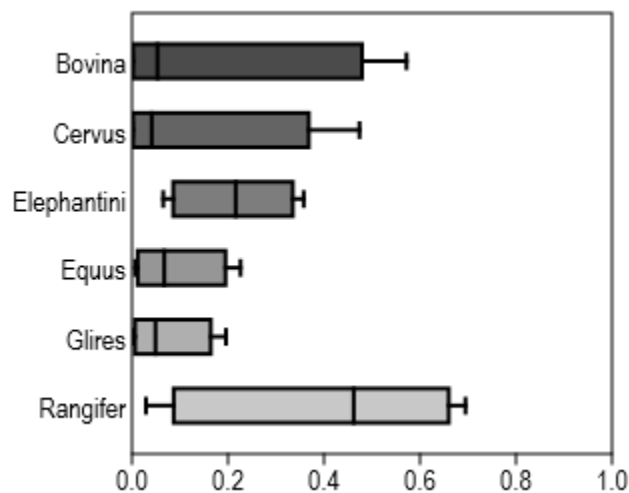


Figure 56. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Panthera spelaea* pour la PC2.

Pour ce qui est des *Homo sapiens*, on observe la contribution, presque exclusive, du clade-source *Elephantini* avec un intervalle de 59 à 86 % ($\bar{x} = 73\%$, $\sigma = 7\%$) à l'apport protéinique, qui est aussi un mélange *Elephantini* et *Bovina*, où la consommation de chacun se fait de façon asynchrone. L'autre clade-source le plus important semble être *Rangifer* avec une participation de 0,4 à 25 % ($\bar{x} = 8\%$, $\sigma = 7\%$) (**Figure 57**).

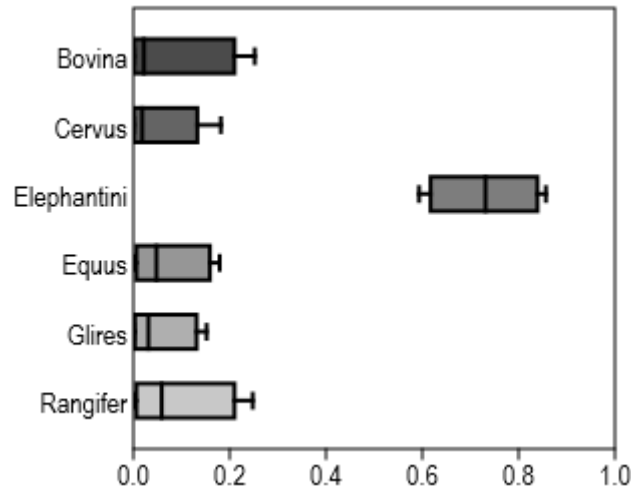


Figure 57. – Boîte à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Homo sapiens* pour la PC2.

5.2.4 La période culturelle 3 (PC3)

Pour la période culturelle 3, on remarque la nette dominance du mélange *Equus* et *Glires*, où l'un est consommé que dans les cas où l'autre ne l'est pas. En effet, cela est vrai pour les *Canis* (*Equus* : 1 à 76 % ($\bar{x} = 40\%$, $\sigma = 22\%$) et *Glires* : 0,2 à 62 % ($\bar{x} = 25\%$, $\sigma = 19\%$) voir **Figure 58**), les *Vulpes* (*Equus* : 0,6 à 96 % ($\bar{x} = 55\%$, $\sigma = 33\%$) et *Glires* : 0,1 à 89 % ($\bar{x} = 33\%$, $\sigma = 28\%$) voir **Figure 61**), les *Ursus arctos* (*Equus* : 0,7 à 91 % ($\bar{x} = 45\%$, $\sigma = 30\%$) et *Glires* : 0,1 à 84 % ($\bar{x} = 33\%$, $\sigma = 28\%$) voir **Figure 61**) et les *Homo sapiens* (*Equus* : 0,5 à 71 % ($\bar{x} = 27\%$, $\sigma = 24\%$) et *Glires* : 0,1 à 61 % ($\bar{x} = 20\%$, $\sigma = 20\%$) voir **Figure 60**).

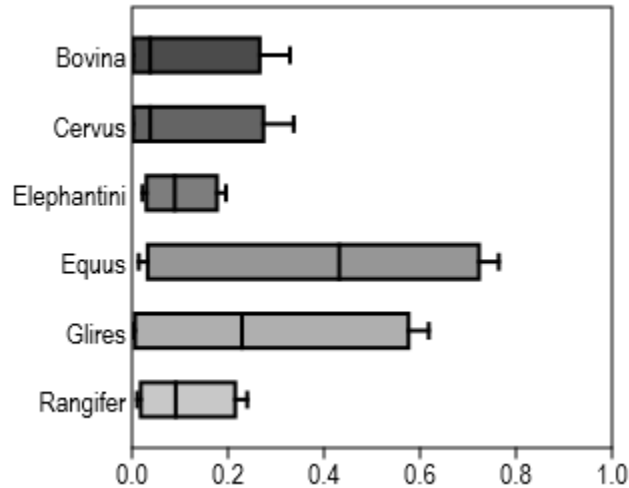


Figure 58. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Canis* pour la PC3.

Ils sont aussi importants pour les *Panthera spelaea* (*Equus* : 0,07 à 51 % (\bar{x} = 200%, σ = 14 %) et *Glires* 0,2 à 47 % (\bar{x} = 16%, σ = 13 %)), mais davantage pour le clade-source *Rangifer* qui est le plus contributif à l'apport protéinique avec un intervalle de 18 à 72 % (\bar{x} = 40%, σ = 18 %) (Figure 59).

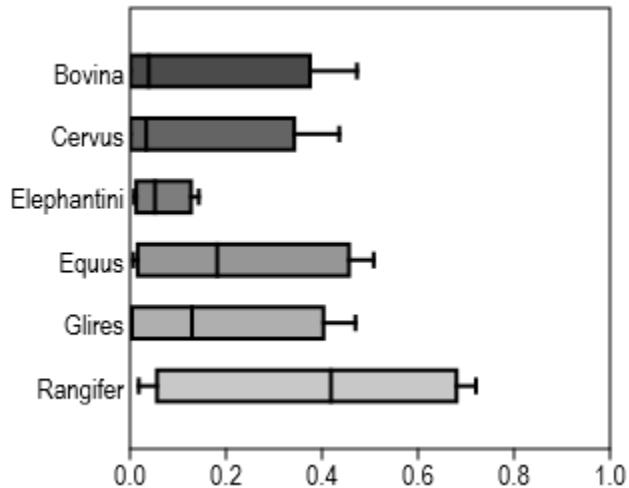


Figure 59. – Boite à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Panthera spelaea* pour la PC3.

En plus de la contribution du mélange *Equus* et *Glires* à l'apport en protéine pour le groupe des *Canis*, on remarque que tous les clades-sources y participent plus ou moins (*Rangifer* : 1 à 24 % (\bar{x} = 10%, σ = 6 %) *Cervus* : 0,1 à 34% (\bar{x} = 7%, σ = 9 %)), mais aussi le clade-source *Bovina* : 0,1 à

33 % ($\bar{x} = 7\%$, $\sigma = 9\%$), qui est aussi un amalgame avec les *Elephantini*, qui ont quant à eux, la contribution la plus basse, avec un intervalle de confiance de 2 à 20 % ($\bar{x} = 9\%$, $\sigma = 5\%$) (**Figure 58**).

Il est possible de faire à peu près le même constat pour ce qui est du groupe des *Homo sapiens*, excepté que le clade-source *Elephantini* (qui doit être considéré comme un mélange *Elephantini* et *Bovina*) participe à l'apport en protéine de ces derniers avec un intervalle de 8 à 46%, une moyenne de 27 % et un écart-type de 10 %. Il est aussi possible de constater que les clades-sources *Bovina* (0 à 62 %, $\bar{x} = 8\%$, $\sigma = 16\%$, qui doit être considéré comme un mélange *Bovina* et *Elephantini*), *Cervus* (0 à 54 %, $\bar{x} = 6\%$, $\sigma = 13\%$) et *Rangifer* (0,4 à 49 %, $\bar{x} = 12\%$, $\sigma = 13\%$) ont aussi, dans une moindre mesure, leur contribution (**Figure 60**).

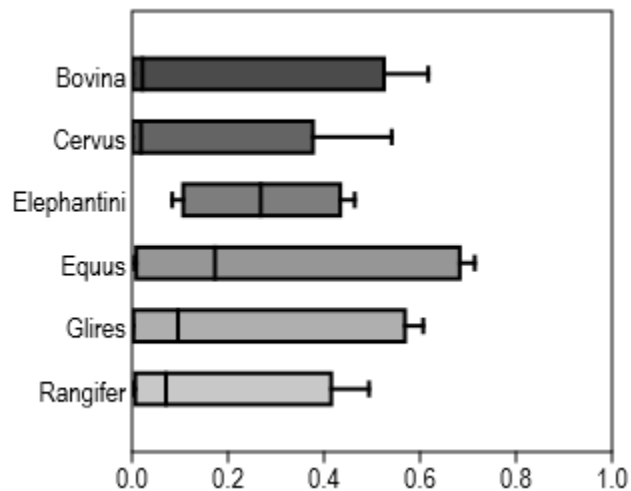


Figure 60. – Boîte à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par le groupe *Homo sapiens* pour la PC3.

Enfin, comme il a été nommé précédemment, le mélange *Equus* et *Glires* a été le plus grand contributeur pour ce qui est des groupes *Vulpes* et *Ursus arctos* de la PC3, et les scores des autres clades-sources affichent des scores de la moyenne de l'intervalle de confiance de moins de 10 % à chaque fois (**Figure 61**).

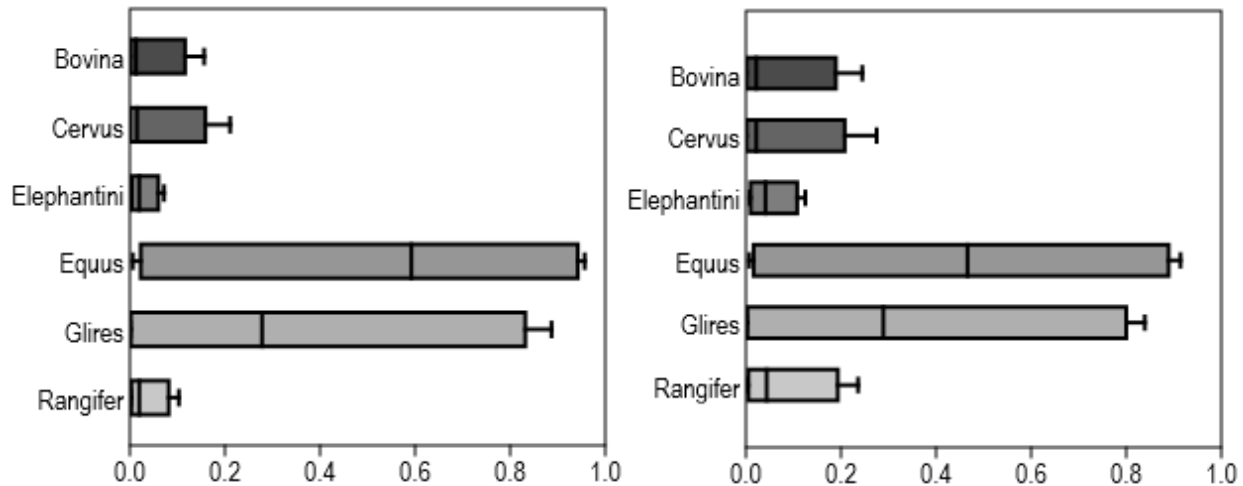


Figure 61. – Boîte à moustaches des intervalles de confiance des clades-sources consommés par les groupes *Vulpes* (à gauche) et *Ursus arctos* (à droite) pour la PC3.

5.2.5 Sommaire des préférences de régime alimentaire des membres de la guilda (PRA)

Pour avoir une vision globale sur les résultats, des diagrammes à barres des moyennes des intervalles de l'apport protéinique selon les six clades-sources seront présentés pour chacun des membres de la guilda. Cela permettra de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse neutre voulant que l'invasion biologique humaine eût été de nature bénigne, étant donné que les *Homo sapiens* ne sont pas liés à des changements de préférence de régime alimentaire. Suivra aussi, les tableaux sur les scores, ainsi que la variation proportionnelle de la contribution de chaque clade-source à l'apport protéinique des membres de la guilda des carnivores pour chaque période culturelle de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) par rapport à la période initiale (PC0). Avant d'aller plus en avant avec les préférences de régime alimentaire, il importe de rappeler que dans le cas de la période initiale (PC0) et de la période culturelle 1 (PC1), il faut considérer les scores des *Cervus* et des *Rangifer* comme étant des mélanges, où la consommation de l'un exclut celle de l'autre. Pour ce qui est de la période culturelle 2 et la période culturelle 3, il faut considérer les clades-sources des *Equus* et des *Glires* comme un mélange, où là aussi la consommation de l'un écarte celle de l'autre.

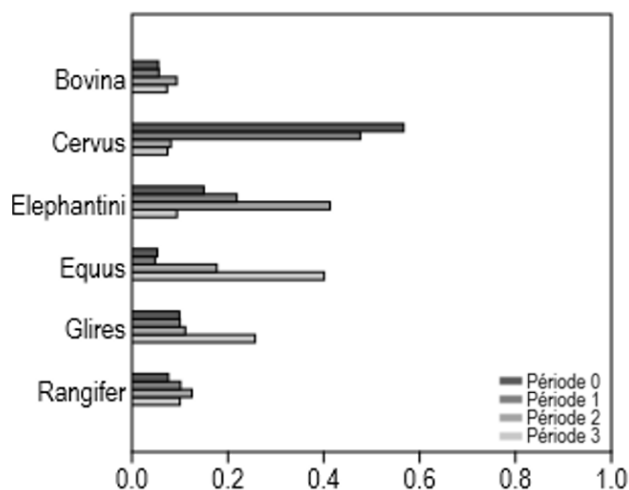


Figure 62. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des *Canis* au cours des quatre périodes culturelles.

On peut voir que le clade-source le plus consommé par le groupe des *Canis* à la période initiale est le clade-source *Cervus*, un mélange *Cervus* et *Rangifer* (PC0 : 58 %) (**Figure 62**), ce qui est aussi le cas lors de la période culturelle 1 (PC1 : 48 %), même si on voit une diminution de 16 % de la contribution de ce clade-source par rapport à la PC0 (**Tableau 15**).

Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Canis*

	<i>Bovina</i>		<i>Cervus</i>		<i>Elephantini</i>		<i>Equus</i>		<i>Glires</i>		<i>Rangifer</i>	
PC0	6	%	58	%	15	%	5	%	10	%	8	%
PC1	6	0	48	-16	22	46	5	0	10	0	10	25
PC2	9	50	8	-86	41	73	18	260	11	10	13	63
PC3	7	16	7	-88	9	-40	40	800	26	160	10	25

Tableau 15. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Canis* pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.

Pour ce qui est des périodes culturelles de l'OIS 2, on peut statuer qu'à la période culturelle 2 le clade-source *Elephantini*, un mélange *Elephantini* et *Bovina*, est le plus grand contributeur (PC2 : 41 %). Cela marque une augmentation de la participation du clade-source de 73 % en comparaison avec la PC0. À la période culturelle 3, c'est le clade-source *Equus*, un mélange des *Equus* et *Glires* (PC3 : 40 %), qui est le plus largement consommé à l'époque, ce qui est huit fois plus important qu'à la période initiale (PC0).

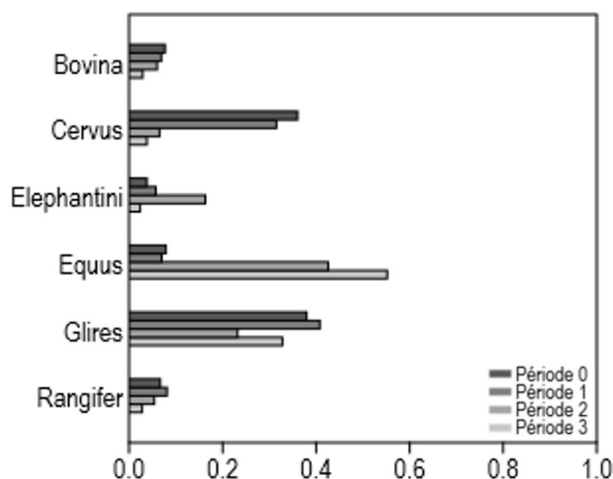


Figure 63. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des *Vulpes* au cours des quatre périodes culturelles.

On peut voir que les *Glires* sont au menu des *Vulpes* pour la période initiale (PC0 : 38 %) ainsi que pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1 : 41 %), et ce, via le clade-source *Equus* qui est un mélange *Equus* et *Glires* (PC2 : 43 % et PC3 : 55 %) lors des périodes culturelles de l’OIS 2 (Figure 63).

Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l’apport protéinique du groupe des *Vulpes*

	<i>Bovina</i>		<i>Cervus</i>		<i>Elephantini</i>		<i>Equus</i>		<i>Glires</i>		<i>Rangifer</i>	
PC0	8	%	36	%	4	%	8	%	38	%	7	%
PC1	7	-12	32	-11	6	50	7	-12	41	7	8	14
PC2	6	-25	7	-81	16	400	43	438	23	-39	5	-29
PC3	3	-62	4	-89	2	-50	55	588	33	-13	3	-57

Tableau 16. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l’apport protéinique du groupe des *Vulpes* pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.

Pour ce qui est des deux périodes culturelles de l’OIS 3, il est possible de remarquer une augmentation de 7 % de la contribution à l’apport protéinique du clade-source des *Glires*, par rapport à la PC0 (Tableau 16). Du côté du clade-source *Equus* pour les périodes culturelles de l’OIS 2, on constate un score de quatre fois plus grand que celui de la PC0 pour la PC2, et de cinq fois pour la PC3.

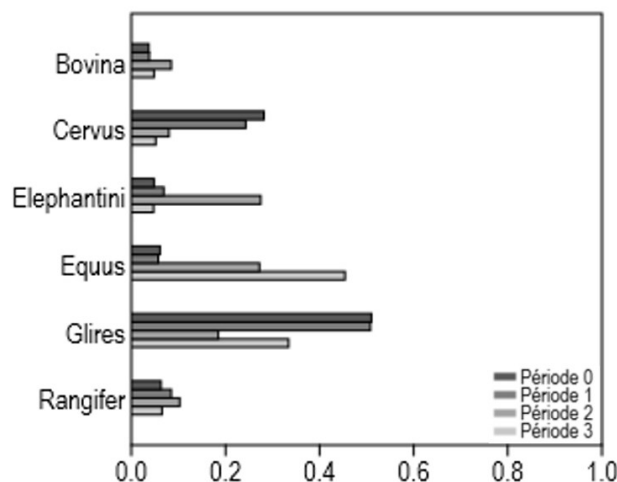


Figure 64. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des *Ursus arctos* au cours des quatre périodes culturelles.

En ce qui concerne les *Ursus arctos*, on a constaté à travers les résultats que le clade-source *Glires* est le favori, tout comme pour la période initiale (PC0 : 51 %), que pendant la période culturelle 1 et la période culturelle 3 (PC1 : 51 % et PC3 : 45 %), et ce, à travers le clade-source *Equus* qui est un mélange *Equus* et *Glires* (**Figure 64**). On ne note pas de variation de l'apport en protéine du clade-source *Glires* entre la période initiale (PC0) et la période culturelle 1 (PC1) (**Tableau 17**), mais pour ce qui est du clade-source *Equus*, le score de la variation entre la PC0 et la période culturelle 2 (PC2) est trois fois et demie plus important et plus de six fois et demie plus élevé pour la PC3.

Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Ursus arctos*

	<i>Bovina</i>		<i>Cervus</i>		<i>Elephantini</i>		<i>Equus</i>		<i>Glires</i>		<i>Rangifer</i>	
PC0	4	%	28	%	5	%	6	%	51	%	6	%
PC1	4	0	24	-14	7	40	6	0	51	0	9	50
PC2	9	125	8	-71	28	460	27	350	19	-63	10	66
PC3	5	25	5	-82	5	0	46	667	33	-35	7	17

Tableau 17. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Ursus arctos* pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.

Il n'y a que la période culturelle 2 qui affiche une préférence différente avec un intérêt pour le clade-source *Elephantini*, un mélange des *Elephantini* et *Bovina* (PC2 : 28 %), qui équivaut à une variation du score d'au moins quatre fois et demie par rapport à la période initiale (PC0).

Toutefois, il faut souligner que le clade-source des *Equus* affiche un score semblable de 27 % pour la PC2.

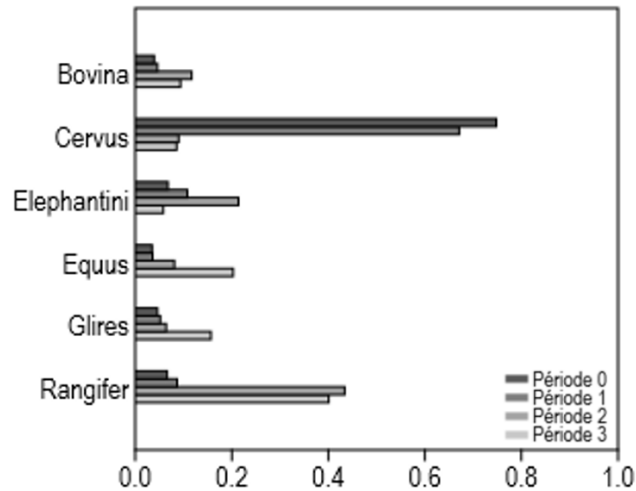


Figure 65. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des *Panthera spelaea* au cours des quatre périodes culturelles.

Pour ce qui est du groupe de *Panthera spelaea*, il a été possible de statuer du fait que le clade-source de prédilection est le clade-source des *Cervus*, qui est un mélange *Cervus* et *Rangifer*, à la période initiale (PC0 : 75 %) et à la période culturelle 1 (PC1 : 67 %) (**Figure 65**). Cela marque une variation négative de 11 % entre ces deux périodes culturelles (**Tableau 18**).

Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Panthera spelaea*

	<i>Bovina</i>		<i>Cervus</i>		<i>Elephantini</i>		<i>Equus</i>		<i>Glires</i>		<i>Rangifer</i>	
PC0	4	%	75	%	7	%	4	%	5	%	7	%
PC1	5	25	67	-11	11	57	4	0	5	0	9	29
PC2	12	300	9	-88	21	300	8	50	6	20	43	514
PC3	9	125	9	-88	6	-14	20	500	16	220	40	471

Tableau 18. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Panthera spelaea* pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.

Réalité semblable pour les deux autres périodes culturelles de la dispersion humaine (PC2 : 43 % et PC3 : 40 %) qui marque aussi un intérêt net pour le clade-source *Rangifer*. Comparativement au score de la PC0, on observe une augmentation proportionnelle d'à peu près cinq fois, pour ces deux périodes culturelles de l'OIS 3.

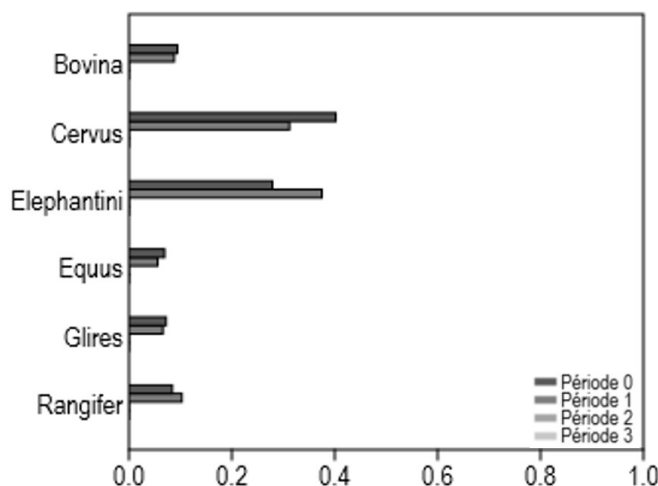


Figure 66. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des *Crocuta crocuta spelaea* au cours des quatre périodes culturelles.

En ce qui concerne le groupe des *Crocuta crocuta spelaea*, on observe que les préférences de ce dernier changent par rapport à la période initiale (PC0), puisque le clade-source *Elephantini* (PC1 : 71 %) est préféré au clade-source *Cervus*, qui est un mélange *Cervus* et *Rangifer* (PC0 : 40 %) (**Figure 66**).

Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Crocuta crocuta spelaea*

	<i>Bovina</i>		<i>Cervus</i>		<i>Elephantini</i>		<i>Equus</i>		<i>Glires</i>		<i>Rangifer</i>	
PC0	9	%	40	%	28	%	7	%	7	%	8	%
PC1	9	0	31	-22	38	36	6	-14	7	0	10	25

Tableau 19. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Crocuta crocuta spelaea* pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.

Ces scores sont associés à une diminution de la contribution du clade-source *Cervus* de 22 % et une augmentation de celui-ci des *Elephantini* de 36 %, en comparaison avec les scores de la PC0 (**Tableau 19**).

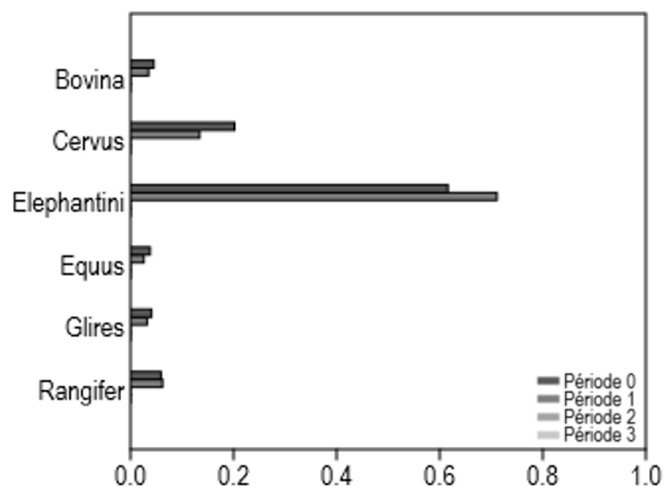


Figure 67. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des *Homo neanderthalensis* au cours des quatre périodes culturelles.

Finalement, le groupe des *Homo neanderthalensis* aura le même penchant pour le clade-source *Elephantini*, tant à la période initiale (PC0 : 62 %) qu'à la période culturelle 1 (PC1 : 71 %) (Figure 67).

Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Homo neanderthalensis*

	<i>Bovina</i>		<i>Cervus</i>		<i>Elephantini</i>		<i>Equus</i>		<i>Glires</i>		<i>Rangifer</i>	
PC0	5	%	20	%	62	%	4	%	4	%	6	%
PC1	4	-20	13	-35	71	15	3	-25	3	-33	6	0

Tableau 20. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Homo neanderthalensis* pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.

Il est aussi possible de conclure que ces scores représentent une augmentation de la contribution du clade-source *Elephantini* à l'apport protéinique des *Homo neanderthalensis* de 15 % (Tableau 20).

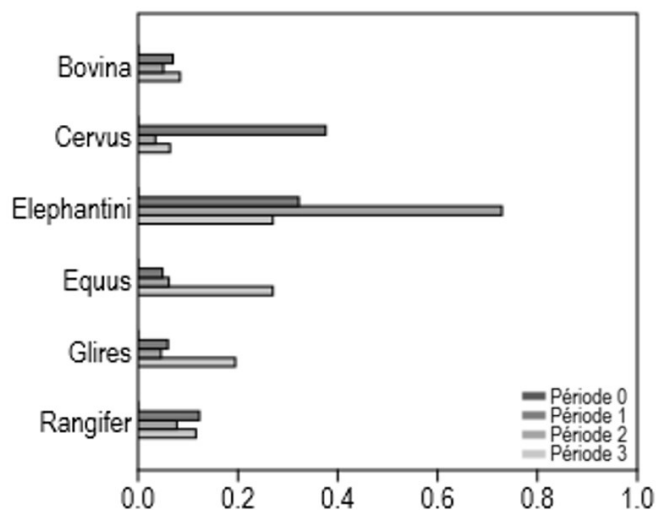


Figure 68. – Moyenne des intervalles de confiance de la contribution protéinique de chaque clade-source au régime alimentaire des *Homo sapiens* au cours des trois périodes culturelles (PC1, PC2 et PC3).

Aussi, les résultats pour le groupe des *Homo sapiens*, que l'on ne peut comparer avec la période initiale (PC0), seront tout de même présentés. Il est possible de constater que ces derniers ont changé de préférence de régime alimentaire pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) (**Figure 68**). On a noté pour la période culturelle 1, la consommation des clades-sources *Cervus* et *Rangifer*, qui sont aussi un mélange (PC1 : 38 % et 12 %, respectivement) et pour la période culturelle 2, une préférence pour le clade-source *Elephantini*, qui est un mélange *Elephantini* et *Bovina* (PC2 : 73 %) (**Tableau 21**). Pour la période culturelle 3 (PC3), un score égal entre le clade-source *Elephantini* (27 %) et le clade-source *Equus* (27 %), qui est aussi un mélange *Equus* et *Glires*, est dénoté.

Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Homo sapiens*

	<i>Bovina</i>	<i>Cervus</i>	<i>Elephantini</i>	<i>Equus</i>	<i>Glires</i>	<i>Rangifer</i>
PC1	7	38	32	5	6	12
PC2	5	4	73	6	5	8
PC3	8	6	27	27	20	12

Tableau 21. – Résultats et contributions proportionnelles de chaque clade-source à l'apport protéinique du groupe des *Homo sapiens* pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), par rapport aux scores de la période initiale (PC0), en %.

Dans le tableau suivant, l'ensemble des préférences de régime alimentaire pour chaque membre de la guildes ont été compilées et schématisées (**Tableau 22**). Pour les clades-sources que l'on doit

considérer comme des mélanges, deux silhouettes seront apposées côte à côte. Celle qui se trouve à droite représente le clade-source avec la moyenne la plus élevée par rapport à l'autre clade-source impliqué dans le mélange. Le groupe des *Homo sapiens* pour la PC3 présente deux scores identiques et c'est la raison pour laquelle deux mélanges de clades-sources sont identifiés.

Préférences alimentaires des membres de la guildes des carnivores pour les quatre périodes culturelles


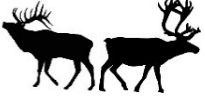
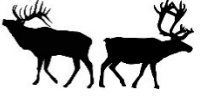




























	PC0	PC1	PC2	PC3
				
				
				
				
			/	
				
	/			 
				

Tableau 22. – Schématisation des préférences de régime alimentaire des membres de la guildes des carnivores pour les quatre périodes culturelles

Dans le **Tableau 23**, il est possible de retrouver un résumé de l'équivalence ou de la différence entre les préférences de régime alimentaire (PRA) pour chaque membre de la guildes des carnivores entre la période initiale (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1,

PC2 et PC3). Il apparaît que les PRA sont restées majoritairement les mêmes entre la situation de la période initiale (PC0) et de la PC1. À ce titre, il n’y a que le groupe des *Crocota crocuta spelaea* qui affiche un résultat inverse. À la période culturelle 2 (PC2), 50 % des membres de la guildes des carnivores ont maintenu les mêmes préférences alimentaires qu’en PC0; les groupes *Vulpes* et *Panthera spelaea*. Les groupes des *Canis* et des *Ursus arctos* ont, quant à eux, changé de préférence de régime alimentaire. En ce qui concerne la période culturelle 3 (PC3), les habitudes alimentaires des membres de la guildes des carnivores se sont maintenues par rapport à la situation initiale (PC0) dans une proportion de 75 %. Les *Canis* sont le seul groupe à avoir changé de préférence alimentaire à la PC3.

Résumé de l’équivalence ou de la différence des préférences de régimes alimentaires (PRA)

	PC1	PC2	PC3
<i>Canis</i>	✓	✗	✗
<i>Vulpes</i>	✓	✓	✓
<i>Ursus arctos</i>	✓	✗	✓
<i>Panthera spelaea</i>	✓	✓	✓
<i>Crocota crocuta spelaea</i>	✗	/	
<i>Homo neanderthalensis</i>	✓		

Tableau 23. – Équivalence (✓) ou différence (✗) des préférences de régimes alimentaires (PRA) entre la période culturelle 0 et les autres périodes culturelles.

Pour cela, il est possible de comprendre que pour PC1, la dispersion humaine ne semble pas associée à des altérations au sein de la guildes des carnivores, ainsi que lors de la période culturelle 3 (PC3). Il est donc raisonnable d’accepter que les humains aient amené peu ou pas de changement dans les comportements des membres de la guildes pour ces deux périodes culturelles (PC1 et PC3) et d’accepter l’hypothèse neutre. Il est aussi possible de remarquer que la PC2 est la période culturelle qui a géré le plus de changement dans les préférences de régime alimentaire que tous autres moments de la dispersion humaine. Puisque la moitié des membres ont changé leur préférence de régime alimentaire au contact des humains de la période

culturelle 2 (PC2), il est possible de statuer que cette dernière a mené à des changements comportementaux au sein de la guilde et de rejeter l'hypothèse neutre.

Chapitre 6 – Interprétation et discussion

6.1 Le contexte de la dispersion humaine

6.1.1 Maintien ou changement de la diversité

Selon les exigences de l'hypothèse neutre, il a été estimé que les scores de NR, de CR et de TA devaient rester stables et celui de CD devait diminuer. Dans le **Tableau 24**, il est possible de constater un sommaire du maintien ou du rejet de l'hypothèse neutre pour ces quatre métriques, selon les périodes culturelles de la dispersion humaine.

Résumé du maintien ou du rejet de l'hypothèse neutre pour les résultats de NR, CR, TA et CD

	PC1	PC2	PC3
NR	H ₁	H ₁	H ₀
CR	H ₁	H ₁	H ₁
TA	H ₀	H ₀	H ₁
CD	H ₀	H ₀	H ₀

Tableau 24. – Résumé du maintien (H₀) ou du rejet de l'hypothèse neutre (H₁) pour les écarts de l'azote et du carbone (NR et CR), l'aire totale (TA) et la distance moyenne au centre de masse (CD), selon les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3).

Les étendues des valeurs d'azote (NR)

Le rejet de l'hypothèse neutre pour la PC1 et la PC2 amène l'idée que les techno-complexes aurignaciens et gravettiens sont liés à une diversité trophique intragilde plus riche qu'avant la dispersion humaine. En ce sens, les *Homo sapiens* semblent avoir occupé un rôle fonctionnel différent au sein de la communauté alimentaire et n'a donc pas été une espèce redondante lors de ces périodes culturelles (PC1 et PC2). A contrario, pour ce qui est de la période culturelle 3 (PC3), on observe un score semblable à celui de la période initiale (PC0), ce qui indique que le groupe *Homo sapiens* qui lui est associé occupait un rôle fonctionnel redondant au sein de la gilde des carnivores et n'affectait donc pas la diversité trophique de celle-ci.

Il est tout de même à noter que l'on remarque que la diversité trophique de la PC2 (NR : 4,6 ‰) est aussi importante que celle de la PC1 (NR : 4,7 ‰), alors que l'on compte deux membres en moins au sein de sa guilda (PC1 : $n = 7$ et PC2 : $n = 5$). En effet, les groupes des *Homo neanderthalensis* et celui des *Crocota crocuta spelaea* ne sont plus présents dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne. En plus, la PC2 est une période culturelle de l'OIS 3, qui est associé à des climats froids et secs en comparaison avec la période culturelle 1 (PC1). En effet, même si les températures de la PC2 étaient généralement plus rudes, la diversité trophique des membres de la guilda a tout de même augmenté, ce qui n'est cependant pas le cas pour la PC3 qui est aussi une période culturelle de l'OIS 3 (NR : 3,8 ‰).

Toutefois, ce score pourrait peut-être s'expliquer par le fait que ces deux membres de la guilda en moins occupaient des rôles fonctionnels comparables à ceux des autres membres de la guilda ou bien que leur niche alimentaire ait été réoccupée par une ou plusieurs espèces de la PC2 (Layman, Araujo, et al. 2012), ce qui ferait en sorte de garder à peu près les mêmes scores NR entre les deux périodes culturelles.

Les étendues des valeurs de carbone (CR)

Pour ce qui est des étendues des valeurs de carbone (CR), l'hypothèse neutre a été refusée pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3). En effet, pour ce qui est de la PC1 et la PC2, il serait possible d'affirmer que les membres se seraient concentrés sur nombre limité de proies, ou encore que les consommateurs primaires préférés par ceux-ci se soient limités aux mêmes ressources basales, et ce, de façon plus substantielle qu'elles ne le faisaient lors de la période initiale (PC0) (Layman, Quattrochi, et al. 2007). Cela est intéressant puisque comme il a été mentionné précédemment, ces deux périodes culturelles ne sont pas intégrées au même stade isotopique de l'oxygène, alors qu'elles semblent toutes deux avoir favorisé des conditions semblables au niveau de la diversité à la base du réseau.

Pour ce qui est de la période culturelle 3 (PC3), le score de la CR augmente par rapport à celui de la période initiale (PC0). Cela pourrait être le signe d'une baisse de la compétition, où les membres de la guilda ont pu élargir le nombre de proies au menu (Layman, Quattrochi, et al. 2007). Cela pourrait aussi s'expliquer par la disponibilité d'une plus grande variété de

ressources basales pour les consommateurs primaires de cette période culturelle (Layman, Quattrochi, et al. 2007). Selon l'optique des variations climatiques, la PC3, qui est associée à l'OIS 2, est un moment de la dispersion humaine marquée par des températures plus froides qu'en période initiale (PC0). Le fait de retrouver autant de diversité trophique à la base du réseau lors de cette période culturelle peut être inusité considérant les conditions climatiques.

Ainsi donc, il serait possible d'affirmer que les groupes *Homo sapiens* pour les périodes culturelles de la dispersion humaine n'auraient pas endossé le rôle d'une espèce redondante, puisque l'hypothèse neutre a été écartée pour tous les scores de la CR.

L'aire totale de la guildes des carnivores (TA)

Pour ce qui est de la PC1, on note une contraction de l'aire totale en comparaison avec la PC0, ce qui indique qu'il y a une perte de diversité au sein des proies consommées par les membres de la guildes. Cela semble indiquer la présence d'une espèce non redondante, car cette dernière serait spécialisée, voire restreinte sur un nombre très limité de proies se démarquant ainsi du rôle fonctionnel des autres membres de la guildes. Contrairement à ce qu'avait prédit l'hypothèse neutre, la période culturelle 3 (PC3) de dispersion humaine semble avoir affecté la diversité au sein de la communauté, car l'aire totale occupée dans l'espace δ est 43 % plus large qu'en PC0. Cela indique que le groupe des *Homo sapiens* occupait un rôle fonctionnel différent au sein de la guildes et qu'il n'était donc pas une espèce redondante. Pour ce qui est de la PC2, il y a un maintien du score par rapport à la situation initiale (PC0). De ce constat, il est possible d'émettre l'idée, que selon les résultats de la TA, les groupes d'*Homo sapiens* des techno-complexes associés aux cultures lithiques gravettiennes avaient des rôles fonctionnels similaires à ceux des autres membres de la guildes.

Comme il a été possible de le remarquer pour les deux métriques précédentes, même si la période culturelle 2 (PC2) compte deux membres en moins dans sa guildes, elle affiche pourtant une diversité des sources de protéines consommées semblable à ce qui avait été observé pour la période initiale (PC0). Cela tente de suggérer que le groupe des *Homo neanderthalensis* et celui des *Crocota crocuta spelaea* devaient occuper des rôles fonctionnels analogues à d'autres

carnivores, ou bien, comme il a déjà été proposé un peu plus haut, qu'un ou des membres de la guilda auraient accaparé leurs niches alimentaires laissées vacantes.

Alors que les valeurs de la TA s'étaient maintenues entre la PC0 et la période culturelle 2 (PC2), on assiste, comme il a été dit souligné, à une augmentation du score à la période culturelle 3 (PC3). Cela pourrait être le signe que les membres de la guilda ont généralisé la provenance de source de protéine (Layman, Arrington, et al. 2007; Layman, Quattrochi, et al. 2007).

La distance moyenne au centre de masse (CD)

En ce qui a trait à la distance moyenne au centre de masse, on dénote que ses valeurs sont identiques avant et après l'évènement de dispersion humaine. En tant qu'estimation du degré moyen de diversité trophique au sein de la guilda, cette métrique indique que le centroïde, le point de balance de la guilda de carnivore, reste statique, ce qui laisse à croire que les signatures isotopiques de la guilda sont généralement les mêmes entre la période initiale (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), et que, de ce fait, le groupe *Homo sapiens* était une espèce redondante au sein de la guilda. Cela indique aussi que, malgré la dispersion humaine, les changements climatiques et toutes autres influences, la diversité isotopique de la guilda est restée stable.

6.1.2 Maintien ou augmentation de la compétition

Selon la formulation de la deuxième hypothèse de recherche, il a été prédit que les valeurs des dernières métriques de Layman, c'est-à-dire la distance moyenne du plus proche voisin (NND) et l'écart-type de la distance moyenne du plus proche voisin (SDNND), diminueront au moment de la dispersion humaine dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne au Paléolithique supérieur, car l'*Homo sapiens* était considéré comme étant une espèce redondante. Par ce fait, on s'attend à une augmentation de la compétition au sein de la guilda, mais l'intensité de celle-ci ne devrait pas affecter la fonction et la structure de la guilda. Les indices, le niveau de chevauchement de l'aire de l'ellipse standard corrigée (\cap SEAc) et les principales relations coévolutives chez les membres de la guilda (PRC) devaient afficher des scores semblables à la période initiale (PC0) pour soutenir ce postulat. Dans le **Tableau 25**, un sommaire du maintien

ou du rejet de l'hypothèse neutre, pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3), est présenté.

Résumé du maintien ou du rejet de l'hypothèse neutre du NND et SDNND

	PC1	PC2	PC3
NND et SDNND	H ₁	H ₁	H ₀ *
\cap SEAc	H ₁	H ₀	H ₀
PRC	H ₀	H ₁	H ₁

Tableau 25. – Résumé du maintien (H₀) ou du rejet de l'hypothèse neutre (H₁) pour la NND et le SDNND, le niveau de \cap SEAc et la PRC, selon les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3) (*excède le seuil fixé).

Les métriques de Layman (NND et SDNND)

Pour ce qui est des deux dernières métriques de Layman, il est possible de constater qu'il n'y a pas eu, pour la période culturelle 1 (PC1) et la période culturelle 2 (PC2) d'augmentation de la compétition au-delà des niveaux attendus par rapport à la période initiale (PC0). En lien avec le postulat de base, les groupes d'*Homo sapiens* de ces périodes culturelles auraient investi une fonction inédite au sein de la guildes des carnivores, ce qui indique qu'ils n'étaient pas une espèce redondante. Inversement, on comprend que le groupe *Homo sapiens* de la période culturelle 3 (PC3) occupe un rôle similaire aux autres membres de la guildes. Toutefois, le score du SDNND ayant dépassé le seuil fixé antérieurement, il est permis d'avancer que la compétition aurait pu altérer la structure et la fonction de la communauté d'alimentation, ce qui n'est pas attendu lors d'une invasion biologique caractérisée par une nature bénigne. En effet, on peut considérer que la compétition était plus intense puisque l'espacement entre les valeurs pour toute la guildes diminue, et cela même s'il y a un membre de moins par rapport à la période initiale (PC0). Cela fait écho aux données affirmant que les populations humaines de la période culturelle 3 étaient en croissance, comparativement à celle de la période culturelle 2 aurait connu un dépeuplement important (Maier 2017). On sait aussi que ces périodes culturelles sont comprises dans l'OIS 2, un climat plus rude, et où on remarque à la fois l'espacement intraguildes le plus large (PC2) et le plus étroit (PC3) de toute l'étude. Pourtant, ces deux périodes culturelles comptent exactement le même nombre de membres.

L'intensité des chevauchements des aires d'ellipses standards corrigées (n SEAc)

En ce qui concerne l'intensité des chevauchements des aires d'ellipses standards corrigées (n SEAc), il a été permis de conclure que la période culturelle 1 (PC1) est associée à plus de compétition d'intensité élevée qu'à tout autre moment de la dispersion humaine. Ces constatations sont en dissonance avec ce qu'il a été permis de constater avec les scores de la NND et du SDNND, qui laissaient à penser que la période culturelle 1 (PC1) n'était pas liée à l'augmentation de la compétition au sein de la guild. Cependant, il a été possible de constater, grâce au score de l'étendue des valeurs de carbone (CR), que les membres de la guild de cette période avaient concentré leur apport en protéines sur un nombre plus limité de proies, qu'il n'avait été possible de le remarquer lors de la période initiale (PC0), ce qui corrobore les constatations du n SEAc. On sait aussi que la période culturelle 1 (PC1) est associée au plus grand nombre de membres dans la guild ($n=7$) et cette situation a pu mener à plus d'interaction de nature compétitive entre ces carnivores sympatriques. Comme il a été possible de le nommer antérieurement pour les faunes du Paléolithique supérieur, on sait que la densité des prédateurs était plus importante, en comparaison avec les proies disponibles (Ripple et Van Valkenburgh 2010; Van Valkenburgh, Hayward, et al. 2016), et cela est en concordance avec ce dont il a été permis de rendre compte à l'aide de cet indice.

Pour ce qui est de la période culturelle 2 (PC2), le score indique qu'il y aurait eu diminution de l'intensité de la compétition par rapport au contexte initial (PC0). Cela est conforme aux interprétations sur le score de la NND et de la SDNND pour la même période culturelle soutenant que les membres de la guild ont peu été investies dans des relations coévolutives intraguildes, étant donné un espace occupé plus large sur le graphique bivarié entre les membres, ainsi que pour la PRC, où une majorité de membres n'affiche pas de relation coévolutive d'intensité élevée.

À l'instar des autres périodes culturelles, on peut remarquer que les conclusions du n SEAc pour la période culturelle 3 (PC3) sont en inéquation avec les scores de la NND et du SDNND. On se souviendra que les résultats de ces deux métriques indiquaient des tendances inverses et que celle de la SDNND avait été préférée étant donné la robustesse statistique de cette dernière. Les scores du n SEAc permettent d'appuyer l'idée que malgré l'augmentation de la compétition

à la période culturelle 3 (PC3), celle-ci ne devait pas altérer le fonctionnement et la structure de la guildes. Cette supposition est aussi appuyée par le résultat du CR pour cette même période qui laisse présumer que les membres de la guildes se procuraient les apports protéiniques essentiels à leur survie sur un plus large éventail de proies qu'à tout autre moment de la dispersion humaine.

Les principales relations coévolutives chez les membres de la guildes (PRC)

Concernant les principales relations coévolutives intraguilides, il a été permis d'établir que le groupe des *Canis* n'a pas maintenu la même relation coévolutive principale qu'ils entretenaient avant la dispersion humaine. En effet, on peut voir que les *Panthera spelaea* ont été initialement la principale relation coévolutive pour le groupe, mais qu'ensuite, les *Crocota crocuta spelaea* et les *Homo sapiens* ont occupé le même poste lors de la PC1 et la PC3, respectivement. Ces observations sont conformes avec la réalité de la guildes des carnivores africaine d'aujourd'hui, où des lions d'Afrique (*Panthera leo*) et les hyènes tachetées (*Crocota crocuta crocuta*) engagent avec les lycaons (*Lycaon pictus*), un grand canidé chassant en groupe, des relations coévolutives cleptoparasitiques (Creel et Creel 1995, 1996; Hayward et Slotow 2009).

Pour ce qui est du groupe *Vulpes*, il est possible de remarquer une relation d'intensité élevée avec le groupe des *Ursus arctos* pour la période initiale (PC0) et pour la période culturelle 1 (PC1). Ces constatations ressemblent à la relation coévolutive entretenue actuellement entre l'ours polaire (*Ursus maritimus*) et le renard polaire (*Vulpes lagopus*) (Chesemore 1968), où le deuxième suit le premier, profitant de celui-ci pour augmenter son apport en protéine. En plus, on note que la superficie des niches isotopiques des groupes d'*Ursus arctos* diminuera pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3), alors que celles de leurs supposés commensaux affichent la tendance inverse. Effectivement, il apparaît que ce sont les *Vulpes* qui surplombent l'espace de niche des *Ursus arctos* lors de la période culturelle 2 (PC2), alors que les données de la période initiale (PC0), de la période culturelle 1 (PC1) et de la période culturelle 3 (PC3) suggèrent aucune relation d'intensité élevée pour ces derniers.

En ce qui concerne les *Panthera spelaea*, il n’y a pas été possible d’identifier de relations d’intensité élevée pour la période initiale (PC0) et la période culturelle 2 (PC2). Néanmoins, on en note une, lors de la PC1, avec le groupe *Canis*. Ce résultat est conforme avec les données actuelles de la savane africaine, où les lions d’Afrique sont connus pour chaparder les prises des lycaons (Creel et Creel 1995, 1996). Finalement, on souligne l’apparition d’une relation coévolutive d’intensité élevée avec les *Homo sapiens* lors de la période culturelle 3 (PC3).

Quant au groupe des *Crocota crocuta spelaea*, ils ont maintenu entre la période initiale (PC0) et la période culturelle 1 (PC1) la même relation coévolutive d’intensité élevée avec le groupe des *Canis*. Cela est cohérent avec l’idée voulant que les hyènes tachetées soient les principales régulatrices des populations des lycaons dans la savane africaine (Creel et Creel 1996).

Pour les groupes d’*Homo neanderthalensis*, il est intéressant de constater aucune relation d’intensité élevée, ni même avec les *Homo sapiens*, alors que plusieurs proposent que leur retrait de l’ouest de la steppe à mammouth européenne ait pu être encouragé par la compétition avec les humains (Hockett et Haws 2005; O’Connell 2006; Banks, d’Errico, et al. 2008; Timmermann 2020). Les scores de PRA n’ont toutefois pas pu confirmer l’existence de compétition directe entre les deux groupes d’*Homo* (Stewart 2004).

6.1.3 Maintien ou changements de comportements

D’après le postulat de base, la dispersion humaine ne devrait pas mener à des changements comportementaux étant donné qu’il avait été supposé que le groupe des *Homo sapiens* ait été une espèce redondante. Dans le **Tableau 26**, il est possible de constater du maintien ou du rejet de l’hypothèse neutre pour l’indice de l’aire de l’ellipse standard corrigée par période culturelle (SEAc périodes) et des préférences de régime alimentaire (PRA).

Résumé du maintien ou du rejet de l’hypothèse neutre pour la SEAc périodes

	PC1	PC2	PC3
SEAc période	H ₁	H ₁	H ₁
PRA	H ₀	H ₁	H ₀

Tableau 26. – Résumé du maintien (H₀) ou du rejet de l’hypothèse neutre (H₁) pour la SEAc périodes et la PRA, selon les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3).

L'aire de l'ellipse standard corrigée par période culturelle (SEAc *périodes*)

Comme il a été possible de le nommer précédemment, plus une niche isotopique est large et plus elle est suspectée d'être le reflet d'une alimentation généraliste ou d'une spécialisation au niveau individuelle (Bearhop, Adams, et al. 2004; Layman, Quattrochi, et al. 2007). Pour cela, l'indice SEAc *périodes* a permis de mettre en lumière la stratégie alimentaire qui a été empruntée par les membres de la guilda à la suite de la dispersion humaine, et de statuer si leurs comportements ont été affectés par cette dernière.

Pour le groupe des *Canis*, il a été permis d'observer que la taille de leur espace de niche est identique entre la période initiale (PC0), la période culturelle 1 (PC1) et la période culturelle 3 (PC3). Il n'y a que le score de la période culturelle 2 (PC2) qui marque une diminution de la surface de leur niche isotopique, ce qui laisse à penser que les membres du groupe auraient concentré leur apport en protéines animales sur une ressource en particulier à ce moment-là (Bearhop, Adams, et al. 2004; Layman, Quattrochi, et al. 2007). À la même époque, on sait que les résultats de l'analyse de mélanges bayésiens montrent que les *Canis* privilégiaient le mammoth parmi tous les autres clades-sources de la recherche. Cela laisse à penser que les techno-complexes gravettiens ont dû impacter davantage le groupe des *Canis* que toutes autres cultures de la recherche. Comme la niche isotopique de la période culturelle 3 (PC3) a la même taille que lors de la période initiale, on peut énoncer l'idée que les occasions de chasse ou les carcasses de mammoths ont dû être moins nombreuses à ce moment, comme en témoigne la chute de leur participation à l'apport protéinique de tous les membres de la guilda des carnivores de la période culturelle 3 (PC3), et que ces derniers ont dû se rabattre sur une variété plus large de proies.

Ensuite, il est possible d'affirmer que les scores pour le groupe des *Vulpes* montrent que leur niche isotopique s'est agrandie pour toutes les périodes culturelles de la dispersion (PC1, PC2, PC3) par rapport à la période initiale (PC0). En effet, le groupe des *Vulpes* est le seul membre, avec les deux groupes qui quitteront la guilda à la deuxième période culturelle (PC2) (*Crocota crocota spelaea* et *Homo neanderthalensis*), à voir la superficie de sa niche isotopique élargir en comparaison avec le score de la PC0. Il apparaît que les représentants de la tribu des *Vulpes* ont chassé et/ou récupéré plus de carcasses hétéroclites, puisque l'élargissement de

l'espace de niche peut être le signe de l'adoption d'une stratégie alimentaire généraliste ou le signe de spécialisation individuelle, c'est-à-dire que chaque individu de l'espèce développe leur propre préférence alimentaire dépendamment de la compétition et disponibilité de celles-ci (Bolnick, Yang, et al. 2002; Bolnick, Svanbäck, et al. 2007; Newsome, Tinker, et al. 2015). Les résultats de l'analyse de mélanges bayésiens sur la contribution protéinique de chaque clade-source à l'apport alimentaire laissent apparaître une consommation du clade-source *Equus*, corrélé négativement à celle des *Glires*. En ce sens, l'aire de l'ellipse standard corrigée des niches isotopiques des *Vulpes* est plus large que lors du contexte initial; peut-être est-ce le signe d'une spécialisation individuelle. En ce sens, il y aurait certains représentants du groupe qui auraient pu axer leur énergie sur l'exploitation des restes du clade-source *Equus*, tandis que d'autres se seraient concentrés sur celle des *Glires*. Dans tous les cas, l'agrandissement de la largeur de la niche des *Vulpes* indique que des changements de comportements s'opèrent pour cette espèce.

Comme il a été possible de le rendre compte précédemment, l'aire de l'ellipse standard corrigée du groupe des *Ursus arctos* ne fera que décliner pendant toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) par rapport au contexte initial (PC0). Même si le membre a déjà occupé la niche avec la superficie la plus importante de toute l'étude à la période initiale (PC0), à la période culturelle 3 (PC3) il surplombe le plus petit espace niche de cette étude. En effet, il avait été nommé, dans la recension des écrits sur les préférences alimentaires de chaque membre de la guilda, que le groupe *Ursus arctos* avait une alimentation généralement plus hypocarnivore à la fin du Paléolithique supérieur (Bocherens, Drucker, et al. 2011). Ces observations ont pu être confirmées avec un espace de niche qui se déplace vers des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ ‰ plus basses que l'ensemble de la guilda pour la PC3 (**Figure 23**). Néanmoins, l'*Ursus arctos* affichait dès la PC0 et PC1 des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ ‰ aussi minimales, mais aussi diversifiées (**Figure 4** et **Figure 10**). Encore une fois, cela pourrait être le signe d'une spécialisation alimentaire individuelle (Bolnick, Yang, et al. 2002; Bolnick, Svanbäck, et al. 2007; Newsome, Tinker, et al. 2015), et où certains individus avaient adopté une alimentation plus hypocarnivore, comparativement à d'autres tendant davantage vers l'hypercarnivorie. Dans

tous les cas, il semblerait que le groupe des *Ursus arctos* n'a pas pu maintenir cette stratégie à la PC3.

Même patron de décroissance pour le groupe des *Panthera spelaea* dont la taille de la niche isotopique diminue plus de la moitié entre la PC0 et la période culturelle 1 (PC1) et de 90 % et plus pour les deux autres périodes culturelles de cette étude (PC2 et PC3). Ce scénario rappelle celui des *Ursus arctos* qui surplombaient la niche la plus large, car de leur côté, le groupe des *Panthera spelaea* occupe la deuxième niche en importance à la PC0, et afficheront comme eux à la PC3, l'une des plus petites niches de la recherche. Il semblerait que tout comme l'*Ursus arctos*, le groupe de *Panthera spelaea* ait adopté une stratégie de spécialisation, mais pas au niveau individuel cette fois, mais à l'échelle de l'espèce (Bolnick, Yang, et al. 2002; Bolnick, Svanbäck, et al. 2007; Newsome, Tinker, et al. 2015) sur les rennes.

Comme le groupe des *Vulpes*, le groupe des *Crocota crocuta spelaea* est un autre membre de la guildes qui voit la taille de l'aire d'ellipse standard corrigée croître lors de période culturelle 1 (PC1) par rapport à la PC0. Cela laisse croire que ce membre a tenté d'élargir son menu à d'autres sources de protéines. Comme le groupe des *Crocota crocuta spelaea* est associé à la récupération de carcasse (Diedrich 2008, 2014), il est possible d'émettre l'hypothèse qu'il aurait pu avoir une hausse de la disponibilité et de la diversité des proies lors de la PC1, ou encore, que le membre ait investi davantage leurs habiletés de chasse (Bocherens, Drucker, et al. 2011) dirigées vers des proies différentes, augmentant de ce fait la largeur de leur niche isotopique (Bolnick, Yang, et al. 2002; Bolnick, Svanbäck, et al. 2007; Newsome, Tinker, et al. 2015). Pourtant, les deux proies les plus consommées sont le clade-source *Cervus* et le clade-source *Elephantini* pour la PC0 et ces derniers sont inversés pour la PC1 (**Figure 66**). Sinon, la contribution des autres clades-sources de cette recherche ne semble pas avoir changé entre la PC0 et la PC1. Ainsi, on ne peut donc pas affirmer que le groupe de *Crocota crocuta spelaea* est adopté une alimentation plus généraliste à ce niveau, même si cela est peut-être dû aux limites méthodologiques de cette recherche.

À l'instar des *Crocota crocuta spelaea*, le groupe des *Homo neanderthalensis* surplombe un espace niche plus grand à la PC1 qu'à la PC0. Tout comme pour le groupe d'avant, on peut

émettre l'idée que le membre de la guilde a élargi la provenance des sources de protéines qu'il consommait. Pourtant, les préférences alimentaires des *Homo neanderthalensis* ne changent pas entre la période initiale (PC0) et la PC1, même si on peut constater que le clade-source *Elephantini* devient proportionnellement plus important lors de celle-ci (**Figure 67**).

Compte tenu de ce qui précède, il est possible d'affirmer que d'après la SEAc *périodes*, seul le groupe des *Canis* ne semble pas avoir modifié sa stratégie alimentaire à la période culturelle 1 (PC1) et à la période culturelle 3 (PC3) de la dispersion humaine par rapport à la période initiale (PC0). La capacité de résilience des loups, soutenue par une diète généraliste (Flower, Schreve, et Lamb 2021), a probablement permis au groupe des *Canis* de maintenir la même stratégie alimentaire autant pendant les périodes de l'OIS 3 que pendant une partie de l'OIS 2.

Considérant que la majorité des membres ont été impactés, il est possible d'affirmer que la dispersion humaine est associée à des changements comportementaux à la période culturelle 1 (PC1), la période culturelle 2 (PC2), ainsi que pour la période culturelle 3 (PC3), selon la SEAc *périodes*, et où une majorité de membres ont vu la taille de leur espace niche diminuer ou augmenter, ce qui n'est pas attendu lors de l'invasion d'une espèce redondante.

Les préférences de régime alimentaire (PRA)

Comme l'avaient révélé les études archéologiques, zooarchéologiques et paléontologiques présentées précédemment sur les préférences de régime alimentaire des membres de la guilde de l'ouest de la steppe à mammouth européenne, on remarque que les résultats obtenus pour les *Canis* sont en concordance avec les conclusions de ces dernières. En effet, on dénote la consommation de chevaux, de bisons, de rennes, de mammouth et de petits mammifères, comme il avait été identifié (Leonard, Vilà, et al. 2007; Yeakel, Guimarães, et al. 2013; Bocherens 2015; Bocherens, Drucker, et al. 2015; Baumann, Starkovich, et al. 2020).

Pour ce qui est des *Vulpes*, il a été permis de confirmer la consommation des mêmes proies identifiée par les recherches scientifiques précédentes et les résultats de cette analyse isotopique: les petits mammifères, les chevaux, les mammouths et les rennes (Baumann, Bocherens, et al. 2020). Cependant, la méthodologie de cette recherche n'a pas permis

d'incorporer les rhinocéros laineux à cette étude et la consommation de cette proie n'a pas pu être confirmée (Bocherens, Drucker, et al. 2015).

Dans le cas des *Ursus arctos*, les informations mises à jour dans la recension des écrits ont été confirmées par les résultats de cette étude isotopique. On a pu constater que la superficie de la niche isotopique était effectivement large (Bocherens, Stiller, et al. 2011) (la SEAc en PC0 est la plus grande de toute l'étude avec un score de 10,7 ‰²) et qu'ils pouvaient se nourrir de chevaux, de bovidés et de mammoth (Richards, Taylor, et al. 2008; Bocherens, Drucker, et al. 2015). Toutefois, les petits mammifères n'avaient pas été nommés à travers les recherches retenues pour cette étude isotopique, alors que celle-ci a identifié une nette préférence pour ce clade-source à toutes les périodes culturelles, sauf pendant la PC2. Ces résultats sont cependant conformes à ce qui est répertorié pour le grizzli (*Ursus arctos horribilis*) du parc Yellowstone (Gunther, Shoemaker, et al. 2014).

Comme il avait été prédit par les recherches précédentes, l'aire de la niche isotopique du groupe *Panthera spelaea* démontre un espace niche large, la deuxième en importance à la période initiale (PC0 : 5.5 ‰²). En plus, il a été possible de confirmer l'intérêt de ce membre de la guildes pour le clade-source *Rangifer*, qui figure en effet comme préférence pour la période initiale (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) (Bocherens, Drucker, et al. 2011). Aussi, la consommation de chevaux, de bisons et de cerfs élaphe a bel et bien été confirmée par cette étude isotopique (Stuart et Lister 2011; Diedrich 2014). La méthodologie de celle-ci n'a cependant pas pu confirmer la consommation d'ours des cavernes.

En ce qui concerne le groupe de *Crocota crocuta spelaea*, les études précédentes avaient annoncé que ce dernier avait un tableau de chasse large et qu'il n'avait pas de préférence marqué pour une proie en particulier (Bocherens 2015). Cela n'a pas pu être confirmé, puisqu'il a été possible de détecter pour ce membre un intérêt pour le clade-source *Cervus* (PC0 : 40 %), et pour celui des *Elephantini* (PC1 : 71 %). La méthodologie de cette recherche n'a cependant pas pu confirmer la consommation d'hominines, de rhinocéros laineux et d'ours des cavernes (Diedrich 2014).

Finalement, les résultats des analyses isotopiques appliqués sur le groupe *Homo neanderthalensis* n'ont pas permis de mettre en lumière une préférence pour la consommation d'aurochs, de bisons, comme il avait été possible de le noter dans la recension des écrits (Richards, Taylor, et al. 2008; Daujeard, Vettese, et al. 2019). Cependant, elles ont tout de même confirmé l'intérêt pour les rennes et le mammouth (Wißing, Rougier, et al. 2019; Daujeard, Vettese, et al. 2019). La méthodologie de cette étude n'a toutefois pas pu confirmer la consommation de cerf géant et de rhinocéros laineux.

Pour ce qui est du cas des *Homo sapiens*, il a en effet été permis de confirmer pour la PC1 associée aux techno-complexes aurignaciens, ce qui avait été déterminé par les recherches scientifiques passées (Delpech, Grayson, et Rigaud 2000; Wißing, Rougier, et al. 2019; Bocherens et Drucker 2021; Conard, Kitagawa, et al. 2013). En effet, les résultats de cette recherche appuient aussi la consommation de rennes, mais moins de contribution protéinique venant des chevaux, des mammouths et des petits mammifères. Pour la période culturelle 2 (PC2), représentant les techno-complexes liés à la culture gravettienne, on a pu confirmer un apport protéinique principalement obtenu à travers la consommation de mammouth, comme il avait été déterminé précédemment (Bocherens 2014; Bocherens, Drucker, et al. 2015; Münzel, Wolf, et al. 2017; Bocherens et Drucker 2021). Enfin, pour la période culturelle 3 (PC3), qui représente les cultures magdaléniennes, les résultats sont conformes à ce que les études précédentes avaient identifié au menu des *Homo sapiens*, avec la consommation de chevaux, de bisons, de mammouths et de petits mammifères (Bridault, Bignon, et Bemilli 2001; Grayson et Delpech 2003; Cochard et Brugal 2004; Drucker et Henry-Gambier 2005; Drucker, Henry-Gambier, et Lenoir 2005; Bignon 2006; Holliday et Churchill 2006; Bignon 2009; Kuntz, Sécher, et al. 2015; Feyfant, Cochard, et Mallye 2015; Gay, Monchot, et al. 2019; Wong, Starkovich, et al. 2020).

6.4 Redondance, impact et nature

Compte tenu de ce qui précède, est-il possible d'affirmer que l'*Homo sapiens* était une espèce redondante au sein de la guildes des carnivores dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne au Paléolithique supérieur?

Sommaire des scores pour tous les paramètres de la recherche

	Paramètre/indice	PC1	PC2	PC3
Diversité	NR	H ₁	H ₁	H ₀
	CR	H ₁	H ₁	H ₁
	TA	H ₀	H ₀	H ₁
	CD	H ₀	H ₀	H ₀
Compétition	NND et SDNND	H ₁	H ₁	H ₀ *
	∩ SEAc	H ₁	H ₀	H ₀
	PRC	H ₀	H ₁	H ₁
Comportement	SEAc <i>période</i>	H ₁	H ₁	H ₁
	PRA	H ₀	H ₁	H ₀
Total	H ₀	4	3	4
	H ₁	5	6	5

Tableau 27. – Résumé du maintien (H₀) ou du rejet de l'hypothèse neutre (H₁) sur la diversité, la compétition et le comportement des membres de la guildes des carnivores pour les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) (*excède le seuil fixé).

Plusieurs indications laissent à penser que l'*Homo sapiens* n'aurait pas été une espèce redondante dans l'ouest de la steppe à mammoth européenne, puisqu'il semble qu'il aurait revêtu un rôle inédit au sein de la guildes des carnivores. La compilation des scores (**Tableau 27**) permet de constater que la période culturelle 2 (PC2) marque le moment de la dispersion humaine, pendant lequel le groupe d'*Homo sapiens* avait les signaux isotopiques les plus éloignés de la redondance par rapport aux autres membres de la guide. Ainsi, même si l'*Homo sapiens* et l'*Homo neanderthalensis* partagent une histoire évolutive commune, ils n'auraient pas occupé la même niche écologique. À ce titre, on pense que ceux-ci avaient des

niches particulières (Bocherens, Drucker, et al. 2005; Bocherens 2011, 2015; Wißing, Rougier, et al. 2016, 2019) au sein de la guildes des carnivores, et ces observations ont été confirmés par cette recherche. L'*Homo sapiens* et l'*Homo neanderthalensis* étant des espèces non redondantes, il est possible d'avancer l'idée que les carnivores de l'ordre des Primates semblent se démarquer des autres membres, par leur similitude à investir les niches écologiques en périphérie de celles des membres de la guildes.

À l'aide des interprétations précédentes, le **Tableau 28** compile les impacts pour chacune des périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3). Comme il avait été nommé lors de la formulation des hypothèses, une invasion biologique peut être qualifiée de bénigne si elle amène peu ou pas d'impact négatif. Il avait donc été décidé qu'une catégorie d'impacts devait comprendre au moins deux altérations pour considérer que celle-ci affecte la guildes dans sa structure et sa fonction.

Compilation des scores globaux pour les périodes culturelles de la dispersion humaine

	PC1	PC2	PC3
Diversité	2	2	2
Compétition	2	2	2
Comportement	1	2	1

Tableau 28. – Compilation de tous les impacts sur les catégories de conséquences selon les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3).

Ainsi, il est possible de constater que toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3) ont été affectées dans au moins deux catégories d'impacts. En effet, il n'y a que les comportements des membres de la guildes qui sont restés relativement peu affectés entre la période initiale (PC0) et les périodes culturelles 1 et 3 (PC1 et PC3), avec une altération pour chacune. Malgré cela, il est tout de même possible d'affirmer que la nature de la dispersion humaine peut être qualifiée de maligne pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3).

Est-ce qu'une période culturelle est davantage impliquée dans des perturbations découlant de la dispersion humaine? À ce titre, il est permis de conclure que la période culturelle 2 (PC2)

associée au techno-complexe gravettien a affecté la guilde dans toutes les catégories d'impacts mesurés dans cette recherche.

En effet, les scores aux différents paramètres et indices ont laissé croire que les groupes *Homo sapiens* étaient spécialisés sur la consommation de mammouth, soutenus par l'aire de niche isotopique la plus grande de la guilde et par un score de PRA pointant vers ce clade-source. On sait que lorsque la productivité d'un environnement est importante, les espèces auront tendance à se concentrer sur un régime alimentaire plus étroit (Lesser, James, et al. 2020). Cela est intéressant, puisque l'on sait que la période culturelle 2 (PC2) est associée au climat plus rude de l'OIS 2, mais aussi à une productivité et une diversité élevées (Drucker 2022).

Ces conclusions sont confirmées par les résultats obtenus lorsque les métriques de Layman sont recalculées en y omettant les groupes d'*Homo sapiens* pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) (**Tableau 29**). Étant donné que l'*Homo sapiens* est une espèce non redondante, leur présence dans l'espace bivarié a tendance à affecter la surface de la guilde, par leurs valeurs en périphérie de celle-ci (Layman, Arrington, et al. 2007; Layman, Quattrochi, et al. 2007).

Ensemble des résultats pour les métriques de Layman sans les groupes *Homo sapiens*

	NR (‰)		CR (‰)		TA (‰ ²)		CD (‰)		NND (‰)		SDNND (‰)	
PC0	3,7	%	1,3	%	2,1	%	1,2	%	0,6	%	0,4	%
PC1	4,6	24	0,8	-38	1,5	-29	1,2	0	0,8	33	0,7	75
PC2	2,1	-43	1,0	-22	0,9	-58	0,8	-34	1,0	66	0,04	-90
PC3	2,9	-22	1,6	23	2,4	14	1,2	0	1,3	116	0,2	-50

Tableau 29. – Les métriques de Layman à l'échelle de la communauté sans les groupes *Homo sapiens* pour toutes les périodes culturelles.

Il est ainsi possible de voir qu'à la PC2, la plupart des scores se contractent, tout particulièrement la TA qui est 58 % plus petite que lors de la PC0. Cela est le signe que les membres non humains de la guilde ont concentré la provenance de leur apport protéinique sur un nombre de proies plus limité que ce qui avait cours pendant la période initiale (PC0). Ces scores sont les signes d'une communauté d'alimentation, où la compétition entre les membres est probablement plus élevée qu'à la période initiale (PC0).

Proportions de l'augmentation de la variation de l'apport protéinique du clade-source *Elephantini*

	Variation
<i>Canis</i>	73
<i>Vulpes</i>	400
<i>Ursus arctos</i>	460
<i>Panthera spelaea</i>	300

Tableau 30. – Proportions de l'augmentation de la variation entre la moyenne de l'intervalle de confiance de l'apport protéinique du clade-source *Elephantini* entre la période initiale (PC0) et la PC2 pour les membres de la guildes des carnivores en %.

Ce constat est confirmé par les scores de PRA, où il est possible de remarquer l'augmentation de la consommation du clade-source *Elephantini*, qui est un mélange *Elephantini* et *Bovina*, par rapport à la PC0, pour tous les membres non humains de la guildes. On sait aussi que la majorité de la contribution en protéine du groupe d'*Homo sapiens* de la période culturelle 2 (PC2) provient du clade-source *Elephantini*. Il serait possible d'expliquer ces résultats, par le fait que les tissus de ceux-ci aient été plus disponibles pour la récupération à travers le cleptoparasitisme et les découvertes fortuites. On sait aussi que les restes de mammoth augmentent pendant la période culturelle gravettienne, où même des mégasites de mammoths ont été découverts, soutenant que les *Homo sapiens* ont massivement consommé et utilisé ces derniers, même si peu de traces des membres de la guildes des carnivores non humains y ont été observées (Shipman 2015b).

À ce titre, on sait que les lions d'Afrique peuvent chasser les éléphanteaux (*Loxodonta africana*) (Ruggiero 1991; Loveridge, Hunt, et al. 2006), mais il aurait été étonnant que le groupe *Vulpes* ait pu chasser le mammoth dû à son gabarit, même si leur nombre minimal d'individus (NMI) sur les mégasites de mammoth est l'un des plus importants avec celui des loups gris (Shipman 2015b). En plus, on sait que les lycas ne chassent pas les éléphants dans la savane africaine (Hayward et Slotow 2009), mais peuvent mettre à mort un éléphanteau (Ruggiero 1991). Pour les *Ursus arctos*, bien qu'il n'y ait pas d'homologue proboscidien dans le parc de Yellowstone, on sait qu'ils peuvent chasser des proies aussi grosses que les cerfs élaphe et les orignaux adultes (*Alces alces*) (Gunther, Shoemaker, et al. 2014), ces derniers pouvant atteindre un poids de 700 kg (Telfer 1995). En ce sens, le *mammoutheau* laineux ne pesant qu'en moyenne 90 kg

(Patou-Mathis 2015), la mise à mort de ceux-ci par les *Ursus arctos* ne peut pas être exclue. Cette soudaine abondance de l'apport en protéine de mammoth pour tous les membres de la guildes des carnivores entre la PC0 et PC2 pourrait aussi s'expliquer par le départ des groupes *Homo neanderthalensis* et *Crocota crocuta spelaea* de l'ouest de la steppe à mammoth européenne au Paléolithique supérieur. En effet, ces deux membres ayant le clade-source *Elephantini* comme préférence de régime alimentaire à la PC1, leur absence a peut-être libéré une source plus importante de ce type de protéine.

Selon ce qu'il a été possible d'observer sur les préférences de régime alimentaire (PRA) de l'analyse de mélanges bayésiens, le groupe des *Homo sapiens* de la PC2 avait préféré la consommation du clade-source *Elephantini* selon un intervalle de confiance de 6 à 86 % avec une moyenne de 73 % et un écart-type de 7 %, ce qui est à peu près les mêmes valeurs qu'affichait le groupe d'*Homo neanderthalensis* à la PC1, soit un intervalle de confiance de 5 à 86 % avec une moyenne de 71 % et un écart-type de 9 %. On pourrait conclure que le groupe des *Homo sapiens* semble s'être accaparé la niche alimentaire désertée après le retrait d'*Homo neanderthalensis*, ce qui peut suggérer que le départ des *Homo neanderthalensis* et des *Crocota crocuta spelaea* ait profité non seulement au groupe *Homo sapiens* qu'aux autres membres non humains, étant donné la consommation massive de mammoth pour toute la guildes.

Il est aussi intéressant de constater que les scores de CD, qui n'avaient pas bougé entre la période initiale (PC0) et les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2 et PC3) lors du premier calcul des métriques de Layman, sont maintenant marqués par un centroïde qui se déplace dans l'espace niche à la PC2, ce qui indique une redondance trophique beaucoup plus importante au sein de la guildes des carnivores non humains (Layman, Arrington, et al. 2007). En ce sens, il est permis d'ajouter une preuve supplémentaire à l'idée que les membres de la guildes se sont concentrés sur une proie en particulier lors de cette période culturelle. Celle-ci est aussi soutenue par la PRA qui confirme que les *Ursus arctos* et la *Canis* ont une préférence pour le clade-source *Elephantini* à la PC2, ce qui n'était pas cas pour lors des autres périodes culturelles.

Ces observations pourraient aussi s'expliquer par les changements climatiques du passage de l'OIS 3 à l'OIS 2. Comme il a été nommé précédemment, l'OIS 2 est marqué par des températures fraîches et sèches. Cependant, les ressources basales à l'origine du réseau ont gardé les mêmes scores de CR que lors du premier calcul des métriques de Layman (**Tableau 13**), ce qui indique que le climat ne semble pas avoir affecté la diversité trophique à la base du réseau, et de ce fait, les membres non humains de la guilda. En plus, même si la PC3 est aussi comprise dans l'OIS 2, on ne remarque pas de diminution du score de CR par rapport à la PC0, en comparaison avec la situation de la PC2.

Puisque les groupes *Homo sapiens* sont une espèce non redondante, leur participation au calcul des métriques de Layman avait aussi augmenté la distance entre les valeurs de la guilda par leurs signatures isotopiques situées au pourtour de l'espace niche de celle-ci à la PC2 et à la PC3. En ce sens, une fois ces derniers retirés de l'analyse, on peut voir que la distance entre les membres de la guilda s'est réduite de 90 % dans le cas de SDNND à la PC2. La SDNND étant plus robuste que la NND, elle confirme que la compétition entre les membres non humains de la guilda à la PC2 devait y être plus intense qu'à tout autre moment de la dispersion humaine. Ces résultats sont étonnants puisque c'est à l'un des moments de la dispersion où le dénombrement des membres non humains est le plus petit ($n=4$); il serait donc attendu qu'en ce sens, la compétition soit moins intense, ce qui avait été confirmé par les scores de PRC, où une majorité de membres n'affichait pas de relation d'intensité élevée. Cependant, il est connu que la présence d'humain augmente le chevauchement des niches écologiques (Manlick et Pauli 2020) et la compétition intraguilda (Sévêque, Gentle, et al. 2020). Toutefois, on sait aussi que les populations humaines de la période culturelle 2 (PC2) ont vécu un sévère dépeuplement (Maier 2017), ce qui pousse à penser que techno-complexes gravettiens sont associés à une occupation et une gestion du territoire suffisamment efficace pour avoir affecter la guilda dans sa structure et son fonctionnement, malgré le nombre limité d'individus et des changements climatiques.

Dans un autre ordre d'idée, il avait été permis d'estimer précédemment pour PC3, que le résultat du CR de la première analyse des métriques de Layman laissait présumer que les membres de la guilda se nourrissaient sur un plus large éventail de proies, qu'à tout autre moment de la dispersion humaine. Toutefois, les résultats obtenus pour la TA, à la suite de

l'exclusion des *Homo sapiens* du recalcul, démontrent une augmentation de seulement 14 % par rapport à la PC0, en comparaison (**Tableau 22**). En effet, la variation entre la PC0 et la PC3 était de 43 % pour la première analyse (**Tableau 13**), ce qui fait que le groupe *Homo sapiens* participe à près d'un tiers de toute la diversité de la provenance de l'apport en protéine de la guildes. Ces conclusions sont en concordance avec ce qui a été permis de constater à travers les analyses archéologiques, et où il était possible d'apprécier la variété des proies au menu lors de la période culturelle magdalénienne (Bridault, Bignon, et Bemilli 2001; Grayson et Delpech 2003; Cochard et Brugal 2004; Costamagno et Laroulandie 2004; Fontana 2004; Drucker et Henry-Gambier 2005; Drucker, Henry-Gambier, et Lenoir 2005; Bignon 2006; Holliday et Churchill 2006; Fontana et Chauvière 2007; Bignon 2009; Feyfant, Cochard, et Mallye 2015; Kuntz, Sécher, et al. 2015; Fosse, Archambeau, et al. 2018; Gay, Monchot, et al. 2019; Wong, Starkovich, et al. 2020).

6.5 Et le contexte écologique prédomestication au sein de la guildes?

Comme il a été présenté antérieurement, deux idées principales s'affrontent quand vient le temps d'expliquer l'origine de la domestication du loup gris : il s'agirait d'un processus intentionnellement (Germonpré, Van den Broeck, et al. 2021) ou involontairement initié par les humains ou les loups (Morey et Jeger 2017). Les analyses isotopiques de cette recherche ont-elles pu mettre en lumière des impacts à l'échelle de la communauté ou du groupe des *Canis* qui pourrait supporter la deuxième théorie?

Les conclusions obtenues par les analyses isotopiques du carbone et de l'azote de la guildes des carnivores du Paléolithique supérieur ont permis de mettre en lumière certaines indications laissant croire que le membre de la guildes *Canis* aurait pu entretenir des relations coévolutives avec le groupe des *Homo sapiens*, et ce, dès la période culturelle 1 (PC1). Par exemple, il apparaît que leurs références de régime alimentaire (PRA) sont les mêmes pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3) (**Tableau 22**). Il a aussi été possible de mettre en lumière que le groupe des *Canis* a exercé un recouvrement moyen de la niche des *Homo sapiens* à la PC1 (**Figure 17**) et à la PC3 (**Figure 27**), et que ces derniers ont surplombé la leur avec un chevauchement de niveau élevé à la période culturelle 3 (PC3) (**Figure**

24). Cela confirme que les deux groupes partageaient un régime alimentaire isotopiquement semblable, ce qui a probablement augmenté les occasions interactions coévolutives entre ces derniers. Il est aussi intéressant de noter que lors de la période culturelle 1 (PC1), les *Canis* et les *Homo sapiens* partagent la même relation d'intensité élevée avec le groupe des *Crocota crocuta spelaea*. Ceci permet d'appuyer l'idée que la disparition du groupe *Crocota crocuta spelaea* a pu aussi profiter aux groupes *Homo sapiens* et *Canis*, au même titre qu'il a été suggéré dans le cas du réinvestissement de la niche *Homo neanderthalensis*, par ceux-ci à la PC2.

De ces observations, il est possible d'estimer que les impacts de la dispersion semblent avoir affecté le groupe de *Canis* sur plusieurs aspects, ce qui est en concordance avec une vision de la domestication comme un processus involontaire. En plus, on peut mettre au-devant l'idée, que les processus menant à la domestication auraient pu débiter dès la période culturelle 1 (PC1), comme il avait été exprimé à travers d'autres recherches, où l'on cible une culture lithique antérieure à la PC3 (Morey 1994; Shipman 2015a; Schleidt et Shalter 2018), puisque les deux membres partagent une même portion de l'espace de niche dans le graphique bivarié et ont les mêmes préférences de régimes alimentaires. Toutefois, les résultats de cette recherche n'excluent pas que la domestication ait été un processus volontaire.

Sur un autre sujet, la proposition voulant que les renards eussent été les commensaux des humains (Baumann, Bocherens, et al. 2020) a pu être partiellement confirmé par des préférences de régime alimentaire semblable pour la PC3 entre les deux protagonistes. Néanmoins, on ne remarque aucune relation coévolutive d'intensité élevée ou moyenne entre les groupes des *Vulpes* et des *Homo sapiens*. Il importe tout de même de souligner qu'il avait été possible d'observer que ces groupes sont aussi les deux seuls membres de la guildes de la PC3 avec une niche isotopique plus large qu'au contexte initial (PC0). Cela est peut-être dû à un effet de libération du mésoprédateur (Soulé, Bolger, et al. 1988; Crooks et Soulé 1999; Courchamp, Langlais, et Sugihara 1999), et où le groupe des *Vulpes* a pu profiter de changement de comportement alimentaire du groupe des *Ursus arctos*, par exemple, pour prospérer à travers la dispersion humaine. Toutefois il semblait que les *Homo sapiens* aient été plus près du groupe des *Canis* en comparaison, avec des niches isotopiques qui se chevauchent et des PRA

partagées entre les deux membres de la guilde à chacune des périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3).

Enfin, il a été possible de remarquer que le groupe *Crocota crocuta spelaea* est le membre de la guilde à avoir entretenu proportionnellement le plus de relations coévolutives d'intensité élevée et moyenne de toute l'étude (**Figure 69**). Cela est conforme aux constatations scientifiques antérieures, dans lesquelles la niche isotopique de la hyène des cavernes présentait des chevauchements de niches isotopiques avec les autres membres de la guilde des carnivores (Bocherens, Drucker, et al. 2011).

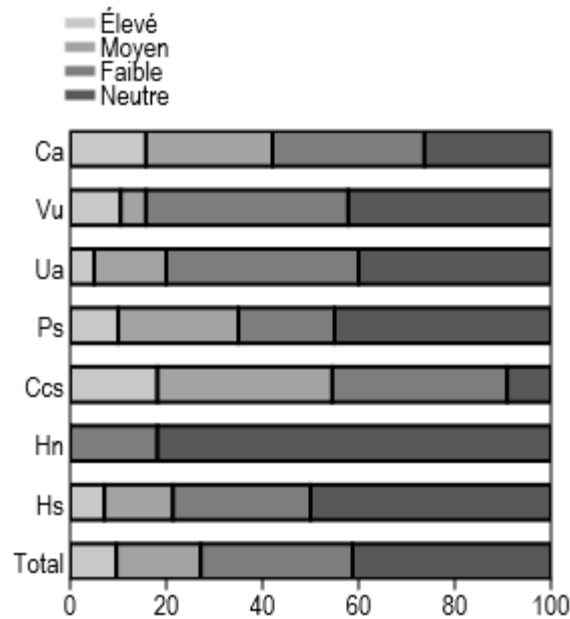


Figure 69. – Proportions des niveaux d'intensité des relations coévolutives selon le membre de la guilde des carnivores pour toutes les périodes culturelles. (Ca : *Canis*, Vu : *Vulpes*, Ua : *Ursus arctos*, Ps : *Panthera spelaea*, Ccs : *Crocota crocuta spelaea*, Hn : *Homo neanderthalensis*, Hs : *Homo sapiens*).

À ce titre, il a été possible de remarquer qu'à la PC1, tous les membres de la guilde surplombent la niche isotopique du groupe des *Crocota crocuta spelaea* (**Figure 16**), ce qui indique que les probabilités de développement de relations coévolutives devaient être élevées et de ce fait, l'intensité de la compétition supportée par ce membre aussi. À cela, il faut ajouter que le groupe *Crocota crocuta spelaea* superpose la niche des *Homo sapiens* avec un recouvrement élevé, ce qui propose que la compétition entre les deux protagonistes ainsi que celle exercée par les

autres membres puissent être l'une des causes principales de la disparition des hyènes des cavernes. À contrario, il est possible d'observer que le groupe des *Homo neanderthalensis* affichait globalement que des relations coévolutives d'intensité faible à neutre. Cela est curieux puisque le membre qui a engendré plus de relations coévolutives et celui qui en a généré le moins sont ceux qui n'ont pas prospéré au-delà de la période culturelle 1 (PC1) de la dispersion humaine. La disparition en concomitance de ces deux membres de la guildes des carnivores est peut-être une preuve supplémentaire du lien étroit que semblent avoir entretenu les groupes des *Crocota crocuta spelaea* et *Homo neanderthalensis* (Hussain, Weiss, et Kellberg Nielsen 2022).

Conclusion

En fonction des informations récoltées précédemment, il est possible d'affirmer qu'il y a bien eu coévolution au sein de la guildes des carnivores, entre ses membres et les *Homo sapiens*. En effet, il a été permis de vérifier isotopiquement l'impact de la dispersion humaine, où il a été possible de constater des conséquences sur la diversité trophique, sur la compétition et sur les changements comportementaux. La dispersion humaine semble avoir affecté la guildes des carnivores dès le développement des techno-complexes associés à la culture lithique aurignacienne (PC1), les impacts sur la guildes sont devenus plus nombreux pour la période culturelle 2 (PC2), et ce, même si elles comptaient deux membres en moins. En ce sens, il est possible de conclure de la présence de relations coévolutives, entre les humains et les membres de la guildes, et cette dispersion qui a engendré celles-ci peut être qualifiée de maligne particulièrement pour les cultures lithiques gravettiennes (PC2) qui comptent le plus de catégories d'impact altérées par la dispersion humaine.

Il a aussi été possible de mettre en lumière les similitudes existantes entre les groupes des *Homo sapiens* et des *Canis*, et de l'impact de la dispersion sur les loups gris. En plus d'avoir partagé les mêmes préférences de régimes alimentaires pour toute la durée de la dispersion humaine, ceux-ci ont aussi entretenu des relations coévolutives à plusieurs moments à travers les différentes périodes culturelles.

Par ailleurs, certaines informations, qui ont émergé à travers les analyses isotopiques, se démarquent par leur pertinence à une meilleure compréhension du contexte entourant la transition du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur, ainsi que du processus de domestication.

- *L'Homo neanderthalensis* et *L'Homo sapiens* jouaient un rôle fonctionnel unique au sein de la guildes des carnivores.
- Avant la dispersion humaine, les plus petites niches isotopiques étaient occupées par les groupes *Homo neanderthalensis*, *Crocuta crocuta spelaea* et *Vulpes*.

- Contrairement à la majorité des membres de la guilda, *Homo neanderthalensis*, *Crocota crocuta spelaea* et les *Vulpes* sont les seuls à être associés à une niche isotopique dont la taille augmente en réaction à la dispersion humaine de la période culturelle 1 (PC1).
- Globalement, *Homo neanderthalensis* est le membre qui entretient le moins de relations coévolutives de la guilda, tandis que le groupe *Crocota crocuta spelaea* est celui qui en a entretenu le plus.
- Tous les membres de la guilda ont augmenté leur consommation de mammouth à la période culturelle gravettienne (PC2).
- À la PC2, le groupe *Homo sapiens* affiche les mêmes proportions de consommation de protéines de mammouth que le groupe *Homo neanderthalensis* de la PC1.
- Le groupe des *Canis* est le seul membre à avoir gardé une largeur de niche relativement stable par rapport à la taille de leur niche isotopique de la période initiale (PC0) pendant la dispersion humaine.
- Les préférences de régime alimentaire du groupe des *Canis* sont les mêmes que celles du groupe *Homo sapiens*, pour toutes les périodes culturelles de la dispersion humaine (PC1, PC2, PC3).
- Les deux membres ayant possédé les niches les plus larges à la période initiale (PC0), *Panthera spelaea* et *Ursus arctos*, sont aussi ceux qui auront les plus petites à la période culturelle PC3.
- Le groupe des *Homo sapiens* occupe les niches isotopiques les plus larges pour la PC2 et la PC3.

Ainsi, cette étude isotopique sur les carnivores de l'ouest de la steppe à mammouth européenne au Paléolithique supérieur a permis de confirmer l'impact de la dispersion humaine sur les membres de la guilda et de mettre à jour les dynamiques profondes qui ont affecté le cours de l'histoire évolutive de ces espèces. Il est intéressant de souligner que des constatations analogues ont pu être identifiées à propos des réalités écologiques des groupes *Homo neanderthalensis* et *Crocota crocuta spelaea*.

Pour l'heure, il serait intéressant d'examiner dans les recherches futures, la possibilité d'élargir le corpus de recherche à l'ensemble de la sous-région de la steppe à mammoth européenne ou encore d'explorer la possibilité d'analyser le biome complet pour la période de la dispersion humaine. En effet, les méthodes d'analyses isotopiques, l'écologie des invasions biologiques et des réseaux trophiques, la théorie de la construction de niche et les disciplines archéologiques et zooarchéologiques offrent un cadre conceptuel unique pour appréhender une période charnière dans l'évolution humaine. Enfin, il serait aussi intéressant d'explorer davantage les relations coévolutives entretenues entre le groupe des *Homo neanderthalensis* et des *Crocota crocuta spelaea* étant donné les similitudes partagées au niveau de la taille de leur niche isotopique et de leurs préférences de régime alimentaire.

Références bibliographiques

- Ambrose, Stanley H. 1986. « Stable Carbon and Nitrogen Isotope Analysis of Human and Animal Diet in Africa ». *Journal of Human Evolution* 15 (8): 707-31. doi:10.1016/S0047-2484(86)80006-9.
- . 1990. « Preparation and Characterization of Bone and Tooth Collagen for Isotopic Analysis ». *Journal of Archaeological Science* 17 (4): 431-51. doi:10.1016/0305-4403(90)90007-R.
- Ambrose, Stanley H., et Michael J. DeNiro. 1989. « Climate and Habitat Reconstruction Using Stable Carbon and Nitrogen Isotope Ratios of Collagen in Prehistoric Herbivore Teeth from Kenya ». *Quaternary Research* 31 (3). Cambridge University Press: 407-22. doi:10.1016/0033-5894(89)90048-3.
- Anderson, Marti J. 2001. « A New Method for Non-Parametric Multivariate Analysis of Variance ». *Austral Ecology* 26 (1): 32-46. doi:10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x.
- Andrewartha, H. G., et L. C. Birch. 1954. « The Distribution and Abundance of Animals. » *The Distribution and Abundance of Animals.*, n° Edn 1. University of Chicago Press. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20057008371>.
- Andrewartha, Herbert George, et L. Charles Birch. 1986. *The ecological web: more on the distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press.
- Babicky, A., I. Ostadalova, J. Parizek, Kolar J, et B. Bibr. 1970. « Use of radioisotope techniques for determining the weaning period in experimental animals. » *Physiologia Bohemoslovaca* 19: 457-67.
- Balisi, Mairin A., et Blaire Van Valkenburgh. 2020. « Iterative Evolution of Large-Bodied Hypercarnivory in Canids Benefits Species but Not Clades ». *Communications Biology* 3 (1): 1-9. doi:10.1038/s42003-020-01193-9.
- Balter, Vincent, José Braga, Philippe Télouk, et J. Francis Thackeray. 2012. « Evidence for Dietary Change but Not Landscape Use in South African Early Hominins ». *Nature* 489 (7417): 558-60. doi:10.1038/nature11349.
- Banks, William E., Francesco d'Errico, A. Townsend Peterson, Masa Kageyama, Adriana Sima, et Maria-Fernanda Sánchez-Goñi. 2008. « Neanderthal Extinction by Competitive Exclusion ». *PLOS ONE* 3 (12). Public Library of Science: e3972. doi:10.1371/journal.pone.0003972.

- Barbault, Robert, et Martine Atramentowicz. 2010. *Les Invasions Biologiques, une Question de Natures et de Sociétés*. Versailles, FRANCE: Quae. <http://ebookcentral.proquest.com/lib/umontreal-ebooks/detail.action?docID=3399221>.
- Batschelet, Edward. 1981. « Circular statistics in biology. » *ACADEMIC PRESS, 111 FIFTH AVE., NEW YORK, NY 10003, 1981, 388*.
- Baumann, Chris, Hervé Bocherens, Dorothée G. Drucker, et Nicholas J. Conard. 2020. « Fox Dietary Ecology as a Tracer of Human Impact on Pleistocene Ecosystems ». *PLOS ONE* 15 (7). Public Library of Science: e0235692. doi:10.1371/journal.pone.0235692.
- Baumann, Chris, Saskia Pfrengle, Susanne Münzel, Martyna Molak, Tatiana Feuerborn, Abigail Breidenstein, Ella Reiter, et al. 2021. « A refined proposal for the origin of dogs: the case study of Gnirshöhle, a Magdalenian cave site ». *Scientific Reports* 11 (mars). doi:10.1038/s41598-021-83719-7.
- Baumann, Chris, Britt M. Starkovich, Dorothée G. Drucker, Susanne C. Münzel, Nicholas J. Conard, et Hervé Bocherens. 2020. « Dietary Niche Partitioning among Magdalenian Canids in Southwestern Germany and Switzerland ». *Quaternary Science Reviews* 227 (janvier): 106032. doi:10.1016/j.quascirev.2019.106032.
- Baumann, Chris, Gillian L. Wong, Britt M. Starkovich, Susanne C. Münzel, et Nicholas J. Conard. 2020. « The Role of Foxes in the Palaeolithic Economies of the Swabian Jura (Germany) ». *Archaeological and Anthropological Sciences* 12 (9): 208. doi:10.1007/s12520-020-01173-4.
- Bearhop, Stuart, Colin E. Adams, Susan Waldron, Richard A. Fuller, et Hazel Macleod. 2004. « Determining Trophic Niche Width: A Novel Approach Using Stable Isotope Analysis ». *Journal of Animal Ecology* 73 (5): 1007-12. doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x.
- Begon, Michael, et Colin R. Townsend. 2021. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. John Wiley & Sons.
- Begon, Michael, Colin R. Townsend, et John L. Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4th ed. Malden, MA: Blackwell Pub.
- Ben-David, Merav, et Elizabeth A. Flaherty. 2012. « Stable Isotopes in Mammalian Research: A Beginner's Guide ». *Journal of Mammalogy* 93 (2). Oxford Academic: 312-28. doi:10.1644/11-MAMM-S-166.1.
- Berger, Kim Murray, Eric M. Gese, et Joel Berger. 2008. « Indirect Effects and Traditional Trophic Cascades: A Test Involving Wolves, Coyotes, and Pronghorn ». *Ecology* 89 (3): 818-28. doi:10.1890/07-0193.1.

- Bignon, Olivier. 2006. « De l'exploitation des chevaux aux stratégies de subsistance des Magdaléniens du Bassin parisien ». *Gallia Préhistoire – Archéologie de la France préhistorique* 48. CNRS Éditions: 181-206. doi:10.3406/galip.2006.2450.
- . 2009. « Comparaisons taphonomiques de sites magdaléniens du Bassin parisien : les faunes de Ville-Saint-Jacques (Seine-et-Marne) et Étiolles (Essonne) ». *Annales de Paléontologie* 95 (2): 97-116. doi:10.1016/j.annpal.2009.03.003.
- Blumenschine, Robert J., John A. Cavallo, et Salvatore D. Capaldo. 1994. « Competition for Carcasses and Early Hominid Behavioral Ecology: A Case Study and Conceptual Framework ». *Journal of Human Evolution* 27 (1): 197-213. doi:10.1006/jhev.1994.1042.
- Bocherens, Hervé. 2003. « Isotopic biogeochemistry and the paleoecology of the mammoth steppe fauna ». *Deinsea* 9 (janvier): 57-76.
- . 2009. « Neanderthal Dietary Habits: Review of the Isotopic Evidence ». Dans *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*, édité par Jean-Jacques Hublin et Michael P. Richards, 241-50. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Dordrecht: Springer Netherlands. doi:10.1007/978-1-4020-9699-0_19.
- Bocherens, Herve. 2011. « Diet and Ecology of Neanderthals: Insights from Bone and Tooth Biogeochemistry ». https://www.academia.edu/751600/Diet_and_ecology_of_Neanderthals_Insights_from_bone_and_tooth_biogeochemistry.
- Bocherens, Hervé. 2014. « People Ate Mammoth, Dogs Got Reindeer ». https://www.academia.edu/9504413/People_ate_mammoth_dogs_got_reindeer.
- . 2015. « Isotopic Tracking of Large Carnivore Palaeoecology in the Mammoth Steppe ». *Quaternary Science Reviews* 117 (juin): 42-71. doi:10.1016/j.quascirev.2015.03.018.
- Bocherens, Hervé, Daniel Billiou, André Mariotti, Marylène Patou-Mathis, Marcel Otte, Dominique Bonjean, et Michel Toussaint. 1999. « Palaeoenvironmental and Palaeodietary Implications of Isotopic Biogeochemistry of Last Interglacial Neanderthal and Mammal Bones in Scladina Cave (Belgium) ». *Journal of Archaeological Science* 26 (6): 599-607. doi:10.1006/jasc.1998.0377.
- Bocherens, Hervé, Daniel Billiou, André Mariotti, Michel Toussaint, Marylène Patou-Mathis, Dominique Bonjean, et Marcel Otte. 2001. « New Isotopic Evidence for Dietary Habits of Neandertals from Belgium ». *Journal of Human Evolution* 40 (6): 497-505. doi:10.1006/jhev.2000.0452.
- Bocherens, Hervé, Daniel Billiou, Marylène Patou-Mathis, Dominique Bonjean, Marcel Otte, et André Mariotti. 1997. « Paleobiological Implications of the Isotopic Signatures (13C,15N)

- of Fossil Mammal Collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium) ». *Quaternary Research* 48 (3): 370-80. doi:10.1006/qres.1997.1927.
- Bocherens, Hervé, et D. Drucker. 2003. « Reconstructing Neandertal diet from 120,000 to 30,000 BP using carbon and nitrogen isotopic abundances ». Dans *BAR International Series*, 1105:1-8. TEMPUS REPARATISM.
- Bocherens, Hervé, et Dorothée G Drucker. 2006. « Dietary Competition Between Neanderthals and Modern Humans: Insights from Stable Isotopes ». Dans *When Neanderthals and Modern Humans Met*, édité par Nicholas John Conard, 129-43.
- Bocherens, Hervé, et Dorothée G. Drucker. 2021. « Isotopic Insights on Ecological Interactions between Humans and Woolly Mammoths during the Middle and Upper Palaeolithic in Europe », avril. Universität Tübingen. doi:10.15496/publikation-55586.
- Bocherens, Hervé, Dorothée G. Drucker, Daniel Billiou, Marylène Patou-Mathis, et Bernard Vandermeersch. 2005. « Isotopic Evidence for Diet and Subsistence Pattern of the Saint-Césaire I Neanderthal: Review and Use of a Multi-Source Mixing Model ». *Journal of Human Evolution* 49 (1): 71-87. doi:10.1016/j.jhevol.2005.03.003.
- Bocherens, Hervé, Dorothée G. Drucker, Dominique Bonjean, Anne Bridault, Nicholas J. Conard, Christophe Cupillard, Mietje Germonpré, et al. 2011. « Isotopic Evidence for Dietary Ecology of Cave Lion (*Panthera Spelaea*) in North-Western Europe: Prey Choice, Competition and Implications for Extinction ». *Quaternary International*, Late Quaternary mammal ecology: insight from new approaches, 245 (2): 249-61. doi:10.1016/j.quaint.2011.02.023.
- Bocherens, Hervé, Dorothée G. Drucker, Mietje Germonpré, Martina Lázničková-Galetová, Yuichi I. Naito, Christoph Wissing, Jaroslav Brůžek, et Martin Oliva. 2015. « Reconstruction of the Gravettian Food-Web at Předmostí I Using Multi-Isotopic Tracking (^{13}C , ^{15}N , ^{34}S) of Bone Collagen ». *Quaternary International*, World of Gravettian Hunters, 359-360 (mars): 211-28. doi:10.1016/j.quaint.2014.09.044.
- Bocherens, Hervé, Marc Fizez, et André Mariotti. 1992. « Is collagen from teeth or bones equivalent for isotopic (^{13}C , ^{15}N) diet investigations? » *The Paleontological Society Special Publications* 6 (janvier): 30. doi:10.1017/S2475262200005906.
- Bocherens, Hervé, Marc Fizez, André Mariotti, Brigitte Lange-Badre, Bernard Vandermeersch, Jacques Paul Borel, et Georges Bellon. 1991. « Isotopic Biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) of Fossil Vertebrate Collagen: Application to the Study of a Past Food Web Including Neandertal Man ». *Journal of Human Evolution* 20 (6): 481-92. doi:10.1016/0047-2484(91)90021-M.
- Bocherens, Hervé, Mathias Stiller, Keith A. Hobson, Martina Pacher, Gernot Rabeder, James A. Burns, Thomas Tütken, et Michael Hofreiter. 2011. « Niche Partitioning between Two Sympatric Genetically Distinct Cave Bears (*Ursus Spelaeus* and *Ursus Ingressus*) and Brown

- Bear (*Ursus Arctos*) from Austria: Isotopic Evidence from Fossil Bones ». *Quaternary International*, Late Quaternary mammal ecology: insight from new approaches, 245 (2): 238-48. doi:10.1016/j.quaint.2010.12.020.
- Bogaard, Amy, et Alan K. Outram. 2013. « Palaeodiet and beyond: stable isotopes in bioarchaeology ». *World Archaeology* 45 (3). Routledge: 333-37. doi:10.1080/00438243.2013.829272.
- Boinski, S., et Peter E. Scott. 1988. « Association of Birds with Monkeys in Costa Rica ». *Biotropica* 20 (2): 136. doi:10.2307/2388186.
- Bolnick, Daniel I., Richard Svanbäck, Márcio S. Araújo, et Lennart Persson. 2007. « Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (24). Proceedings of the National Academy of Sciences: 10075-79. doi:10.1073/pnas.0703743104.
- Bolnick, Daniel I., Louie H. Yang, James A. Fordyce, Jeremy M. Davis, et Richard Svanbäck. 2002. « Measuring Individual-Level Resource Specialization ». *Ecology* 83 (10): 2936-41. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2936:MILRS]2.0.CO;2.
- Boudadi-Maligne, Myriam, Jean-Baptiste Mallye, Mathieu Langlais, et Carolyn Barshay-Szmidt. 2012. « Des restes de chiens magdaléniens à l'abri du Morin (Gironde, France). Implications socio-économiques d'une innovation zootechnique ». *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique*, n° 23 (décembre). Société des amis du Musée national de préhistoire et de la recherche archéologique (SAMRA): 39-54. doi:10.4000/paleo.2260.
- Brantingham, P. Jeffrey. 1998. « Hominid–Carnivore Coevolution and Invasion of the Predatory Guild ». *Journal of Anthropological Archaeology* 17 (4): 327-53. doi:10.1006/jaar.1998.0326.
- Bridault, Anne, Olivier Bignon, et Céline Bemilli. 2001. « L'exploitation du cheval à la fin du Tardiglaciaire dans le Bassin parisien ». Dans , 33. BAR International Series 1144. <https://hal.parisnanterre.fr/hal-02335251>.
- Britton, Kate. 2017. « A stable relationship: isotopes and bioarchaeology are in it for the long haul ». *Antiquity* 91 (358). Cambridge University Press: 853-64. doi:10.15184/aqy.2017.98.
- Britton, Kate, et Michael P. Richards, éd. 2020. « Archaeological Science ». Dans *Archaeological Science: An Introduction*, i-ii. Cambridge: Cambridge University Press. <https://www.cambridge.org/core/books/archaeological-science/archaeological-science/237E5C1CD9ECD7AFC96BE821705A8A34>.

- Brown, W. L., et E. O. Wilson. 1956. « Character Displacement ». *Systematic Zoology* 5 (2). [Oxford University Press, Society of Systematic Biologists, Taylor & Francis, Ltd.]: 49-64. doi:10.2307/2411924.
- Brugal, Jean-Philip, et Philippe Fosse. 2004. « Carnivores et Hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest », 22.
- Bruno, John F., John J. Stachowicz, et Mark D. Bertness. 2003. « Inclusion of Facilitation into Ecological Theory ». *Trends in Ecology & Evolution* 18 (3): 119-25. doi:10.1016/S0169-5347(02)00045-9.
- Butler, James R. A., Wendy Y. Brown, et Johan T. Du Toit. 2018. « Anthropogenic Food Subsidy to a Commensal Carnivore: The Value and Supply of Human Faeces in the Diet of Free-Ranging Dogs ». *Animals* 8 (5). Multidisciplinary Digital Publishing Institute: 67. doi:10.3390/ani8050067.
- Camarós, Edgard, Susanne C. Münzel, Marián Cueto, Florent Rivals, et Nicholas J. Conard. 2016. « The Evolution of Paleolithic Hominin–Carnivore Interaction Written in Teeth: Stories from the Swabian Jura (Germany) ». *Journal of Archaeological Science: Reports* 6 (avril): 798-809. doi:10.1016/j.jasrep.2015.11.010.
- Carbone, C., J.T. Du Toit, et I.J. Gordon. 1997. « Feeding Success in African Wild Dogs: Does Kleptoparasitism by Spotted Hyenas Influence Hunting Group Size? » *The Journal of Animal Ecology* 66 (3): 318. doi:10.2307/5978.
- Caro, T. M., et C. J Stoner. 2003. « The Potential for Interspecific Competition among African Carnivores ». *Biological Conservation* 110 (1): 67-75. doi:10.1016/S0006-3207(02)00177-5.
- Chesemore, David L. 1968. « Notes on the food habits of Arctic foxes in northern Alaska ». *Canadian Journal of Zoology* 46 (6). NRC Research Press: 1127-30. doi:10.1139/z68-161.
- Cheung, Christina, et Paul Szpak. 2021. « Interpreting Past Human Diets Using Stable Isotope Mixing Models—Best Practices for Data Acquisition ». *Journal of Archaeological Method and Theory*, mars. doi:10.1007/s10816-021-09514-w.
- Clobert, Jean, Michel Baguette, Tim G. Benton, et James M. Bullock, éd. 2012. *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press. doi:10.1093/acprof:oso/9780199608898.001.0001.
- Cochard, David, et Jean-Philip Brugal. 2004. « Importance des fonctions de sites dans les accumulations paléolithiques de léporidés ». Dans *PETITS ANIMAUX ET SOCIÉTÉS HUMAINES. DU COMPLÉMENT ALIMENTAIRE AUX RESSOURCES UTILITAIRES XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes*, Éditions APDCA, 15. Antibes.

- Codron, Daryl, Julia A. Lee-Thorp, Matt Sponheimer, Darryl de Ruiter, et Jacqui Codron. 2008. « What Insights Can Baboon Feeding Ecology Provide for Early Hominin Niche Differentiation? » *International Journal of Primatology* 29 (3): 757-72. doi:10.1007/s10764-008-9261-x.
- Conard, Nicholas J., Keiko Kitagawa, Petra Krönneck, Madelaine Böhme, et Susanne C. Münzel. 2013. « The Importance of Fish, Fowl and Small Mammals in the Paleolithic Diet of the Swabian Jura, Southwestern Germany ». Dans *Zooarchaeology and Modern Human Origins: Human Hunting Behavior during the Later Pleistocene*, édité par Jamie L. Clark et John D. Speth, 173-90. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Dordrecht: Springer Netherlands. doi:10.1007/978-94-007-6766-9_11.
- Cooper, S.m. 1991. « Optimal Hunting Group Size: The Need for Lions to Defend Their Kills against Loss to Spotted Hyaenas ». *African Journal of Ecology* 29 (2): 130-36. doi:10.1111/j.1365-2028.1991.tb00993.x.
- Coppinger, R., et L. Coppinger. 2001a. *Dogs: A New Understanding of Canine Origin, Behavior, and Evolution*. University of Chicago Press. Chicago.
- Coppinger, Raymond, et Lorna Coppinger. 2001b. *Dogs : A Startling New Understanding of Canine Origin, Behavior, and Evolution*. New York : Scribner. <http://archive.org/details/dogsstartlingnew00raym>.
- Costamagno, Sandrine, et Véronique Laroulandie. 2004. « L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique : un inventaire taphonomique et archéozoologique ». Dans *J.-P. Brugal, J. Desse (dir.), Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires. Actes des XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire, Antibes, 23-25 octobre 2003*, 369. APDCA. <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-00086567>.
- Courchamp, Franck, Michel Langlais, et George Sugihara. 1999. « Cats Protecting Birds: Modelling the Mesopredator Release Effect ». *Journal of Animal Ecology* 68 (2): 282-92. doi:10.1046/j.1365-2656.1999.00285.x.
- Cowles, Mary Kathryn, et Bradley P. Carlin. 1996. « Markov Chain Monte Carlo Convergence Diagnostics: A Comparative Review ». *Journal of the American Statistical Association* 91 (434): 883-904. doi:10.1080/01621459.1996.10476956.
- Craig, Harmon. 1961. « Isotopic Variations in Meteoric Waters ». *Science* 133 (3465). American Association for the Advancement of Science: 1702-3. doi:10.1126/science.133.3465.1702.
- Creel, Scott, et Nancy Marusha Creel. 1995. « Communal Hunting and Pack Size in African Wild Dogs, *Lycaon Pictus* ». *Animal Behaviour* 50 (5): 1325-39. doi:10.1016/0003-3472(95)80048-4.

- . 1996. « Limitation of African Wild Dogs by Competition with Larger Carnivores ». *Conservation Biology* 10 (2): 526-38. doi:10.1046/j.1523-1739.1996.10020526.x.
- Crooks, Kevin R., et Michael E. Soulé. 1999. « Mesopredator Release and Avifaunal Extinctions in a Fragmented System ». *Nature* 400 (6744). Nature Publishing Group: 563-66. doi:10.1038/23028.
- Curio, Eberhard. 1976. *The Ethology of Predation*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. doi:10.1007/978-3-642-81028-2.
- Dansgaard, W. 1964. « Stable isotopes in precipitation ». *Tellus* 16 (4). Taylor & Francis: 436-68. doi:10.3402/tellusa.v16i4.8993.
- Daujeard, C., D. Vettese, K. Britton, P. Béarez, N. Boulbes, E. Crégut-Bonnoure, E. Desclaux, et al. 2019. « Neanderthal Selective Hunting of Reindeer? The Case Study of Abri Du Maras (South-Eastern France) ». *Archaeological and Anthropological Sciences* 11 (3): 985-1011. doi:10.1007/s12520-017-0580-8.
- Dayan, T. y, et D. Simberloff. 1996. « Patterns of size separation in carnivore communities ». *Carnivore behavior, ecology, and evolution* 2. Cornell University Press Ithaca, New York: 243-66.
- Delpech, Françoise, Donald K. Grayson, et Jean Philippe Rigaud. 2000. « Biostratigraphie et paléoenvironnements du début du Würm récent d'après les grands mammifères de l'Abri du Flageolet I (Dordogne, France) / Biostratigraphy and paleoenvironments at the onset of the recent Würm as inferred from the large mammals from Le Flageolet (Dordogne, France) ». *Paléo, Revue d'Archéologie Préhistorique* 12 (1). Persée - Portail des revues scientifiques en SHS: 97-126. doi:10.3406/pal.2000.1598.
- Demeter, Fabrice. 2016. « L'utilisation des isotopes en archéologie et en anthropologie ». *Technè. La science au service de l'histoire de l'art et de la préservation des biens culturels*, n° 44 (novembre). Centre de recherche et de restauration des musées de France: 71-73. doi:10.4000/technè.1090.
- DeNiro, Michael J., et Samuel Epstein. 1978. « Carbon Isotopic Evidence for Different Feeding Patterns in Two Hyrax Species Occupying the Same Habitat ». *Science* 201 (4359). American Association for the Advancement of Science: 906-8.
- DeNiro, Michael J, et Samuel Epstein. 1981. « Influence of Diet on the Distribution of Nitrogen Isotopes in Animals ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45 (3): 341-51. doi:10.1016/0016-7037(81)90244-1.
- DeVault, Travis L., Olin E. Rhodes Jr., et John A. Shivik. 2003. « Scavenging by Vertebrates: Behavioral, Ecological, and Evolutionary Perspectives on an Important Energy Transfer Pathway in Terrestrial Ecosystems ». *Oikos* 102 (2): 225-34. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12378.x.

- Diedrich, Cajus. 2010. « Disappearance of the last lions and hyenas of Europe in the Late Quaternary - a chain reaction of large mammal prey migration, extinction and human antagonism », *mai*, 2124.
- Diedrich, Cajus G. 2008. « The holotypes of the upper Pleistocene *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823: Hyaenidae) and *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810: Felidae) of the Zoolithen Cave hyena den (South Germany) and their palaeo-ecological interpretation ». *Zoological Journal of the Linnean Society* 154 (4): 822-31. doi:10.1111/j.1096-3642.2008.00425.x.
- . 2014. « Late Pleistocene Eemian Hyena and Steppe Lion Feeding Strategies on Their Largest Prey—*Palaeoloxodon Antiquus* Falconer and Cautley 1845 at the Straight-Tusked Elephant Graveyard and Neanderthal Site Neumark-Nord Lake 1, Central Germany ». *Archaeological and Anthropological Sciences* 6 (3): 271-91. doi:10.1007/s12520-013-0150-7.
- Dinets, Vladimir, et Benjamin Eligulashvili. 2016. « Striped Hyaenas (*Hyaena hyaena*) in Grey Wolf (*Canis lupus*) packs: cooperation, commensalism or singular aberration? » *Zoology in the Middle East* 62 (1). Taylor & Francis: 85-87. doi:10.1080/09397140.2016.1144292.
- Dobson, Andy P. 2014. « Yellowstone Wolves and the Forces That Structure Natural Systems ». *PLOS Biology* 12 (12). Public Library of Science: e1002025. doi:10.1371/journal.pbio.1002025.
- Donadio, Emiliano, et Steven W. Buskirk. 2006. « Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. » *The American Naturalist* 167 (4). The University of Chicago Press: 524-36. doi:10.1086/501033.
- Drucker, Dorothée G. 2022. « The Isotopic Ecology of the Mammoth Steppe ». *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 50 (1): annurev-earth-100821-081832. doi:10.1146/annurev-earth-100821-081832.
- Drucker, Dorothée G., et Dominique Henry-Gambier. 2005. « Determination of the Dietary Habits of a Magdalenian Woman from Saint-Germain-La-Rivière in Southwestern France Using Stable Isotopes ». *Journal of Human Evolution* 49 (1): 19-35. doi:10.1016/j.jhevol.2005.02.007.
- Drucker, Dorothée G., Dominique Henry-Gambier, et Michel Lenoir. 2005. « Alimentation humaine au cours du Magdalénien en Gironde d'après les teneurs en isotopes stables (13C, 15N) du collagène ». *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique*, n° 17 (décembre). Société des amis du Musée national de préhistoire et de la recherche archéologique (SAMRA): 57-72. doi:10.4000/paleo.841.
- El Zaatari, Sireen, et Jean-Jacques Hublin. 2014. « Diet of Upper Paleolithic Modern Humans: Evidence from Microwear Texture Analysis ». *American Journal of Physical Anthropology*, n° 153: 570-81.

- Elton, Charles S. 1927. *Animal ecology*. New York: Macmillan Co.
- Ericson, Jonathon E. 1985. « Strontium Isotope Characterization in the Study of Prehistoric Human Ecology ». *Journal of Human Evolution* 14 (5): 503-14. doi:10.1016/S0047-2484(85)80029-4.
- Errico, Francesco d', William E. Banks, et Jean Clobert. 2012. « Human expansion: research tools, evidence, mechanisms ». Dans *Dispersal Ecology and Evolution*, édité par Jean Clobert, Michel Baguette, Tim G. Benton, et James M. Bullock, O. Oxford University Press. doi:10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0035.
- Fedriani, Jose M., Todd K. Fuller, Raymond M. Sauvajot, et Eric C. York. 2000. « Competition and Intraguild Predation among Three Sympatric Carnivores ». *Oecologia* 125 (2): 258-70. doi:10.1007/s004420000448.
- Fejklová, Petra, Jaroslav Červený, Petr Koubek, Dana Bartošová, et Luděk Bufka. 2004. « Poznámky k potravě vlka obecného (*Canis lupus*) v České republice ». *Lynx (Praha)*, n° 5: 27-33.
- Feyfant, Léa, David Cochard, et Jean-Baptiste Mallye. 2015. « Exploitation du cheval au Magdalénien supérieur dans le Sud-Ouest de la France: Le cas de l'abri Faustin (Cessac, Gironde) ». *Bulletin de la Société préhistorique française* 112 (4). Société Préhistorique Française: 693-716.
- Flower, Lucy O. H., Danielle C. Schreve, et Angela L. Lamb. 2021. « Nature of the Beast? Complex Drivers of Prey Choice, Competition and Resilience in Pleistocene Wolves (*Canis Lupus L.*, 1754) ». *Quaternary Science Reviews* 272 (novembre): 107212. doi:10.1016/j.quascirev.2021.107212.
- Fogg, Brandy R., Nimachia Howe, et Raymond Pierotti. 2015. « Relationships Between Indigenous American Peoples and Wolves 1: Wolves as Teachers and Guides ». *Journal of Ethnobiology* 35 (2). Society of Ethnobiology: 262-85. doi:10.2993/etbi-35-02-262-285.1.
- Fontana, Laure. 2004. « Le statut du lièvre variable (*Lepus timidus*) en Europe occidentale au Magdalénien: premier bilan et perspectives ». Dans *PETITS ANIMAUX ET SOCIÉTÉS HUMAINES. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, 297-312. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02540199>.
- Fontana, Laure, et François-Xavier Chauvière. 2007. « L'exploitation du Lièvre variable à La Madeleine (Dordogne, France) et le statut d'un petit gibier au Dryas ancien ». *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique*, n° 19 (décembre). Société des amis du Musée national de préhistoire et de la recherche archéologique (SAMRA): 303-36. doi:10.4000/paleo.661.
- Forrest, J., et L. Newman. 1973. « Sampling and Analysis of Atmospheric Sulfur Compounds for Isotope Ratio Studies ». *Atmospheric Environment (1967)* 7 (5): 561-73. doi:10.1016/0004-6981(73)90008-5.

- Fosse, Philippe, Monique Archambeau, Claude Archambeau, Catherine Cretin, Stéphane Madelaine, Hélène Valladas, et Monique Veyret. 2018. « Présence du mammouth laineux (*Mammuthus primigenius*) au Magdalénien dans le Sud-Ouest de la France : données archéozoologiques et dates radiocarbone d'un tibia provenant de la grotte des Combarelles (Les Eyzies, Dordogne, France) ». *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique*, n° 29 (décembre). Société des amis du Musée national de préhistoire et de la recherche archéologique (SAMRA): 107-19. doi:10.4000/paleo.3854.
- Francis, Richard C. 2015. *Domesticated: evolution in a man-made world*. W. W. Norton & Company.
<http://gen.lib.rus.ec/book/index.php?md5=A762D57419B124CFB7412E342313263A>.
- Fry, Brian. 2006. *Stable Isotope Ecology*. New York, NY: Springer.
- Gannes, Leonard Z., Carlos Martínez del Rio, et Paul Koch. 1998. « Natural Abundance Variations in Stable Isotopes and Their Potential Uses in Animal Physiological Ecology ». *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 119 (3): 725-37. doi:10.1016/S1095-6433(98)01016-2.
- Gay, Ingrid, Hervé Monchot, Cédric Beauval, et Marc Cartonnet. 2019. « Exploitation de la marmotte dans le niveau Magdalénien de La Chênélaz (Hostiaz, Ain, France) ». *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique*, n° 30-1 (décembre). Société des amis du Musée national de préhistoire et de la recherche archéologique (SAMRA): 148-62. doi:10.4000/paleo.4572.
- Germonpré, M., Martina Lázničková-Galetová, M. V. Sablin, et H. Bocherens. 2019. « Self-Domestication or Human Control? The Upper Palaeolithic Domestication of the Wolf ». Taylor & Francis, 39-64. doi:10.4324/9781351717984.
- Germonpré, Mietje, Martina Galetova, Elodie-Laure Jimenez, Robert Losey, Mikhail Sablin, Hervé Bocherens, et Martine Van den Broeck. 2017. « Consumption of canid meat at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic ». *Fossil Imprint* 73 (décembre): 360-82. doi:10.2478/if-2017-0020.
- Germonpré, Mietje, Martina Lázničková-Galetová, Mikhail V. Sablin, et Hervé Bocherens. 2020. « Could Incipient Dogs Have Enhanced Differential Access to Resources among Upper Palaeolithic Hunter-Gatherers in Europe? » Dans . McDonald Institute for Archaeological Research. doi:10.17863/CAM.60631.
- Germonpré, Mietje, Mikhail V. Sablin, Viviane Després, Michael Hofreiter, Martina Lázničková-Galetová, Rhiannon E. Stevens, et Mathias Stiller. 2013. « Palaeolithic Dogs and the Early Domestication of the Wolf: A Reply to the Comments of Crockford and Kuzmin (2012) ». *Journal of Archaeological Science* 40 (1): 786-92. doi:10.1016/j.jas.2012.06.016.
- Germonpré, Mietje, Mikhail V. Sablin, Rhiannon E. Stevens, Robert E. M. Hedges, Michael Hofreiter, Mathias Stiller, et Viviane R. Després. 2009. « Fossil Dogs and Wolves from

- Palaeolithic Sites in Belgium, the Ukraine and Russia: Osteometry, Ancient DNA and Stable Isotopes ». *Journal of Archaeological Science* 36 (2): 473-90. doi:10.1016/j.jas.2008.09.033.
- Germonpré, Mietje, Martine Van den Broeck, Martina Galetova, Mikhail Sablin, et Hervé Bocherens. 2021. « Mothering the Orphaned Pup: The Beginning of a Domestication Process in the Upper Palaeolithic ». *Human Ecology*, mai. doi:10.1007/s10745-021-00234-z.
- Grayson, Donald K., et Françoise Delpech. 2003. « Ungulates and the Middle-to-Upper Paleolithic Transition at Grotte XVI (Dordogne, France) ». *Journal of Archaeological Science* 30 (12): 1633-48. doi:10.1016/S0305-4403(03)00064-5.
- Grinenko, V. A. 1962. « Preparation of sulfur dioxide for isotopic analysis ». *Zh. Neorgan. Khim.* 7.
- Grupe, Gisela, et George C. McGlynn, éd. 2016. *Isotopic Landscapes in Bioarchaeology*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. doi:10.1007/978-3-662-48339-8.
- Guerrero, Alicia I., et Tracey L. Rogers. 2020. « Evaluating the Performance of the Bayesian Mixing Tool MixSIAR with Fatty Acid Data for Quantitative Estimation of Diet ». *Scientific Reports* 10 (1): 20780. doi:10.1038/s41598-020-77396-1.
- Gunther, Kerry A., Rebecca R. Shoemaker, Kevin L. Frey, Mark A. Haroldson, Steven L. Cain, Frank T. van Manen, et Jennifer K. Fortin. 2014. « Dietary breadth of grizzly bears in the Greater Yellowstone Ecosystem ». *Ursus* 25 (1). International Association for Bear Research and Management: 60-72. doi:10.2192/URSUS-D-13-00008.1.
- Guthrie, R. Dale. 1982. « 19 - Mammals of the Mammoth Steppe as Paleoenvironmental Indicators ». Dans *Paleoecology of Beringia*, édité par DAVID M. Hopkins, JOHN V. Matthews, CHARLES E. Schweger, et STEVEN B. Young, 307-26. Academic Press. doi:10.1016/B978-0-12-355860-2.50030-2.
- . 1989. *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: The Story of Blue Babe*. Chicago, IL: University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/F/bo3774765.html>.
- Hall, Roberta L., et Henry S. Sharp, éd. 1978. *Wolf and Man: Evolution in Parallel*. Communication and Behavior. New York: Academic Press.
- Hammer, Øyvind, David A T Harper, et Paul D Ryan. 2001. « PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis ». *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9.
- Hardesty, Donald L. 1972. « The Human Ecological Niche ». *AMERICAN ANTHROPOLOGIST*, 9.
- . 1975. « The Niche Concept: Suggestions for Its Use in Human Ecology », 15.

- Hayward, Matt W., et Rob Slotow. 2009. « Temporal partitioning of activity in large African carnivores : tests of multiple hypotheses : research article ». *South African Journal of Wildlife Research - 24-month delayed open access* 39 (2). Southern African Wildlife Management Association (SAWMA): 109-25. doi:10.10520/EJC117325.
- Heymann, Eckhard W., et Shin S. Hsia. 2014. « Unlike fellows – a review of primate-non-primate associations ». *Biological Reviews* 90 (1): 142-56. doi:10.1111/brv.12101.
- Hilderbrand, G. V., S. D. Farley, C. T. Robbins, T. A. Hanley, K. Titus, et C. Servheen. 1996. « Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears ». *Canadian Journal of Zoology* 74 (11). NRC Research Press: 2080-88. doi:10.1139/z96-236.
- Hillson, Simon. 2016. *Mammal Bones and Teeth: An Introductory Guide to Methods of Identification*. New York: Routledge. doi:10.4324/9781315425016.
- Histoire & Mesure. 2004. « Glossaire ». *Histoire & Mesure* 3 (4). Éditions de l'EHESS: 421-27.
- Hobson, Keith A., et Robert G. Clark. 1992. « Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ¹³C in Tissues ». *The Condor* 94 (1): 181-88. doi:10.2307/1368807.
- Hockett, Bryan, et Jonathan A. Haws. 2005. « Nutritional Ecology and the Human Demography of Neandertal Extinction ». *Quaternary International, Armageddon or entente? The demise of the European Neandertals in Isotope Stage 3*, 137 (1): 21-34. doi:10.1016/j.quaint.2004.11.017.
- Holliday, Trenton W., et Steven E. Churchill. 2006. « Mustelid hunting by recent foragers and the detection of trapping in the European Paleolithic ». Dans *Paleolithic Zooarchaeology in Practice*, BAR International Series, 1564:45. TEMPUS REPARATSM.
- Howe, Henry F. 1980. « Monkey Dispersal and Waste of a Neotropical Fruit ». *Ecology* 61 (4): 944-59. doi:10.2307/1936763.
- Huber, Christof, Markus Leuenberger, Renato Spahni, Jacqueline Flückiger, Jakob Schwander, Thomas F. Stocker, Sigfus Johnsen, Amaelle Landais, et Jean Jouzel. 2006. « Isotope Calibrated Greenland Temperature Record over Marine Isotope Stage 3 and Its Relation to CH₄ ». *Earth and Planetary Science Letters* 243 (3): 504-19. doi:10.1016/j.epsl.2006.01.002.
- Hublin, J. J. 2009. « The origin of Neandertals ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (38). Proceedings of the National Academy of Sciences: 16022-27. doi:10.1073/pnas.0904119106.
- Hui, Cang, et D. M. Richardson. 2017. *Invasion Dynamics*. First edition. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.

- Hulme-Beaman, Ardern, Keith Dobney, Thomas Cucchi, et Jeremy B. Searle. 2016. « An Ecological and Evolutionary Framework for Commensalism in Anthropogenic Environments ». *Trends in Ecology & Evolution* 31 (8): 633-45. doi:10.1016/j.tree.2016.05.001.
- Hussain, Shumon T., Marcel Weiss, et Trine Kellberg Nielsen. 2022. « Being-with Other Predators: Cultural Negotiations of Neanderthal-Carnivore Relationships in Late Pleistocene Europe ». *Journal of Anthropological Archaeology* 66 (juin): 101409. doi:10.1016/j.jaa.2022.101409.
- Hutchinson, G. Evelyn. 1957. « Concluding Remarks ». *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22 (janvier). Cold Spring Harbor Laboratory Press: 415-27. doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039.
- . 1978. *An Introduction to Population Biology*. Yale University Press.
- Inger, Richard, Andrew L. Jackson, Andrew C. Parnell, et Stuart Bearhop. 2010. « SIAR V4 (Stable Isotope Analysis in R) An Ecologist's Guide ». University College Dublin, Ireland.
- Iyengar, Erika V. 2008. « Kleptoparasitic interactions throughout the animal kingdom and a re-evaluation, based on participant mobility, of the conditions promoting the evolution of kleptoparasitism ». *Biological Journal of the Linnean Society* 93 (4): 745-62. doi:10.1111/j.1095-8312.2008.00954.x.
- Jackson, Andrew L., Richard Inger, Andrew C. Parnell, et Stuart Bearhop. 2011. « Comparing Isotopic Niche Widths among and within Communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R ». *Journal of Animal Ecology* 80 (3): 595-602. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.
- Jackson, Andrew L., et Andrew C. Parnell. 2021. « Package 'SIBER' ».
- Jackson, Michelle C., Ian Donohue, Andrew L. Jackson, J. Robert Britton, David M. Harper, et Jonathan Grey. 2012. « Population-Level Metrics of Trophic Structure Based on Stable Isotopes and Their Application to Invasion Ecology ». *PLOS ONE* 7 (2). Public Library of Science: e31757. doi:10.1371/journal.pone.0031757.
- Jackson, Michelle C., R.J. Wasserman, J. Grey, A. Ricciardi, J.T.A. Dick, et M.E. Alexander. 2017. « Novel and Disrupted Trophic Links Following Invasion in Freshwater Ecosystems ». Dans *Advances in Ecological Research*, 57:55-97. Elsevier. doi:10.1016/bs.aecr.2016.10.006.
- Jaksić, Fabian M. 1981. « Abuse and Misuse of the Term "Guild" in Ecological Studies ». *Oikos* 37 (3). [Nordic Society Oikos, Wiley]: 397-400. doi:10.2307/3544138.
- Jones, Clive G, et John H Lawton. 1995. *Linking Species & Ecosystems*. Boston, MA: Springer US : Imprint : Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1773-3.

- Jones, Clive G., John H. Lawton, et Moshe Shachak. 1994. « Organisms as Ecosystem Engineers ». *Oikos* 69 (3). [Nordic Society Oikos, Wiley]: 373-86. doi:10.2307/3545850.
- . 1997. « Positive and Negative Effects of Organisms as Physical Ecosystem Engineers ». *Ecology* 78 (7): 1946-57. doi:10.1890/0012-9658(1997)078[1946:PANEOO]2.0.CO;2.
- Jones, R. J., M. M. Ludlow, J. H. Troughton, et C. G. Blunt. 1979. « Estimation of the Proportion of C3 and C4 Plant Species in the Diet of Animals from the Ratio of Natural 12C and 13C Isotopes in the Faeces ». *The Journal of Agricultural Science* 92 (1). Cambridge University Press: 91-100. doi:10.1017/S0021859600060536.
- Kirillova, I. V., A. V. Tiunov, V. A. Levchenko, O. F. Chernova, V. G. Yudin, F. Bertuch, et F. K. Shidlovskiy. 2015. « On the Discovery of a Cave Lion from the Malyi Anyui River (Chukotka, Russia) ». *Quaternary Science Reviews* 117 (juin): 135-51. doi:10.1016/j.quascirev.2015.03.029.
- Kitagawa, Keiko, Petra Krönneck, Nicholas J Conard, et Susanne C Münzel. 2012. « Exploring Cave Use and Exploitation Among Cave Bears, Carnivores and Hominins in the Swabian Jura, Germany », 24.
- Kukekova, Anna V, GM Acland, IN Oskina, AV Kharlamova, Lyudmila N. Trut, K Chase, KG Lark, HN Erb, et GD Aguirre. 2006. « The genetics of domesticated behavior in canids: What can dogs and silver foxes tell us about each other? » *Journal COLD SPRING HARBOR MONOGRAPH SERIES* 44: 515.
- Kukekova, Anna V., L. N. Trut, K. Chase, D. V. Shepeleva, A. V. Vladimirova, A. V. Kharlamova, I. N. Oskina, et al. 2008. « Measurement of Segregating Behaviors in Experimental Silver Fox Pedigrees ». *Behavior Genetics* 38 (2): 185-94. doi:10.1007/s10519-007-9180-1.
- Kulp, J L, W R Eckelmann, et A R Schulert. 1957. « Strontium-90 in Man ». *Science (New York, N.Y.)* 125 (3254): 934. doi:10.1126/science.125.3254.934.
- Kuntz, Delphine, Anthony Sécher, Sandrine Costamagno, Jean-Baptiste Mallye, Jean-Marc Pétilion, Caroline Peschaux, Éric Pubert, et al. 2015. « Le Roc de Marcamps 2 (Prignac-et-Marcamps, Gironde): Nouvelles données sur la subsistance et les traditions techniques au début du Magdalénien moyen ». *Bulletin de la Société préhistorique française* 112 (3). Société Préhistorique Française: 475-516.
- Lahtinen, Maria, David Clinnick, Kristiina Mannermaa, J. Sakari Salonen, et Suvi Viranta. 2021. « Excess Protein Enabled Dog Domestication during Severe Ice Age Winters ». *Scientific Reports* 11 (1). Nature Publishing Group: 7. doi:10.1038/s41598-020-78214-4.
- Laland, K. N., J. Odling-Smee, et M. W. Feldman. 2001. « Cultural Niche Construction and Human Evolution ». *Journal of Evolutionary Biology* 14 (1): 22-33. doi:https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00262.x.

- Laland, Kevin N., et Neeltje J. Boogert. 2010. « Niche Construction, Co-Evolution and Biodiversity ». *Ecological Economics*, Special Section: Coevolutionary Ecological Economics: Theory and Applications, 69 (4): 731-36. doi:10.1016/j.ecolecon.2008.11.014.
- Laland, Kevin N., Jeremy R. Kendal, et Gillian R. Brown. 2007. « The Niche Construction Perspective: Implications for Evolution and Human Behaviour ». *Journal of Evolutionary Psychology* 5 (1): 51-66. doi:10.1556/JEP.2007.1003.
- Laland, Kevin N., et Michael J. O'Brien. 2010. « Niche Construction Theory and Archaeology ». *Journal of Archaeological Method and Theory* 17 (4): 303-22. doi:10.1007/s10816-010-9096-6.
- Laland, Kevin N, John Odling-Smee, et Marcus W Feldman. 2000. « Niche Construction, Biological Evolution, and Cultural Change ». *Behavioral and Brain Sciences*, n° 23: 131-75.
- Larson, Greger, et Dorian Q. Fuller. 2014. « The Evolution of Animal Domestication ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45 (1): 115-36. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110512-135813.
- Layman, Craig A., Marcio S. Araujo, Ross Boucek, Caroline M. Hammerschlag-Peyer, Elizabeth Harrison, Zachary R. Jud, Philip Matich, et al. 2012. « Applying Stable Isotopes to Examine Food-Web Structure: An Overview of Analytical Tools ». *Biological Reviews* 87 (3): 545-62. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x.
- Layman, Craig A., D. Albrecht Arrington, Carmen G. Montaña, et David M. Post. 2007. « Can Stable Isotope Ratios Provide for Community-Wide Measures of Trophic Structure? » *Ecology* 88 (1): 42-48. doi:https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2.
- Layman, Craig A., John P. Quattrochi, Caroline M. Peyer, et Jacob E. Allgeier. 2007. « Niche Width Collapse in a Resilient Top Predator Following Ecosystem Fragmentation ». *Ecology Letters* 10 (10): 937-44. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01087.x.
- Leibold, Mathew A. 1995. « The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context », 13.
- Leonard, Jennifer A., Carles Vilà, Kena Fox-Dobbs, Paul L. Koch, Robert K. Wayne, et Blaire Van Valkenburgh. 2007. « Megafaunal Extinctions and the Disappearance of a Specialized Wolf Ecomorph ». *Current Biology* 17 (13): 1146-50. doi:10.1016/j.cub.2007.05.072.
- Lesser, Justin S., W. Ryan James, Christopher D. Stallings, Rachel M. Wilson, et James A. Nelson. 2020. « Trophic Niche Size and Overlap Decreases with Increasing Ecosystem Productivity ». *Oikos* 129 (9): 1303-13. doi:10.1111/oik.07026.
- Letnic, Mike, Euan G. Ritchie, et Christopher R. Dickman. 2012. « Top Predators as Biodiversity Regulators: The Dingo *Canis Lupus Dingo* as a Case Study ». *Biological Reviews* 87 (2): 390-413. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00203.x.

- Lewis, Margaret E. 1997. « Carnivoran Paleoguilds of Africa: Implications for Hominid Food Procurement Strategies ». *Journal of Human Evolution* 32 (2): 257-88. doi:10.1006/jhev.1996.0103.
- Lewontin, Richard C. 1978. « Adaptation ». *Scientific American* 239 (3). Scientific American, a division of Nature America, Inc.: 212-31.
- . 2001. *The triple helix: Gene, organism, and environment*. Harvard University Press.
- Lewontin, Richard, et Richard Levins. 1997. « Organism and environment ». *Capitalism Nature Socialism* 8 (2). Routledge: 95-98. doi:10.1080/10455759709358737.
- L'Hérault, Vincent. 2018. « Niche alimentaire et écologie du loup et du carcajou dans l'Arctique canadien : des analyses isotopiques au savoir Inuit ». Phd, Rimouski: Université du Québec à Rimouski. <https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/1546/>.
- Lisiecki, Lorraine E., et Maureen E. Raymo. 2005a. « Correction to "A Pliocene-Pleistocene Stack of 57 Globally Distributed Benthic $\Delta 18O$ Records" ». *Paleoceanography* 20 (2). doi:10.1029/2005PA001164.
- . 2005b. « A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta 18O$ records ». *Paleoceanography* 20 (mars): PA1003. doi:10.1029/2004PA001071.
- Longinelli, Antonio. 1984. « Oxygen Isotopes in Mammal Bone Phosphate: A New Tool for Paleohydrological and Paleoclimatological Research? » *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48 (2): 385-90. doi:10.1016/0016-7037(84)90259-X.
- Loveridge, A. J., J. E. Hunt, F. Murindagomo, et D. W. Macdonald. 2006. « Influence of Drought on Predation of Elephant (*Loxodonta Africana*) Calves by Lions (*Panthera Leo*) in an African Wooded Savannah ». *Journal of Zoology* 270 (3): 523-30. doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00181.x.
- Lupo, Karen D. 2019. « Hounds Follow Those Who Feed Them: What Can the Ethnographic Record of Hunter-Gatherers Reveal about Early Human-Canid Partnerships? » *Journal of Anthropological Archaeology* 55 (septembre): 101081. doi:10.1016/j.jaa.2019.101081.
- Maier, Andreas. 2017. « Population and settlement dynamics from the Gravettian to the Magdalenian ». *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte* 26. Universität zu Köln: 83-101.
- Makarewicz, Cheryl A. 2016. « Toward an Integrated Isotope Zooarchaeology ». Dans *Isotopic Landscapes in Bioarchaeology*, édité par Gisela Grupe et George C. McGlynn, 189-209. Berlin, Heidelberg: Springer. doi:10.1007/978-3-662-48339-8_11.
- Makarewicz, Cheryl A., et Judith Sealy. 2015. « Dietary Reconstruction, Mobility, and the Analysis of Ancient Skeletal Tissues: Expanding the Prospects of Stable Isotope Research in

- Archaeology ». *Journal of Archaeological Science*, Scoping the Future of Archaeological Science: Papers in Honour of Richard Klein, 56 (avril): 146-58. doi:10.1016/j.jas.2015.02.035.
- Manlick, Philip J., et Jonathan N. Pauli. 2020. « Human disturbance increases trophic niche overlap in terrestrial carnivore communities ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117 (43). Proceedings of the National Academy of Sciences: 26842-48. doi:10.1073/pnas.2012774117.
- Mata, Cristina, Roberta Bencini, Brian K. Chambers, et Juan E. Malo. 2015. « Predator-Prey Interactions at Wildlife Crossing Structures: Between Myth and Reality ». Dans *Handbook of Road Ecology*, édité par Rodney van der Ree, Daniel J. Smith, et Clara Grilo, 190-97. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. doi:10.1002/9781118568170.ch23.
- Matthysen, Erik. 2012. « Multicausality of dispersal: a review ». Dans *Dispersal Ecology and Evolution*, édité par Jean Clobert, Michel Baguette, Tim G. Benton, et James M. Bullock, 0. Oxford University Press. doi:10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0001.
- McCue, Marshall D., Marion Javal, Susana Clusella-Trullas, Johannes J. Le Roux, Michelle C. Jackson, Allan G. Ellis, David M. Richardson, Alex J. Valentine, et John S. Terblanche. 2020. « Using Stable Isotope Analysis to Answer Fundamental Questions in Invasion Ecology: Progress and Prospects ». *Methods in Ecology and Evolution* 11 (2): 196-214. doi:10.1111/2041-210X.13327.
- Merwe, Nikolaas J. van der, et Ernesto Medina. 1991. « The Canopy Effect, Carbon Isotope Ratios and Foodwebs in Amazonia ». *Journal of Archaeological Science* 18 (3): 249-59. doi:10.1016/0305-4403(91)90064-V.
- Milton, Katharine. 2003. « The Critical Role Played by Animal Source Foods in Human (Homo) Evolution ». *The Journal of Nutrition* 133 (11): 3886S-3892S. doi:10.1093/jn/133.11.3886S.
- Minta, Steven C., Kathryn A. Minta, et Dale F. Lott. 1992. « Hunting Associations between Badgers (*Taxidea taxus*) and Coyotes (*Canis latrans*) ». *Journal of Mammalogy* 73 (4): 814-20. doi:10.2307/1382201.
- Moore, Jonathan W., et Brice X. Semmens. 2008. « Incorporating Uncertainty and Prior Information into Stable Isotope Mixing Models ». *Ecology Letters* 11 (5): 470-80. doi:https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01163.x.
- Morey, Darcy F. 1994. « The Early Evolution of the Domestic Dog ». *American Scientist* 82 (4). Sigma Xi, The Scientific Research Society: 336-47.
- Morey, Darcy F., et Rujana Jeger. 2015. « Paleolithic dogs: why sustained domestication then? » *Journal of Archaeological Science: Reports* 3: 420-28.

- . 2017. « From wolf to dog: Late Pleistocene ecological dynamics, altered trophic strategies, and shifting human perceptions ». *Historical Biology* 29 (7). Taylor & Francis: 895-903. doi:10.1080/08912963.2016.1262854.
- Müller, Werner. 2005. « 3. The Domestication of the Wolf – the Inevitable First? » Dans *The First Steps of Animal Domestication: New Archaeozoological Approaches*, édité par International Council for Archaeozoology, Jean-Denis Vigne, Joris Peters, et Daniel Helmer. Oxford: Oxbow.
- Münzel, Susanne C., Sibylle Wolf, Dorothée G. Drucker, et Nicholas J. Conard. 2017. « The Exploitation of Mammoth in the Swabian Jura (SW-Germany) during the Aurignacian and Gravettian Period ». *Quaternary International*, VIth International Conference on Mammoths and their Relatives, Part 3, 445 (juillet): 184-99. doi:10.1016/j.quaint.2016.08.013.
- Nackley, Lloyd L., Adam G. West, Andrew L. Skowno, et William J. Bond. 2017. « The Nebulous Ecology of Native Invasions ». *Trends in Ecology & Evolution* 32 (11): 814-24. doi:10.1016/j.tree.2017.08.003.
- Napierala, Hannes, et Hans-Peter Uerpmann. 2012. « A 'New' Palaeolithic Dog from Central Europe ». *International Journal of Osteoarchaeology* 22 (2): 127-37. doi:https://doi.org/10.1002/oa.1182.
- Nautiyal, Himani, et Michael A. Huffman. 2018. « Interspecific Feeding Association between Central Himalayan Langurs (*Semnopithecus Schistaceus*) and Himalayan Black Bears (*Ursus Thibetanus*), in a Temperate Forest of the Western Indian Himalayas ». *Mammal Study* 43 (1): 1-6. doi:10.3106/ms2017-0033.
- Newsome, Seth D., Carlos Martinez del Rio, Stuart Bearhop, et Donald L. Phillips. 2007. « A Niche for Isotopic Ecology ». *Frontiers in Ecology and the Environment* 5 (8): 429-36. doi:https://doi.org/10.1890/060150.1.
- Newsome, Seth D., M. Tim Tinker, Verena A. Gill, Zachary N. Hoyt, Angela Doroff, Linda Nichol, et James L. Bodkin. 2015. « The Interaction of Intraspecific Competition and Habitat on Individual Diet Specialization: A near Range-Wide Examination of Sea Otters ». *Oecologia* 178 (1): 45-59. doi:10.1007/s00442-015-3223-8.
- Newton, P. N. 1985. « A note on golden jackals (*Canis aureus*) and their relationship with langurs (*Presbytis entellus*) in Kanha Tiger Reserve ». *J Bombay Nat Hist Soc* 82: 633-34.
- O'Connell, James. 2006. « How did modern humans displace Neanderthals? Insights from hunter-gatherer ethnography and archaeology ». *When Neanderthals and Modern Humans Met*, janvier.
- Odling-Smee, F. J. 1988. « Niche-constructing phenotypes ». Dans *The role of behavior in evolution*, 73-132. Cambridge, MA, US: The MIT Press.

- Odling-Smee, F. John, Kevin N. Laland, et Marcus W. Feldman. 1996. « Niche Construction ». *The American Naturalist* 147 (4): 641-48.
- . 2003. *Niche construction : the neglected process in evolution*. Monographs in population biology ; 37. Princeton: Princeton University Press. <http://catalogue.bnf.fr/ark:/12148/cb40017161v>.
- Odling-Smee, John. 2010. « Niche Inheritance ». Dans *Evolution—the Extended Synthesis*. The MIT Press. doi:10.7551/mitpress/9780262513678.003.0008.
- Odling-Smee, John, et Kevin N. Laland. 2011. « Ecological Inheritance and Cultural Inheritance: What Are They and How Do They Differ? » *Biological Theory* 6 (3): 220-30. doi:10.1007/s13752-012-0030-x.
- O’Leary, Marion H. 1981. « Carbon Isotope Fractionation in Plants ». *Phytochemistry* 20 (4): 553-67. doi:10.1016/0031-9422(81)85134-5.
- Ovodov, Nikolai D., Susan J. Crockford, Yaroslav V. Kuzmin, Thomas F. G. Higham, Gregory W. L. Hodgins, et Johannes van der Plicht. 2011. « A 33,000-Year-Old Incipient Dog from the Altai Mountains of Siberia: Evidence of the Earliest Domestication Disrupted by the Last Glacial Maximum ». Édité par Anna Stepanova. *PLoS ONE* 6 (7): e22821. doi:10.1371/journal.pone.0022821.
- « OxCal Project ». 2022. Consulté le avril 8. <https://c14.arch.ox.ac.uk/oxcal/OxCal.html>.
- Palomares, F., et T. M. Caro. 1999. « Interspecific Killing among Mammalian Carnivores. » *The American Naturalist* 153 (5). The University of Chicago Press: 492-508. doi:10.1086/303189.
- Patou-Mathis, Marylène. 2015. *Histoires de mammoth*. Fayard.
- Pereira, Laura M., Norman Owen-Smith, et Marcos Moleón. 2014. « Facultative Predation and Scavenging by Mammalian Carnivores: Seasonal, Regional and Intra-Guild Comparisons ». *Mammal Review* 44 (1): 44-55. doi:10.1111/mam.12005.
- Périquet, S., C. Mapendere, E. Revilla, J. Banda, D.W. Macdonald, A.J. Loveridge, et H. Fritz. 2016. « A Potential Role for Interference Competition with Lions in Den Selection and Attendance by Spotted Hyaenas ». *Mammalian Biology* 81 (3): 227-34. doi:10.1016/j.mambio.2015.10.005.
- Perri, Angela R., Tatiana R. Feuerborn, Laurent A. F. Frantz, Greger Larson, Ripan S. Malhi, David J. Meltzer, et Kelsey E. Witt. 2021. « Dog Domestication and the Dual Dispersal of People and Dogs into the Americas ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (6). National Academy of Sciences. doi:10.1073/pnas.2010083118.

- Phillips, Donald L. 2012. « Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models ». *Journal of Mammalogy* 93 (2): 342-52. doi:10.1644/11-MAMM-S-158.1.
- Phillips, Donald L., Richard Inger, Stuart Bearhop, Andrew L. Jackson, Jonathan W. Moore, Andrew C. Parnell, Brice X. Semmens, et Eric J. Ward. 2014. « Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies ». *Canadian Journal of Zoology* 92 (10). NRC Research Press: 823-35. doi:10.1139/cjz-2014-0127.
- Phillips, Donald L., Seth D. Newsome, et Jillian W. Gregg. 2005. « Combining Sources in Stable Isotope Mixing Models: Alternative Methods ». *Oecologia* 144 (4): 520-27. doi:10.1007/s00442-004-1816-8.
- Pisias, N. G., D. G. Martinson, T. C. Moore, N. J. Shackleton, W. Prell, J. Hays, et G. Boden. 1984. « High Resolution Stratigraphic Correlation of Benthic Oxygen Isotopic Records Spanning the Last 300,000 Years ». *Marine Geology* 56 (1): 119-36. doi:10.1016/0025-3227(84)90009-4.
- Polis, G A, C A Myers, et R D Holt. 1989. « The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 20 (1): 297-330. doi:10.1146/annurev.es.20.110189.001501.
- Post, David M. 2002. « Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions ». *Ecology* 83 (3): 703-18. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2.
- Price, Edward O. 1984. « Behavioral Aspects of Animal Domestication ». *The Quarterly Review of Biology* 59 (1). The University of Chicago Press: 1-32. doi:10.1086/413673.
- Raiter, Keren G., Richard J. Hobbs, Hugh P. Possingham, Leonie E. Valentine, et Suzanne M. Prober. 2018. « Vehicle Tracks Are Predator Highways in Intact Landscapes ». *Biological Conservation* 228 (décembre): 281-90. doi:10.1016/j.biocon.2018.10.011.
- Richard, Alison F. 1985. *Primates in Nature*. New York : W.H. Freeman. <http://archive.org/details/primatesinnature00rich>.
- Richards, M. P., G. Taylor, T. Steele, S. P. McPherron, M. Soressi, J. Jaubert, J. Orschiedt, J. B. Mallye, W. Rendu, et J. J. Hublin. 2008. « Isotopic Dietary Analysis of a Neanderthal and Associated Fauna from the Site of Jonzac (Charente-Maritime), France ». *Journal of Human Evolution* 55 (1): 179-85. doi:10.1016/j.jhevol.2008.02.007.
- Richards, Michael P. 2019. « Isotope Analysis for Diet Studies ». Dans *Archaeological Science*, édité par Michael P. Richards et Kate Britton, 1^{re} éd., 125-44. Cambridge University Press. doi:10.1017/9781139013826.006.
- Richards, Michael P., et Erik Trinkaus. 2009. « Isotopic Evidence for the Diets of European Neanderthals and Early Modern Humans ». *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences* 106 (38). National Academy of Sciences: 16034-39. doi:10.1073/pnas.0903821106.
- Riede, Felix. 2011. « Adaptation and Niche Construction in Human Prehistory: A Case Study from the Southern Scandinavian Late Glacial ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1566): 793-808. doi:10.1098/rstb.2010.0266.
- Riel-Salvatore, Julien. 2010. « A Niche Construction Perspective on the Middle–Upper Paleolithic Transition in Italy ». *Journal of Archaeological Method and Theory* 17 (4): 323-55. doi:10.1007/s10816-010-9093-9.
- Ripple, William J., James A. Estes, Oswald J. Schmitz, Vanessa Constant, Matthew J. Kaylor, Adam Lenz, Jennifer L. Motley, Katharine E. Self, David S. Taylor, et Christopher Wolf. 2016. « What Is a Trophic Cascade? » *Trends in Ecology & Evolution* 31 (11): 842-49. doi:10.1016/j.tree.2016.08.010.
- Ripple, William J., et Blaire Van Valkenburgh. 2010. « Linking Top-down Forces to the Pleistocene Megafaunal Extinctions ». *BioScience* 60 (7): 516-26. doi:10.1525/bio.2010.60.7.7.
- Ritchie, Euan G., et Christopher N. Johnson. 2009. « Predator Interactions, Mesopredator Release and Biodiversity Conservation ». *Ecology Letters* 12 (9): 982-98. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x.
- Roberts, Patrick, Ricardo Fernandes, Oliver E. Craig, Thomas Larsen, Alexandre Lucquin, Jillian Swift, et Jana Zech. 2018. « Calling All Archaeologists: Guidelines for Terminology, Methodology, Data Handling, and Reporting When Undertaking and Reviewing Stable Isotope Applications in Archaeology ». *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 32 (5): 361-72. doi:10.1002/rcm.8044.
- Root, Richard B. 1967. « The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher ». *Ecological Monographs* 37 (4): 317-50. doi:https://doi.org/10.2307/1942327.
- Rosenzweig, Michael L. 1966. « Community Structure in Sympatric Carnivora ». *Journal of Mammalogy* 47 (4): 602-12. doi:10.2307/1377891.
- Ruggiero, Richard G. 1991. « Opportunistic Predation on Elephant Calves ». *African Journal of Ecology* 29 (1): 86-89. doi:10.1111/j.1365-2028.1991.tb00823.x.
- Saggiomo, Laura, Flavio Picone, Bruno Esattore, et Andrea Sommese. 2017. « An Overview of Understudied Interaction Types amongst Large Carnivores ». *Food Webs, Challenges and opportunities for the study and conservation of large carnivores*, 12 (septembre): 35-39. doi:10.1016/j.fooweb.2017.01.001.
- Schleidt, Wolfgang M. 1998. « Is Humaneness Canine? » *Human Ecology Bulletin*, The International Society for Human Ethology, 13 (4): 1-4.

- Schleidt, Wolfgang M., et Michael D. Shalter. 2003. « Co-evolution of Humans and Canids: An Alternative View of Dog Domestication: Homo Homini Lupus? » Édité par Rupert Riedel et Manfred Wimmer. *Evolution and Cognition* 9 (1): 57-72.
- . 2018. « Dogs And Mankind: Coevolution on the Move – An Update ». *Human Ethology Bulletin* 33 (1): 15-38. doi:10.22330/heeb/331/015-038.
- Schoeninger, M., M. DeNiro, et H Tauber. 1983. « Stable Nitrogen Isotope Ratios of Bone Collagen Reflect Marine and Terrestrial Components of Prehistoric Human Diet ». *Science* 220 (4604): 1381-83. doi:10.1126/science.6344217.
- Schoeninger, Margaret. 2018. « Isotope Analysis ». Dans *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, 1-5. American Cancer Society. doi:10.1002/9781118584538.ieba0275.
- Schoeninger, Margaret J. 2010. « Diet Reconstruction and Ecology Using Stable Isotope Ratios ». Dans *A Companion to Biological Anthropology*, édité par Clark Spencer Larsen, 445-64. Oxford, UK: Wiley-Blackwell. doi:10.1002/9781444320039.ch25.
- Schwarcz, Henry P., et Margaret J. Schoeninger. 1991. « Stable Isotope Analyses in Human Nutritional Ecology ». *American Journal of Physical Anthropology* 34 (S13): 283-321. doi:10.1002/ajpa.1330340613.
- Schwartz-Narbonne, R., F. J. Longstaffe, K. J. Kardynal, P. Druckenmiller, K. A. Hobson, C. N. Jass, J. Z. Metcalfe, et G. Zazula. 2019. « Reframing the Mammoth Steppe: Insights from Analysis of Isotopic Niches ». *Quaternary Science Reviews* 215 (juillet): 1-21. doi:10.1016/j.quascirev.2019.04.025.
- Selva, N, B Jędrzejewska, W Jędrzejewski, et A Wajrak. 2005. « Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland ». *Canadian Journal of Zoology* 83 (12). NRC Research Press: 1590-1601. doi:10.1139/z05-158.
- Sévêque, Anthony, Louise K. Gentle, José V. López-Bao, Richard W. Yarnell, et Antonio Uzal. 2020. « Human Disturbance Has Contrasting Effects on Niche Partitioning within Carnivore Communities ». *Biological Reviews* 95 (6): 1689-1705. doi:10.1111/brv.12635.
- Shennan, Stephen. 2006. « From Cultural History to Cultural Evolution: An Archaeological Perspective on Social Information Transmission ». Dans *Social Information Transmission and Human Biology*, édité par Jonathan CK Wells, Simon Strickland, et Kevin Laland, 189-206. Boca Raton, FL: CRC Press. doi:10.1201/9781420005837-15.
- Shipman, Pat. 2015a. *The Invaders: How Humans and Their Dogs Drove Neanderthals to Extinction*. Harvard University Press.

- . 2015b. « How Do You Kill 86 Mammoths? Taphonomic Investigations of Mammoth Megasites ». *Quaternary International*, World of Gravettian Hunters, 359-360 (mars): 38-46. doi:10.1016/j.quaint.2014.04.048.
- Simberloff, Daniel, et Tamar Dayan. 1991. « The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 22. Annual Reviews: 115-43.
- Smith, Bruce D. 2007a. « Niche Construction and the Behavioral Context of Plant and Animal Domestication ». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 16 (5): 188-99. doi:10.1002/evan.20135.
- . 2007b. « The Ultimate Ecosystem Engineers ». *Science* 315 (5820). American Association for the Advancement of Science: 1797-98. doi:10.1126/science.1137740.
- . 2011a. « General patterns of niche construction and the management of 'wild' plant and animal resources by small-scale pre-industrial societies ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1566). Royal Society: 836-48. doi:10.1098/rstb.2010.0253.
- . 2011b. « A Cultural Niche Construction Theory of Initial Domestication ». *Biological Theory* 6 (3): 260-71. doi:10.1007/s13752-012-0028-4.
- Smith, et B. Smith. 1991. « Standards of human tooth formation and dental age assessment ». Dans , 143-68.
- Soulé, Michael E., Douglas T. Bolger, Allison C. Alberts, John Wrights, Marina Sorice, et Scott Hill. 1988. « Reconstructed Dynamics of Rapid Extinctions of Chaparral-Requiring Birds in Urban Habitat Islands ». *Conservation Biology* 2 (1): 75-92. doi:10.1111/j.1523-1739.1988.tb00337.x.
- Stander, P. E. 1998. « Spoor Counts as Indices of Large Carnivore Populations: The Relationship between Spoor Frequency, Sampling Effort and True Density ». *Journal of Applied Ecology* 35 (3): 378-85. doi:10.1046/j.1365-2664.1998.00313.x.
- Starrfelt, Jostein, et Hanna Kokko. 2012. « The theory of dispersal under multiple influences ». Dans *Dispersal Ecology and Evolution*, édité par Jean Clobert, Michel Baguette, Tim G. Benton, et James M. Bullock, O. Oxford University Press. doi:10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0002.
- Stewart, J. R. 2004. « Neanderthal–Modern Human Competition? A Comparison between the Mammals Associated with Middle and Upper Palaeolithic Industries in Europe during OIS 3 ». *International Journal of Osteoarchaeology* 14 (3-4): 178-89. doi:https://doi.org/10.1002/oa.754.
- Stiner, Mary C. 2002. « Carnivory, Coevolution, and the Geographic Spread of the Genus Homo ». *Journal of Archaeological Research* 10 (1): 1-63. doi:10.1023/A:1014588307174.

- Stock, Brian C. 2020. « Issue #245 - Convergence Not Met ». *Brianstock/MixSIAR : GitHub*. <https://github.com/brianstock/MixSIAR/issues/245>.
- Stock, Brian C., Andrew L. Jackson, Eric J. Ward, Andrew C. Parnell, Donald L. Phillips, et Brice X. Semmens. 2018. « Analyzing Mixing Systems Using a New Generation of Bayesian Tracer Mixing Models ». *PeerJ* 6 (juin). PeerJ Inc.: e5096. doi:10.7717/peerj.5096.
- Stock, Brian, et Brice Semmens. 2016. « Mixsiar: V3.1.2 ». Zenodo. doi:10.5281/ZENODO.47719.
- St-Pierre, Caroline, Jean-Pierre Ouellet, et Michel Crête. 2006. « Do Competitive Intraguild Interactions Affect Space and Habitat Use by Small Carnivores in a Forested Landscape? » *Ecography* 29 (4): 487-96. doi:10.1111/j.0906-7590.2006.04395.x.
- Stuart, Anthony J., et Adrian M. Lister. 2011. « Extinction Chronology of the Cave Lion Panthera Spelaea ». *Quaternary Science Reviews, Beringia and Beyond: Papers Celebrating the Scientific Career of Andrei Vladimirovich Sher, 1939–2008*, 30 (17): 2329-40. doi:10.1016/j.quascirev.2010.04.023.
- Svärdson, Gunnar. 1949. « Competition and Habitat Selection in Birds ». *Oikos* 1 (2). [Nordic Society Oikos, Wiley]: 157-74. doi:10.2307/3564710.
- Svobodova, Helena, et Jin Svoboda. 1988. « Chronostratigraphie et paléoécologie du Paléolithique supérieur morave d'après les fouilles récentes ». *Revue archéologique de Picardie* 1 (1). Persée - Portail des revues scientifiques en SHS: 11-15. doi:10.3406/pica.1988.1570.
- Talamo, S., V. Aldeias, P. Goldberg, L. Chiotti, H. L. Dibble, G. Guérin, J.-J. Hublin, et al. 2020. « The New 14C Chronology for the Palaeolithic Site of La Ferrassie, France: The Disappearance of Neanderthals and the Arrival of Homo Sapiens in France ». *Journal of Quaternary Science* 35 (7): 961-73. doi:10.1002/jqs.3236.
- Talamo, Sahra, Marie Soressi, Morgan Roussel, Michael P. Richards, et Jean-Jacques Hublin. 2012. « A Radiocarbon Chronology for the Complete Middle to Upper Palaeolithic Transitional Sequence of Les Cottés (France) ». *Journal of Archaeological Science* 39 (1): 175-83. doi:10.1016/j.jas.2011.09.019.
- Tannerfeldt, Magnus, Bodil Elmhagen, et Anders Angerbjörn. 2002. « Exclusion by Interference Competition? The Relationship between Red and Arctic Foxes ». *Oecologia* 132 (2): 213-20. doi:10.1007/s00442-002-0967-8.
- Tauber, Henrik. 1981. « 13C Evidence for Dietary Habits of Prehistoric Man in Denmark ». *Nature* 292 (5821). Nature Publishing Group: 332-33. doi:10.1038/292332a0.
- Telfer, E.S. 1995. « L'original ». *Faune et flore du pays*. <https://hww.ca/fr/faune/mammiferes/l-original.html>.

- Thompson, Roy C., et John E. Ballou. 1956. « Studies of Metabolic Turnover with Tritium as a Tracer: V. The Predominantly Non-Dynamic State of Body Constituents in the Rat ». *Journal of Biological Chemistry* 223 (2): 795-809. doi:10.1016/S0021-9258(18)65078-1.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl, et N. A. Slade. 1983. « Fractionation and Turnover of Stable Carbon Isotopes in Animal Tissues: Implications for $\Delta^{13}\text{C}$ Analysis of Diet ». *Oecologia* 57 (1): 32-37. doi:10.1007/BF00379558.
- Timmermann, Axel. 2020. « Quantifying the Potential Causes of Neanderthal Extinction: Abrupt Climate Change versus Competition and Interbreeding ». *Quaternary Science Reviews* 238 (juin): 106331. doi:10.1016/j.quascirev.2020.106331.
- Tong, Xin, Rong Wang, et Xiao-Yong Chen. 2018. « Expansion or Invasion? A Response to Naeffle et Al. » *Trends in Ecology & Evolution* 33 (4). Elsevier: 234-35. doi:10.1016/j.tree.2018.02.002.
- Trut, Lyudmila N. 1999. « Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment: Foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development ». *American Scientist* 87 (2): 160-69.
- Trut, Lyudmila N., Irina Oskina, et Anastasiya Kharlamova. 2009. « Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model ». *Bioessays* 31 (3): 349-60.
- Van Der Merwe, Nikolaas J., et J. C. Vogel. 1978. « ^{13}C Content of Human Collagen as a Measure of Prehistoric Diet in Woodland North America ». *Nature* 276 (5690). Nature Publishing Group: 815-16. doi:10.1038/276815a0.
- Van Valkenburgh, Blaire. 1984. « A Morphological Analysis of Ecological Separation Within Past and Present Predator Guilds (carnivore, Competition) ». Ph.D., Ann Arbor, United States. <https://www.proquest.com/docview/303319590/abstract/C2881F494BD642EFPQ/1>.
- . 1985. « Locomotor Diversity within Past and Present Guilds of Large Predatory Mammals ». *Paleobiology* 11 (4). Cambridge University Press: 406-28. doi:10.1017/S0094837300011702.
- . 1988. « Trophic Diversity in Past and Present Guilds of Large Predatory Mammals ». *Paleobiology* 14 (2). Paleontological Society: 155-73.
- . 1989. « Carnivore Dental Adaptations and Diet: A Study of Trophic Diversity within Guilds ». Dans *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, édité par John L. Gittleman, 410-36. Boston, MA: Springer US. doi:10.1007/978-1-4757-4716-4_16.
- . 2007. « Deja vu: The Evolution of Feeding Morphologies in the Carnivora ». *Integrative and Comparative Biology* 47 (1): 147-63. doi:10.1093/icb/icm016.

- Van Valkenburgh, Blaire, Matthew W. Hayward, William J. Ripple, Carlo Meloro, et V. Louise Roth. 2016. « The Impact of Large Terrestrial Carnivores on Pleistocene Ecosystems ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (4). National Academy of Sciences: 862-67. doi:10.1073/pnas.1502554112.
- Van Valkenburgh, Blaire, et Klaus Koepfli. 1993. « Cranial and dental adaptations to predation in canids ». *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65 (janvier): 15-37.
- Venkataraman, Vivek V., Jeffrey T. Kerby, Nga Nguyen, Zelealem Tefera Ashenafi, et Peter J. Fashing. 2015. « Solitary Ethiopian wolves increase predation success on rodents when among grazing gelada monkey herds ». *Journal of Mammalogy* 96 (1): 129-37. doi:10.1093/jmammal/gyu013.
- Vereshchagin, N.K., et Gennady Baryshnikov. 1992. « The ecological structure of the mammoth fauna ». *Eurasia. Ann. Zool. Fennici* 28 (janvier): 253-59.
- Vermeij, Geerat. 2005. « Invasion as expectation: A historical fact of life ». Dans *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography*, 315-39.
- Vigne, Jean-Denis. 2015. « Early Domestication and Farming: What Should We Know or Do for a Better Understanding? » *Anthropozoologica* 50 (2): 123-50. doi:10.5252/az2015n2a5.
- Vogel, J. C., et Nikolaas J. van der Merwe. 1977. « Isotopic Evidence for Early Maize Cultivation in New York State ». *American Antiquity* 42 (2). Society for American Archaeology: 238-42. doi:10.2307/278984.
- Vonholdt, Bridgett M., et Carlos A. Driscoll. 2016. « Origins of the Dog: Genetic Insights into Dog Domestication ». Dans *The Domestic Dog*, édité par James Serpell, 2^e éd., 22-41. Cambridge University Press. doi:10.1017/9781139161800.003.
- Wainright, Charles A., Clint C. Muhlfeld, James J. Elser, Samuel L. Bourret, et Shawn P. Devlin. 2021. « Species invasion progressively disrupts the trophic structure of native food webs ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (45). Proceedings of the National Academy of Sciences: e2102179118. doi:10.1073/pnas.2102179118.
- Wetterich, S., H. Meyer, M. Fritz, G. Mollenhauer, J. Rethemeyer, A. Kizyakov, L. Schirrmeister, et T. Opel. 2021. « Northeast Siberian Permafrost Ice-Wedge Stable Isotopes Depict Pronounced Last Glacial Maximum Winter Cooling ». *Geophysical Research Letters* 48 (7). doi:10.1029/2020GL092087.
- Wikenros, Camilla, Malin Aronsson, Olof Liberg, Anders Jarnemo, Jessica Hansson, Märtha Wallgren, Håkan Sand, et Roger Bergström. 2017. « Fear or Food – Abundance of Red Fox in Relation to Occurrence of Lynx and Wolf ». *Scientific Reports* 7 (1). Nature Publishing Group: 9059. doi:10.1038/s41598-017-08927-6.

- Willerslev, Eske, John Davison, Mari Moora, Martin Zobel, Eric Coissac, Mary E. Edwards, Eline D. Lorenzen, et al. 2014. « Fifty Thousand Years of Arctic Vegetation and Megafaunal Diet ». *Nature* 506 (7486). Nature Publishing Group: 47-51. doi:10.1038/nature12921.
- Wilson, Erin E., et Elizabeth M. Wolkovich. 2011. « Scavenging: How Carnivores and Carrion Structure Communities ». *Trends in Ecology & Evolution* 26 (3): 129-35. doi:10.1016/j.tree.2010.12.011.
- Wißing, Christoph, H  l  ne Rougier, Chris Baumann, Alexander Comeyne, Isabelle Crevecoeur, Doroth  e G. Drucker, Sabine Gaudzinski-Windheuser, et al. 2019. « Stable Isotopes Reveal Patterns of Diet and Mobility in the Last Neandertals and First Modern Humans in Europe ». *Scientific Reports* 9 (1): 4433. doi:10.1038/s41598-019-41033-3.
- Wißing, Christoph, H  l  ne Rougier, Isabelle Crevecoeur, Mietje Germonpr  , Yuichi I. Naito, Patrick Semal, et Herv   Bocherens. 2016. « Isotopic Evidence for Dietary Ecology of Late Neandertals in North-Western Europe ». *Quaternary International*, Middle Palaeolithic in North-West Europe: Multidisciplinary Approaches, 411 (ao  t): 327-45. doi:10.1016/j.quaint.2015.09.091.
- Wojtal, Piotr, Jiří Svoboda, Martina Robl  ckov  , et Jaros  law Wilczyński. 2020. « Carnivores in the Everyday Life of Gravettian Hunters-Gatherers in Central Europe ». *Journal of Anthropological Archaeology* 59 (septembre): 101171. doi:10.1016/j.jaa.2020.101171.
- Wong, Gillian L., Britt M. Starkovich, Doroth  e G. Drucker, et Nicholas J. Conard. 2020. « New Perspectives on Human Subsistence during the Magdalenian in the Swabian Jura, Germany ». *Archaeological and Anthropological Sciences* 12 (9): 217. doi:10.1007/s12520-020-01119-w.
- Yeakel, Justin D., Paulo R. Guimar  es, Herv   Bocherens, et Paul L. Koch. 2013. « The impact of climate change on the structure of Pleistocene food webs across the mammoth steppe ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280 (1762). Royal Society: 20130239. doi:10.1098/rspb.2013.0239.
- Yodzis, Peter. 2001. « Trophic Levels ». Dans *Encyclopedia of Biodiversity*,   dit   par Simon Asher Levin, 695-700. New York: Elsevier. doi:10.1016/B0-12-226865-2/00274-1.
- Zeder, Melinda A. 2012. « Pathways to Animal Domestication ». Dans *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*,   dit   par Ardeshir B. Damania, Calvin O. Qualset, Patrick E. McGuire, Paul Gepts, Robert L. Bettinger, Stephen B. Brush, et Thomas R. Famula, 227-59. Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9781139019514.013.

Références de la base de données

- Ambrose, Stanley H. 2002. « Prospects for Stable Isotopic Analysis of Later Pleistocene Hominid Diets in West Asia and Europe ». Dans *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*, édité par Takeru Akazawa, Kenichi Aoki, et Ofer Bar-Yosef, 277-94. Boston: Kluwer Academic Publishers. doi:[10.1007/0-306-47153-1_17](https://doi.org/10.1007/0-306-47153-1_17).
- Barnett, Ross, Beth Shapiro, Ian Barnes, Simon Y. W. Ho, Joachim Burger, Nobuyuki Yamaguchi, Thomas F. G. Higham, et al. 2009. « Phylogeography of Lions (*Panthera Leo Ssp.*) Reveals Three Distinct Taxa and a Late Pleistocene Reduction in Genetic Diversity ». *Molecular Ecology* 18 (8): 1668-77. doi:[10.1111/j.1365-294X.2009.04134.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04134.x).
- Baumann, Chris, Hervé Bocherens, Dorothée G. Drucker, et Nicholas J. Conard. 2020. « Fox Dietary Ecology as a Tracer of Human Impact on Pleistocene Ecosystems ». *PLOS ONE* 15 (7). Public Library of Science: e0235692. doi:[10.1371/journal.pone.0235692](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235692).
- Baumann, Chris, Saskia Pfrengle, Susanne Münzel, Martyna Molak, Tatiana Feuerborn, Abigail Breidenstein, Ella Reiter, et al. 2021. « A refined proposal for the origin of dogs: the case study of Gnrshöhle, a Magdalenian cave site ». *Scientific Reports* 11 (mars). doi:[10.1038/s41598-021-83719-7](https://doi.org/10.1038/s41598-021-83719-7).
- Baumann, Chris, Britt M. Starkovich, Dorothée G. Drucker, Susanne C. Münzel, Nicholas J. Conard, et Hervé Bocherens. 2020. « Dietary Niche Partitioning among Magdalenian Canids in Southwestern Germany and Switzerland ». *Quaternary Science Reviews* 227 (janvier): 106032. doi:[10.1016/j.quascirev.2019.106032](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106032).
- Beauval, Cédric, François Lacrampe-Cuyaubère, Bruno Maureille, et Erik Trinkaus. 2006. « Direct radiocarbon dating and stable isotopes of the neandertal femur from Les Rochers-de-Villeneuve (Lussac-les-Châteaux, Vienne) ». *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris. BMSAP* 18 (1-2). Société d'anthropologie de Paris: 35-42. doi:[10.4000/bmsap.1292](https://doi.org/10.4000/bmsap.1292).
- Bocherens, Hervé. 2015. « Isotopic Tracking of Large Carnivore Palaeoecology in the Mammoth Steppe ». *Quaternary Science Reviews* 117 (juin): 42-71. doi:[10.1016/j.quascirev.2015.03.018](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.03.018).
- Bocherens, Hervé, Alain Argant, Jacqueline Argant, Daniel Billiou, Evelyne Crégut-Bonnoure, Bernadette Donat-Ayache, Michel Philippe, et Michel Thinon. 2004. « Diet Reconstruction of Ancient Brown Bears (*Ursus Arctos*) from Mont Ventoux (France) Using Bone Collagen Stable Isotope Biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) » 82: 11.
- Bocherens, Hervé, Gennady Baryshnikov, et Wim Van Neer. 2014. « Were Bears or Lions Involved in Salmon Accumulation in the Middle Palaeolithic of the Caucasus? An Isotopic Investigation

- in Kudaro 3 Cave ». *Quaternary International*, Fossil remains in karst and their role in reconstructing Quaternary paleoclimate and paleoenvironments, 339-340 (août): 112-18. doi:[10.1016/j.quaint.2013.06.026](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.06.026).
- Bocherens, Hervé, Daniel Billiou, André Mariotti, Marylène Patou-Mathis, Marcel Otte, Dominique Bonjean, et Michel Toussaint. 1999. « Palaeoenvironmental and Palaeodietary Implications of Isotopic Biogeochemistry of Last Interglacial Neanderthal and Mammal Bones in Scladina Cave (Belgium) ». *Journal of Archaeological Science* 26 (6): 599-607. doi:[10.1006/jasc.1998.0377](https://doi.org/10.1006/jasc.1998.0377).
- Bocherens, Hervé, Daniel Billiou, Marylène Patou-Mathis, Dominique Bonjean, Marcel Otte, et André Mariotti. 1997. « Paleobiological Implications of the Isotopic Signatures (^{13}C , ^{15}N) of Fossil Mammal Collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium) ». *Quaternary Research* 48 (3): 370-80. doi:[10.1006/qres.1997.1927](https://doi.org/10.1006/qres.1997.1927).
- Bocherens, Hervé, et D. Drucker. 2003. « Reconstructing Neandertal diet from 120,000 to 30,000 BP using carbon and nitrogen isotopic abundances ». Dans *BAR International Series*, 1105:1-8. TEMPUS REPARATSM.
- Bocherens, Hervé, Dorothée Drucker, Daniel Billiou, Philippe Fosse, Bernard Gély, Jean-Michel Geneste, Bertrand Kervazo, et Michel Philippe. 2005. « État de conservation des ossements dans la grotte Chauvet (Vallon-Pont-d'Arc, Ardèche, France): implications pour la biogéochimie isotopique (paléodiètes, paléoenvironnements, datations au radiocarbone) ». *Bulletin de la Société préhistorique française* 102 (1). Persée - Portail des revues scientifiques en SHS: 77-87. doi:[10.3406/bspf.2005.13339](https://doi.org/10.3406/bspf.2005.13339).
- Bocherens, Hervé, Dorothée G. Drucker, Daniel Billiou, Marylène Patou-Mathis, et Bernard Vandermeersch. 2005. « Isotopic Evidence for Diet and Subsistence Pattern of the Saint-Césaire I Neanderthal: Review and Use of a Multi-Source Mixing Model ». *Journal of Human Evolution* 49 (1): 71-87. doi:[10.1016/j.jhevol.2005.03.003](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.03.003).
- Bocherens, Hervé, Dorothée G. Drucker, Dominique Bonjean, Anne Bridault, Nicholas J. Conard, Christophe Cupillard, Mietje Germonpré, et al. 2011. « Isotopic Evidence for Dietary Ecology of Cave Lion (*Panthera Spelaea*) in North-Western Europe: Prey Choice, Competition and Implications for Extinction ». *Quaternary International*, Late Quaternary mammal ecology: insight from new approaches, 245 (2): 249-61. doi:[10.1016/j.quaint.2011.02.023](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.02.023).
- Bocherens, Hervé, Dorothée G. Drucker, Mietje Germonpré, Martina Lázničková-Galetová, Yuichi I. Naito, Christoph Wissing, Jaroslav Brůžek, et Martin Oliva. 2015. « Reconstruction of the Gravettian Food-Web at Předmostí I Using Multi-Isotopic Tracking (^{13}C , ^{15}N , ^{34}S) of Bone Collagen ». *Quaternary International*, World of Gravettian Hunters, 359-360 (mars): 211-28. doi:[10.1016/j.quaint.2014.09.044](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.09.044).
- Bocherens, Hervé, Dorothée G. Drucker, et Stéphane Madelaine. 2014. « Evidence for a ^{15}N Positive Excursion in Terrestrial Foodwebs at the Middle to Upper Palaeolithic Transition in

- South-Western France: Implications for Early Modern Human Palaeodiet and Palaeoenvironment ». *Journal of Human Evolution* 69 (avril): 31-43. doi:[10.1016/j.jhevol.2013.12.015](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.12.015).
- Bocherens, Hervé, Marc Fizet, et André Mariotti. 1994. « Diet, Physiology and Ecology of Fossil Mammals as Inferred from Stable Carbon and Nitrogen Isotope Biogeochemistry: Implications for Pleistocene Bears ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Stable Isotope and Trace-Element Geochemistry of Vertebrate Fossils: Interpreting Ancient Diets and Climates*, 107 (3): 213-25. doi:[10.1016/0031-0182\(94\)90095-7](https://doi.org/10.1016/0031-0182(94)90095-7).
- Bocherens, Hervé, Marc Fizet, André Mariotti, Brigitte Lange-Badre, Bernard Vandermeersch, Jacques Paul Borel, et Georges Bellon. 1991. « Isotopic Biogeochemistry (13C,15N) of Fossil Vertebrate Collagen: Application to the Study of a Past Food Web Including Neandertal Man ». *Journal of Human Evolution* 20 (6): 481-92. doi:[10.1016/0047-2484\(91\)90021-M](https://doi.org/10.1016/0047-2484(91)90021-M).
- Bocherens, Hervé, Marilyn L. Fogel, Noreen Tuross, et Melinda Zeder. 1995. « Trophic Structure and Climatic Information From Isotopic Signatures in Pleistocene Cave Fauna of Southern England ». *Journal of Archaeological Science* 22 (2): 327-40.
- Bocherens, Hervé, Mietje Germonpré, Michel Toussaint, et Patrick Semal. 2013. « Stable Isotopes ». Dans *Spy Cave. 125 Years of Multidisciplinary Research at the Betche Aux Rotches (Jemeppe-Sur-Sambre, Province of Namur, Belgium), Volume 1*, édité par Hélène Rougier et Patrick Semal, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, 123:357-70. *Anthropologica et Præhistorica*. Brussels: Royal Belgian Society of Anthropology and Praehistory & NESPOS Society.
https://www.academia.edu/15662413/Spy_cave_125_years_of_multidisciplinary_research_at_the_Betche_aux_Rotches_Jemeppe_sur_Sambre_Province_of_Namur_Belgium_Volume_1.
- Bocherens, Hervé, Mathias Stiller, Keith A. Hobson, Martina Pacher, Gernot Rabeder, James A. Burns, Thomas Tütken, et Michael Hofreiter. 2011. « Niche Partitioning between Two Sympatric Genetically Distinct Cave Bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and Brown Bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic Evidence from Fossil Bones ». *Quaternary International, Late Quaternary mammal ecology: insight from new approaches*, 245 (2): 238-48. doi:[10.1016/j.quaint.2010.12.020](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.12.020).
- Bon, Céline, Véronique Berthonaud, Philippe Fosse, Bernard Gély, Frédéric Maksud, Renaud Vitalis, Michel Philippe, Johannes van der Plicht, et Jean-Marc Elalouf. 2011. « Low Regional Diversity of Late Cave Bears Mitochondrial DNA at the Time of Chauvet Aurignacian Paintings ». *Journal of Archaeological Science* 38 (8). Academic Press: 1886-95. doi:[10.1016/j.jas.2011.03.033](https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.03.033).
- Douka, Katerina, Laurent Chiotti, Roland Nespoulet, et Thomas Higham. 2020. « A Refined Chronology for the Gravettian Sequence of Abri Pataud ». *Journal of Human Evolution* 141 (avril): 102730. doi:[10.1016/j.jhevol.2019.102730](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102730).

- Drucker, D. G., H. Bocherens, et D. Billiou. 2009. « Quelle valence écologique pour les rennes et autres cervidés dans les Alpes du Nord et le Jura? Résultats de l'analyse des isotopes stables (^{13}C , ^{15}N) du collagène ». *La fin du Paléolithique supérieur dans le nord, l'est de la France et les régions limitrophes* 50. Mémoire de la Société préhistorique française: 73e86.
- Drucker, D. G., C. -J. Kind, et E. Stephan. 2011. « Chronological and Ecological Information on Late-Glacial and Early Holocene Reindeer from Northwest Europe Using Radiocarbon (^{14}C) and Stable Isotope (^{13}C , ^{15}N) Analysis of Bone Collagen: Case Study in Southwestern Germany ». *Quaternary International*, Late Quaternary mammal ecology: insight from new approaches, 245 (2): 218-24. doi:[10.1016/j.quaint.2011.05.007](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.05.007).
- Drucker, Dorothée, Hervé Bocherens, Anne Bridault, et Daniel Billiou. 2003. « Carbon and Nitrogen Isotopic Composition of Red Deer (*Cervus Elaphus*) Collagen as a Tool for Tracking Palaeoenvironmental Change during the Late-Glacial and Early Holocene in the Northern Jura (France) ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195 (3): 375-88. doi:[10.1016/S0031-0182\(03\)00366-3](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00366-3).
- Drucker, Dorothée, Hervé Bocherens, Jean-Jacques Cleyet-Merle, Stéphane Madelaine, et André Mariotti. 2000. « Implications paléoenvironnementales de l'étude isotopique (^{13}C , ^{15}N) de la faune des grands mammifères des Jamblancs (Dordogne, France) / Isotopic study (^{13}C , ^{15}N) of large mammal fauna from Les Jamblancs (Dordogne, France) : paléoenvironnemental implications ». *Paléo* 12 (1): 127-40. doi:[10.3406/pal.2000.1599](https://doi.org/10.3406/pal.2000.1599).
- Drucker, Dorothée, Hervé Bocherens, et André Mariotti. 2000. « Contribution de la biogéochimie isotopique à l'étude de la paléobiologie des grands mammifères du Pléistocène supérieur: application aux rennes et aux chevaux magdaléniens et solutréens du Sud-Ouest de la France ». Dans *Mémoires de la Société préhistorique française*, 28:13-27. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=15702208>.
- Drucker, Dorothée, Anja Furtwängler, Verena Schünemann, Renata Huber, et Jochen Reinhard. s. d. « Durchleuchtet und analysiert ».
- Drucker, Dorothée G., Hervé Bocherens, et Daniel Billiou. 2003. « Evidence for Shifting Environmental Conditions in Southwestern France from 33 000 to 15 000 Years Ago Derived from Carbon-13 and Nitrogen-15 Natural Abundances in Collagen of Large Herbivores ». *Earth and Planetary Science Letters* 216 (1): 163-73. doi:[10.1016/S0012-821X\(03\)00514-4](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00514-4).
- Drucker, Dorothée G., A. Bridault, P. Iacumin, et H. Bocherens. 2009. « Bone Stable Isotopic Signatures (^{15}N , ^{18}O) as Tracers of Temperature Variation during the Late-Glacial and Early Holocene: Case Study on Red Deer *Cervus Elaphus* from Rochedane (Jura, France) ». *Geological Journal* 44 (5): 593-604. doi:[10.1002/gj.1170](https://doi.org/10.1002/gj.1170).
- Drucker, Dorothée G., Anne Bridault, Christophe Cupillard, A. Hujic, et Hervé Bocherens. 2011. « Evolution of Habitat and Environment of Red Deer (*Cervus Elaphus*) during the Late-Glacial and Early Holocene in Eastern France (French Jura and the Western Alps) Using Multi-Isotope

- Analysis ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$, $\Delta^{18}\text{O}$, $\Delta^{34}\text{S}$) of Archaeological Remains ». *Quaternary International* 245 (2). Pergamon: 268-78. doi:[10.1016/j.quaint.2011.07.019](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.07.019).
- Drucker, Dorothée G., et Dominique Henry-Gambier. 2005. « Determination of the Dietary Habits of a Magdalenian Woman from Saint-Germain-La-Rivière in Southwestern France Using Stable Isotopes ». *Journal of Human Evolution* 49 (1): 19-35. doi:[10.1016/j.jhevol.2005.02.007](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.02.007).
- Drucker, Dorothée G., Dominique Henry-Gambier, et Michel Lenoir. 2005. « Alimentation humaine au cours du Magdalénien en Gironde d'après les teneurs en isotopes stables (^{13}C , ^{15}N) du collagène ». *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique*, n° 17 (décembre). Société des amis du Musée national de préhistoire et de la recherche archéologique (SAMRA): 57-72. doi:[10.4000/paleo.841](https://doi.org/10.4000/paleo.841).
- Drucker, Dorothée G., Stéphane Madelaine, et André Morala. 2011. « Les derniers rennes de Dordogne ». *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique*, n° 22 (décembre). Société des amis du Musée national de préhistoire et de la recherche archéologique (SAMRA): 85-100. doi:[10.4000/paleo.2087](https://doi.org/10.4000/paleo.2087).
- Drucker, Dorothée G., Yuichi I. Naito, Neus Coromina, Isaac Rufí, Narcís Soler, et Joaquim Soler. 2021. « Stable Isotope Evidence of Human Diet in Mediterranean Context during the Last Glacial Maximum ». *Journal of Human Evolution* 154 (mai): 102967. doi:[10.1016/j.jhevol.2021.102967](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.102967).
- Drucker, Dorothée G., Carole Vercoutère, Laurent Chiotti, Roland Nespoulet, Laurent Crépin, Nicholas J. Conard, Susanne C. Münzel, et al. 2015. « Tracking Possible Decline of Woolly Mammoth during the Gravettian in Dordogne (France) and the Ach Valley (Germany) Using Multi-Isotope Tracking (^{13}C , ^{14}C , ^{15}N , ^{34}S , ^{18}O) ». *Quaternary International, World of Gravettian Hunters*, 359-360 (mars): 304-17. doi:[10.1016/j.quaint.2014.11.028](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.11.028).
- Fellows Yates, James A., Dorothée G. Drucker, Ella Reiter, Simon Heumos, Frido Welker, Susanne C. Münzel, Piotr Wojtal, et al. 2017. « Central European Woolly Mammoth Population Dynamics: Insights from Late Pleistocene Mitochondrial Genomes ». *Scientific Reports* 7 (1): 17714. doi:[10.1038/s41598-017-17723-1](https://doi.org/10.1038/s41598-017-17723-1).
- Fewlass, Helen, Sahra Talamo, Bernd Kromer, Edouard Bard, Thibaut Tuna, Yoann Fagault, Matt Sponheimer, et al. 2019. « Direct Radiocarbon Dates of Mid Upper Palaeolithic Human Remains from Dolní Věstonice II and Pavlov I, Czech Republic ». *Journal of Archaeological Science: Reports* 27 (octobre): 102000. doi:[10.1016/j.jasrep.2019.102000](https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102000).
- Fizet, Marc, André Mariotti, Hervé Bocherens, Brigitte Lange-Badré, Bernard Vandermeersch, Jacques Paul Borel, et Georges Bellon. 1995. « Effect of Diet, Physiology and Climate on Carbon and Nitrogen Stable Isotopes of Collagen in a Late Pleistocene Anthropogenic Palaeoecosystem: Marillac, Charente, France ». *Journal of Archaeological Science* 22 (1): 67-79. doi:[10.1016/S0305-4403\(95\)80163-4](https://doi.org/10.1016/S0305-4403(95)80163-4).

- Germonpré, Mietje, Mikhail V. Sablin, Rhiannon E. Stevens, Robert E. M. Hedges, Michael Hofreiter, Mathias Stiller, et Viviane R. Després. 2009. « Fossil Dogs and Wolves from Palaeolithic Sites in Belgium, the Ukraine and Russia: Osteometry, Ancient DNA and Stable Isotopes ». *Journal of Archaeological Science* 36 (2): 473-90. doi:[10.1016/j.jas.2008.09.033](https://doi.org/10.1016/j.jas.2008.09.033).
- Higham, Thomas, Roger Jacobi, Laura Basell, Christopher Bronk Ramsey, Laurent Chiotti, et Roland Nespoulet. 2011. « Precision Dating of the Palaeolithic: A New Radiocarbon Chronology for the Abri Pataud (France), a Key Aurignacian Sequence ». *Journal of Human Evolution* 61 (5): 549-63. doi:[10.1016/j.jhevol.2011.06.005](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.06.005).
- Hublin, Jean-Jacques, Sahra Talamo, Michèle Julien, Francine David, Nelly Connet, Pierre Bodu, Bernard Vandermeersch, et Michael P. Richards. 2012. « Radiocarbon Dates from the Grotte Du Renne and Saint-Césaire Support a Neandertal Origin for the Châtelperronian ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (46). National Academy of Sciences: 18743-48. doi:[10.1073/pnas.1212924109](https://doi.org/10.1073/pnas.1212924109).
- Immel, Alexander, Dorothee G. Drucker, Marion Bonazzi, Tina K. Jahnke, Susanne C. Münzel, Verena J. Schuenemann, Alexander Herbig, Claus-Joachim Kind, et Johannes Krause. 2015. « Mitochondrial Genomes of Giant Deers Suggest Their Late Survival in Central Europe ». *Scientific Reports* 5 (1). Nature Publishing Group: 10853. doi:[10.1038/srep10853](https://doi.org/10.1038/srep10853).
- Jacobi, R. M., et T. F. G. Higham. 2008. « The “Red Lady” Ages Gracefully: New Ultrafiltration AMS Determinations from Paviland ». *Journal of Human Evolution, Chronology of the Middle-Upper Paleolithic Transition in Eurasia*, 55 (5): 898-907. doi:[10.1016/j.jhevol.2008.08.007](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.08.007).
- . 2009. « The Early Lateglacial Re-Colonization of Britain: New Radiocarbon Evidence from Gough’s Cave, Southwest England ». *Quaternary Science Reviews* 28 (19): 1895-1913. doi:[10.1016/j.quascirev.2009.03.006](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.03.006).
- Jacobi, R. M., T. F. G. Higham, P. Haesaerts, I. Jadin, et L. S. Basell. 2010. « Radiocarbon Chronology for the Early Gravettian of Northern Europe: New AMS Determinations for Maisières-Canal, Belgium ». *Antiquity* 84 (323). Cambridge University Press: 26-40. doi:[10.1017/S0003598X00099749](https://doi.org/10.1017/S0003598X00099749).
- Jacobi, R. M., T. F. G. Higham, et C. Bronk Ramsey. 2006. « AMS Radiocarbon Dating of Middle and Upper Palaeolithic Bone in the British Isles: Improved Reliability Using Ultrafiltration ». *Journal of Quaternary Science* 21 (5): 557-73. doi:[10.1002/jqs.1037](https://doi.org/10.1002/jqs.1037).
- Jaouen, Klervia, Michael P. Richards, Adeline Le Cabec, Frido Welker, William Rendu, Jean-Jacques Hublin, Marie Soressi, et Sahra Talamo. 2019. « Exceptionally High $\Delta^{15}\text{N}$ Values in Collagen Single Amino Acids Confirm Neandertals as High-Trophic Level Carnivores ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (11). National Academy of Sciences: 4928-33. doi:[10.1073/pnas.1814087116](https://doi.org/10.1073/pnas.1814087116).

- Kuitemans, M. 2007. « De stabiele isotopen 14C en 15N in gedateerd botmateriaal ». *Inventarisatie en analyse van de stabiele isotopen uit de database van het CIO te Groningen*. University of Leiden.
- Kuitemans, Margot. 2020. « Analysis of 13C and 15N Isotopes from Eurasian Quaternary Fossils: Insights in Diet, Climate and Ecology », 174.
- Kuitemans, Margot, Johannes van der Plicht, Dorothée G. Drucker, Thijs Van Kolfschoten, Sanne W. L. Palstra, et Hervé Bocherens. 2015. « Carbon and Nitrogen Stable Isotopes of Well-Preserved Middle Pleistocene Bone Collagen from Schöningen (Germany) and Their Paleoeological Implications ». *Journal of Human Evolution*, Special Issue: Excavations at Schöningen: New Insights into Middle Pleistocene Lifeways in Northern Europe, 89 (décembre): 105-13. doi:[10.1016/j.jhevol.2015.01.008](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.01.008).
- Münzel, Susanne C., Florent Rivals, Martina Pacher, Doris Döppes, Gernot Rabeder, Nicholas J. Conard, et Hervé Bocherens. 2014. « Behavioural Ecology of Late Pleistocene Bears (*Ursus spelaeus*, *Ursus ingressus*): Insight from Stable Isotopes (C, N, O) and Tooth Microwear ». *Quaternary International*, Fossil remains in karst and their role in reconstructing Quaternary paleoclimate and paleoenvironments, 339-340 (août): 148-63. doi:[10.1016/j.quaint.2013.10.020](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.10.020).
- Münzel, Susanne C., Mathias Stiller, Michael Hofreiter, Alissa Mittnik, Nicholas J. Conard, et Hervé Bocherens. 2011. « Pleistocene Bears in the Swabian Jura (Germany): Genetic Replacement, Ecological Displacement, Extinctions and Survival ». *Quaternary International*, Late Quaternary mammal ecology: insight from new approaches, 245 (2): 225-37. doi:[10.1016/j.quaint.2011.03.060](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.03.060).
- Münzel, Susanne C., Sibylle Wolf, Dorothée G. Drucker, et Nicholas J. Conard. 2017. « The Exploitation of Mammoth in the Swabian Jura (SW-Germany) during the Aurignacian and Gravettian Period ». *Quaternary International*, VIth International Conference on Mammoths and their Relatives, Part 3, 445 (juillet): 184-99. doi:[10.1016/j.quaint.2016.08.013](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.08.013).
- Nerudová, Zdeňka, et Petr Neruda. 2014. « Chronology of the Upper Palaeolithic Sequence in the Kůlna Cave (Okr. Blansko / CZ) ». *Archäologisches Korrespondenzblatt* 44 (3): 307-24. doi:[10.11588/ak.2014.3.51813](https://doi.org/10.11588/ak.2014.3.51813).
- Péan, Stéphane. 2001. « Comportements de subsistance au Gravettien en Europe centrale : (Autriche, République tchèque, Pologne, Hongrie) ». Thèse de doctorat, Paris, Muséum national d'histoire naturelle. <https://www.theses.fr/2001MNH0008>.
- Reade, Hazel, Sonja B. Grimm, Jennifer A. Tripp, Petr Neruda, Zdeňka Nerudová, Martina Roblíčková, Kerry L. Sayle, et al. 2020. « Magdalenian and Epimagdalenian Chronology and Palaeoenvironments at Kůlna Cave, Moravia, Czech Republic ». *Archaeological and Anthropological Sciences* 13 (1): 4. doi:[10.1007/s12520-020-01254-4](https://doi.org/10.1007/s12520-020-01254-4).

- Reade, Hazel, Jennifer A. Tripp, Sophy Charlton, Sonja B. Grimm, Denise Leesch, Werner Müller, Kerry L. Sayle, et al. 2020. « Deglacial Landscapes and the Late Upper Palaeolithic of Switzerland ». *Quaternary Science Reviews* 239 (juillet): 106372. doi:[10.1016/j.quascirev.2020.106372](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106372).
- Reade, Hazel, Jennifer A. Tripp, Sophy Charlton, Sonja Grimm, Kerry L. Sayle, Alex Fensome, Thomas F. G. Higham, Ian Barnes, et Rhiannon E. Stevens. 2020. « Radiocarbon Chronology and Environmental Context of Last Glacial Maximum Human Occupation in Switzerland ». *Scientific Reports* 10 (1): 4694. doi:[10.1038/s41598-020-61448-7](https://doi.org/10.1038/s41598-020-61448-7).
- Richards, M. P., G. Taylor, T. Steele, S. P. McPherron, M. Soressi, J. Jaubert, J. Orschiedt, J. B. Mallye, W. Rendu, et J. J. Hublin. 2008. « Isotopic Dietary Analysis of a Neanderthal and Associated Fauna from the Site of Jonzac (Charente-Maritime), France ». *Journal of Human Evolution* 55 (1): 179-85. doi:[10.1016/j.jhevol.2008.02.007](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.02.007).
- Richards, Michael P. 2009. « Stable Isotope Evidence for European Upper Paleolithic Human Diets ». Dans *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*, édité par Jean-Jacques Hublin et Michael P. Richards, 251-57. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Dordrecht: Springer Netherlands. doi:[10.1007/978-1-4020-9699-0_20](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9699-0_20).
- Richards, Michael P., R. E. M. Hedges, R. Jacobi, A. Current, et C. Stringer. 2000. « FOCUS: Gough's Cave and Sun Hole Cave Human Stable Isotope Values Indicate a High Animal Protein Diet in the British Upper Palaeolithic ». *Journal of Archaeological Science* 27 (1): 1-3. doi:[10.1006/jasc.1999.0520](https://doi.org/10.1006/jasc.1999.0520).
- Richards, Michael P., et Ralf W. Schmitz. 2008. « Isotope Evidence for the Diet of the Neanderthal Type Specimen ». *Antiquity* 82 (317). Cambridge University Press: 553-59. doi:[10.1017/S0003598X00097210](https://doi.org/10.1017/S0003598X00097210).
- Roblíčková, Martina, Zdeňka Nerudová, et Miriam Nývltová Fišáková. 2015. « Analýza zvířecích kostí z epigravettienské lokality Brno-Štýřice III, výzkumné sezóny 2012–2014 ». Dans *Archeologické rozhledy LXVII–2015*, 28.
- Schulting, Rick J, Erik Trinkaus, Tom Higham, Robert Hedges, Michael P. Richards, et Bernice Cardy. 2005. « A Mid-Upper Palaeolithic Human Humerus from Eel Point, South Wales, UK ». *Journal of Human Evolution* 48 (5): 493-505. doi:[10.1016/j.jhevol.2005.02.001](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.02.001).
- Stevens, Rhiannon E, et Robert E. M Hedges. 2004. « Carbon and Nitrogen Stable Isotope Analysis of Northwest European Horse Bone and Tooth Collagen, 40,000BP–Present: Palaeoclimatic Interpretations ». *Quaternary Science Reviews, Isotopes in Quaternary Paleoenvironmental reconstruction*, 23 (7): 977-91. doi:[10.1016/j.quascirev.2003.06.024](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.06.024).
- Stevens, Rhiannon E., Roger M. Jacobi, et Thomas F. G. Higham. 2010. « Reassessing the Diet of Upper Palaeolithic Humans from Gough's Cave and Sun Hole, Cheddar Gorge, Somerset, UK ». *Journal of Archaeological Science* 37 (1): 52-61. doi:[10.1016/j.jas.2009.08.019](https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.08.019).

- Stevens, Rhiannon E., Roger Jacobi, Martin Street, Mietje Germonpré, Nicholas J. Conard, Susanne C. Münzel, et Robert E. M. Hedges. 2008. « Nitrogen Isotope Analyses of Reindeer (*Rangifer Tarandus*), 45,000 BP to 9,000 BP: Palaeoenvironmental Reconstructions ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 262 (1): 32-45. doi:[10.1016/j.palaeo.2008.01.019](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.01.019).
- Szmidt, Carolyn C., Marie-Hélène Moncel, et Camille Daujeard. 2010. « New Data on the Late Mousterian in Mediterranean France: First Radiocarbon (AMS) Dates at Saint-Marcel Cave (Ardèche) ». *Comptes Rendus Palevol* 9 (4): 185-99. doi:[10.1016/j.crpv.2010.05.002](https://doi.org/10.1016/j.crpv.2010.05.002).
- Talamo, Sahra, Marie Soressi, Morgan Roussel, Michael P. Richards, et Jean-Jacques Hublin. 2012. « A Radiocarbon Chronology for the Complete Middle to Upper Palaeolithic Transitional Sequence of Les Cottés (France) ». *Journal of Archaeological Science* 39 (1): 175-83. doi:[10.1016/j.jas.2011.09.019](https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.09.019).
- Trinkaus, Erik, Andrei Soficaru, Adrian Doboş, Silviu Constantin, João Zilhão, et Michael Richards. 2009. « Stable Isotope Evidence for Early Modern Human Diet in Southeastern Europe: Peştera Cu Oase, Peştera Muierii and Peştera Cioclovina Uscată ». *Materiale Şi Cercetări Arheologice (Serie Nouă)* 5 (1): 5-14. doi:[10.3406/mcarh.2009.1065](https://doi.org/10.3406/mcarh.2009.1065).
- Vercoutère, Carole, Laurent Crépin, Dorothée Drucker, Laurent Chiotti, Dominique Henry-Gambier, et Roland Nespoulet. 2014. « Deer (*Rangifer tarandus* and *Cervus elaphus*) Remains from the Final Gravettian of the Abri Pataud and their Importance to Humans ». Dans *Deer and People*, 145-58. doi:[10.2307/j.ctv13gvgms.16](https://doi.org/10.2307/j.ctv13gvgms.16).
- Welker, Frido, Mateja Hajdinjak, Sahra Talamo, Klervia Jaouen, Michael Dannemann, Francine David, Michèle Julien, et al. 2016. « Palaeoproteomic Evidence Identifies Archaic Hominins Associated with the Châtelperronian at the Grotte Du Renne ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (40). National Academy of Sciences: 11162-67. doi:[10.1073/pnas.1605834113](https://doi.org/10.1073/pnas.1605834113).
- Wild, Eva M., Maria Teschler-Nicola, Walter Kutschera, Peter Steier, Erik Trinkaus, et Wolfgang Wanek. 2005. « Direct Dating of Early Upper Palaeolithic Human Remains from Mladeč ». *Nature* 435 (7040): 332-35. doi:[10.1038/nature03585](https://doi.org/10.1038/nature03585).
- Wißing, Christoph, Simon Matzerath, Elaine Turner, et Hervé Bocherens. 2015. « Paleoecological and Climatic Implications of Stable Isotope Results from Late Pleistocene Bone Collagen, Ziegeleigrube Coenen, Germany ». *Quaternary Research* 84 (1): 96-105. doi:[10.1016/j.yqres.2015.05.005](https://doi.org/10.1016/j.yqres.2015.05.005).
- Wißing, Christoph, Hélène Rougier, Chris Baumann, Alexander Comey, Isabelle Crevecoeur, Dorothée G. Drucker, Sabine Gaudzinski-Windheuser, et al. 2019. « Stable Isotopes Reveal Patterns of Diet and Mobility in the Last Neandertals and First Modern Humans in Europe ». *Scientific Reports* 9 (1): 4433. doi:[10.1038/s41598-019-41033-3](https://doi.org/10.1038/s41598-019-41033-3).

- Wißing, Christoph, H  l  ne Rougier, Isabelle Crevecoeur, Mietje Germonpr  , Yuichi I. Naito, Patrick Semal, et Herv   Bocherens. 2016. « Isotopic Evidence for Dietary Ecology of Late Neandertals in North-Western Europe ». *Quaternary International*, Middle Palaeolithic in North-West Europe: Multidisciplinary Approaches, 411 (ao  t): 327-45. doi:[10.1016/j.quaint.2015.09.091](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.09.091).
- Wong, Gillian L., Doroth  e G. Drucker, Britt M. Starkovich, et Nicholas J. Conard. 2020. « Latest Pleistocene Paleoenvironmental Reconstructions from the Swabian Jura, Southwestern Germany: Evidence from Stable Isotope Analysis and Micromammal Remains ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 540 (f  vrier): 109527. doi:[10.1016/j.palaeo.2019.109527](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109527).
- Wong, Gillian L., Britt M. Starkovich, Doroth  e G. Drucker, et Nicholas J. Conard. 2020. « New Perspectives on Human Subsistence during the Magdalenian in the Swabian Jura, Germany ». *Archaeological and Anthropological Sciences* 12 (9): 217. doi:[10.1007/s12520-020-01119-w](https://doi.org/10.1007/s12520-020-01119-w).

Annexes

Groupes de la recherche (n)	Niveau taxonomique	Espèces (n)	Période 0 (n)	Période 1 (n)	Période 2 (n)	Période 3 (n)
Canis (93)	Genre	<i>Canis lupus</i> (74)	22	28	11	13
		<i>Canis lupus familiaris</i> (4)	0	0	3	1
		<i>Canis sp.</i> (15)	0	0	1	14
Vulpes (59)	Genre	<i>Vulpes lagopus</i> (20)	2	8	8	2
		<i>Vulpes vulpes</i> (38)	13	13	7	5
		<i>Vulpes sp.</i> (1)	0	1	0	0
<i>Ursus arctos</i> (24)	Espèce	<i>Ursus arctos</i> (24)	6	10	5	3
<i>Panthera spelaea</i> (32)	Espèce	<i>Panthera spelaea</i> (32)	10	8	9	5
<i>Crocota crocuta spelaea</i> (61)	Espèce	<i>Crocota crocuta spelaea</i> (61)	27	34	0	0
<i>Homo neanderthalensis</i> (23)	Espèce	<i>Homo neanderthalensis</i> (23)	15	8	0	0
<i>Homo sapiens</i> (30)	Espèce	<i>Homo sapiens</i> (30)	0	5	17	8

Tableau 31. – Ensemble des groupes de la recherche selon le niveau taxonomique et la période culturelle.

Le groupe *Canis*

Le groupe *Canis* comprend les taxons *Canis lupus* et *Canis lupus familiaris*. Ces deux taxons ont été réunis dans le même groupe, car bon nombre de spécimens avaient été identifiés au genre *Canis* (*Canis* sp.). Afin d'inclure ces spécimens et ainsi augmenter la précision statistique des méthodes d'analyses isotopiques (Stock et Semmens 2016; Jackson et Parnell 2021), des tests de PERMANOVA ont été exécutés à l'aide du programme PAST, version 4.07b (Hammer, Harper, et Ryan 2001) dans le but de confirmer que les groupes étaient statistiquement identiques et qu'il était donc possible de les analyser ensemble.

PERMANOVA			
Permutation N:	9999		
Total sum of squares:	24.94		
Within-group sum of squares:	22.09		
F:	0.7746		
p (same):	0.471		
	<i>Canis</i> sp.	<i>Canis lupus</i>	<i>Canis lupus familiaris</i>
<i>Canis</i> sp.		0.4083	1
<i>Canis lupus</i>	0.4083		0.304
<i>Canis lupus familiaris</i>	1	0.304	

Tableau 32. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes *Canis* sp., *Canis lupus* et *Canis lupus familiaris* pour la période culturelle 2.

PERMANOVA			
Permutation N:	9999		
Total sum of squares:	79.42		
Within-group sum of squares:	68.34		
F:	2.027		
p (same):	0.1182		
	<i>Canis</i> sp.	<i>Canis lupus</i>	<i>Canis lupus familiaris</i>
<i>Canis</i> sp.		0.0655	0.665
<i>Canis lupus</i>	0.0655		0.2891
<i>Canis lupus familiaris</i>	0.665	0.2891	

Tableau 33. – Résultats du test PERMANOVA pour les groupes *Canis* sp., *Canis lupus* et *Canis lupus familiaris* pour la période culturelle 3.

Le groupe *Vulpes*

En ce qui concerne le groupe des *Vulpes*, on observe une situation semblable, où le but est de former un seul et unique groupe. Comme pour le groupe *Canis*, on constate un spécimen identifié au genre (*Vulpes* sp.), mais aussi qu'il est composé de deux espèces distinctes : le renard roux (*Vulpes vulpes*) et le renard polaire (*Vulpes lagopus*). Afin d'intégrer tous ces spécimens aux méthodes d'analyses statistiques isotopiques, des tests de PERMANOVA ont été exécutés à l'aide du programme PAST version 4.07b (Hammer, Harper, et Ryan 2001). Ces derniers ont confirmé qu'il n'existait pas de différence significative entre les différentes espèces, et qu'il était donc possible de les incorporer au même groupe d'analyse. Ce rassemblement a été exécuté dans le but d'obtenir un groupe avec un échantillon plus grand et ainsi remplir les critères d'applications des analyses SIBER et MixSIAR (Inger, Jackson, et al. 2010; Stock et Semmens 2016)

PERMANOVA		
Permutation N:	9999	
Total sum of squares:	27.42	
Within-group sum of squares:	22.34	
F:	2.958	
p (same):	0.0853	
	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes lagopus</i>
<i>Vulpes vulpes</i>		0.0812
<i>Vulpes lagopus</i>	0.0812	

Tableau 34. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes *Vulpes vulpes* et *Vulpes lagopus* pour la période culturelle 0.

PERMANOVA			
Permutation N:	9999		
Total sum of squares:	55.71		
Within-group sum of squares:	46.3		
F:	1.93		
p (same):	0.1509		
	<i>Vulpes lagopus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes</i> sp.
<i>Vulpes lagopus</i>		0.0797	0.6747
<i>Vulpes vulpes</i>	0.0797		0.436
<i>Vulpes</i> sp.	0.6747	0.436	

Tableau 35. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes *Vulpes* sp., *Vulpes vulpes* et *Vulpes lagopus* pour la période culturelle 1.

PERMANOVA		
Permutation N:	9999	
Total sum of squares:	47.35	
Within-group sum of squares:	43.12	
F:	1.278	
p (same):	0.2775	
	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes lagopus</i>
<i>Vulpes vulpes</i>		0.2772
<i>Vulpes lagopus</i>	0.2772	

Tableau 36. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes *Vulpes vulpes* et *Vulpes lagopus* pour la période culturelle 2.

PERMANOVA		
Permutation N:	9999	
Total sum of squares:	10.75	
Within-group sum of squares:	10.36	
F:	0.1875	
p (same):	0.8572	
	<i>Vulpes lagopus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>Vulpes lagopus</i>		0.86
<i>Vulpes vulpes</i>	0.86	

Tableau 37. – Résultats du test de PERMANOVA pour les groupes *Vulpes vulpes* et *Vulpes lagopus* pour la période culturelle 3.

Mardia tests				
Parameter	Value	Statistic	df	p (normal)
Skewness:	0.04591	2.464	4	0.6512
Skewness, small sample corrected:		2.502	4	0.6443
Kurtosis:	8.233	0.5232		0.6008
Doornik and Hansen omnibus				
F_p :	11.98			
p (normal):	0.01753			

Figure 70. – Test de normalité pour variables bivariées Mardia prérequis pour l’analyse SIBER.

PERMANOVA						
Permutation N:	9999					
Total sum of squares:	2881					
Within-group sum of squares:	2089					
F:	42.97					
p (same):	0.0001					
	Bovina	Cervidae	Elephantini	Equus sp.	Glires	Rangifer
Bovina		0.0043	0.0001	0.0263	0.0001	0.0001
Cervidae	0.0043		0.0001	0.0008	0.0001	0.0015
Elephantini	0.0001	0.0001		0.0001	0.0001	0.0001
Equus sp.	0.0263	0.0008	0.0001		0.0001	0.0001
Glires	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001		0.0001
Rangifer	0.0001	0.0015	0.0001	0.0001	0.0001	

Tableau 38. – Résultats du test de PERMANOVA pour les clades-sources du stade isotopique de l’oxygène 3 (OIS3) pour l’analyse MixSIAR.

PERMANOVA						
Permutation N:	9999					
Total sum of squares:	3342					
Within-group sum of squares:	1554					
F:	181.8					
p (same):	0.0001					
	Bovina	Cervidae	Elephantini	Equus sp.	Glires	Rangifer
Bovina		0.0002	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
Cervidae	0.0002		0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
Elephantini	0.0001	0.0001		0.0001	0.0001	0.0001
Equus sp.	0.0001	0.0001	0.0001		0.0005	0.0001
Glires	0.0001	0.0001	0.0001	0.0005		0.0001
Rangifer	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	

Tableau 39. – Résultats du test de PERMANOVA pour les clades-sources du stade isotopique de l’oxygène 2 (OIS2) pour l’analyse MixSIAR.

	<i>Canis</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>Crocota c. spelaea</i>	<i>H. neanderthalensis</i>
<i>Canis</i>		0.37	1.57	2.44	1.48	0.00
<i>Vulpes</i>	0.37		1.32	0.14	0.01	0.00
<i>Ursus arctos</i>	1.57	1.32		2.10	0.70	0.00
<i>Panthera spelaea</i>	2.44	0.14	2.10		1.04	0.00
<i>Crocota c. spelaea</i>	1.48	0.01	0.70	1.04		0.00
<i>H. neanderthalensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	

Tableau 40. – Les valeurs absolues du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées des niches isotopiques de la période 0 en ‰².

	<i>Canis</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>Crocota c. spelaea</i>	<i>H. neanderthalensis</i>
→ <i>Canis</i>		11	48	75	45	0
<i>Vulpes</i>	28		100	10	1	0
<i>Ursus arctos</i>	15	12		20	7	0
<i>Panthera spelaea</i>	45	2	38		19	0
<i>Crocota c. spelaea</i>	83	1	39	58		0
<i>H. neanderthalensis</i>	0	0	0	0	0	

Tableau 41. – Proportions du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 0 en %.

	Élevé (100-60%)	Moyen (59-30%)	Faible (29-1%)	Neutre
<i>Canis</i>	<i>Panthera spelaea</i> (75)	<i>Ursus arctos</i> (48) <i>Crocota crocuta spelaea</i> (45)	<i>Vulpes</i> (11)	<i>Homo neanderthalensis</i>
<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i> (100)		<i>Canis</i> (28) <i>Panthera spelaea</i> (10) <i>Crocota crocuta spelaea</i> (1)	<i>Homo neanderthalensis</i>
<i>Ursus arctos</i>			<i>Panthera spelaea</i> (20) <i>Canis</i> (15) <i>Vulpes</i> (12) <i>Crocota crocuta spelaea</i> (7)	<i>Homo neanderthalensis</i>
<i>Panthera spelaea</i>		<i>Canis</i> (45) <i>Ursus arctos</i> (38)	<i>Crocota crocuta spelaea</i> (19) <i>Vulpes</i> (2)	<i>Homo neanderthalensis</i>
<i>Crocota crocuta spelaea</i>	<i>Canis</i> (83)	<i>Panthera spelaea</i> (58) <i>Ursus arctos</i> (39)	<i>Vulpes</i> (1)	<i>Homo neanderthalensis</i>
<i>Homo neanderthalensis</i>				<i>Canis</i> <i>Vulpes</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Panthera spelaea</i> <i>Crocota crocuta spelaea</i>

Tableau 42. – Niveau de chevauchement pour chaque membre de la guildes des carnivores à la période culturelle 0.

	<i>Canis</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>Crocuta c. spelaea</i>	<i>H. neanderthalensis</i>	<i>H. sapiens</i>
<i>Canis</i>		0.39	1.62	1.69	2.01	0.00	0.46
<i>Vulpes</i>	0.39		2.75	0.00	0.09	0.00	0.00
<i>Ursus arctos</i>	1.62	2.75		0.98	1.32	0.00	0.06
<i>Panthera spelaea</i>	1.69	0.00	0.98		1.21	0.00	0.01
<i>Crocuta c. spelaea</i>	2.01	0.09	1.32	1.21		0.14	0.59
<i>H. neanderthalensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14		0.05
<i>H. sapiens</i>	0.46	0.00	0.06	0.01	0.59	0.05	

Tableau 43. – Les valeurs absolues du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées des niches isotopiques de la période 1 en ‰².

	<i>Canis</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>Crocuta c. spelaea</i>	<i>H. neanderthalensis</i>	<i>H. sapiens</i>
<i>Canis</i>		12	50	52	61	0	14
<i>Vulpes</i>	14		97	0	3	0	0
<i>Ursus arctos</i>	31	53		19	25	0	1
<i>Panthera spelaea</i>	72	0	42		52	0	0
<i>Crocuta c. spelaea</i>	82	4	54	49		6	24
<i>H. neanderthalensis</i>	0	0	0	0	6		2
<i>H. sapiens</i>	47	0	6	1	60	5	

Tableau 44. – Proportions du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAC) des niches isotopiques de la période 1 en %.

	Élevé (100-60%)	Moyen (59-30%)	Faible (29-1%)	Neutre
<i>Canis</i>	<i>Crocuta crocuta spelaea</i> (61)	<i>Panthera spelaea</i> (52) <i>Ursus arctos</i> (50)	<i>Homo sapiens</i> (14) <i>Vulpes</i> (12)	<i>Homo neanderthalensis</i>
<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i> (97)		<i>Canis</i> (14) <i>Crocuta crocuta spelaea</i> (3)	<i>Panthera spelaea</i> <i>Homo neanderthalensis</i> <i>Homo sapiens</i>
<i>Ursus arctos</i>		<i>Vulpes</i> (53) <i>Canis</i> (31)	<i>Crocuta crocuta spelaea</i> (25) <i>Panthera spelaea</i> (19) <i>Homo sapiens</i> (1)	<i>Homo neanderthalensis</i>
<i>Panthera spelaea</i>	<i>Canis</i> (72)	<i>Crocuta crocuta spelaea</i> (52) <i>Ursus arctos</i> (42)		<i>Vulpes</i> <i>Homo neanderthalensis</i> <i>Homo sapiens</i>
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	<i>Canis</i> (82)	<i>Ursus arctos</i> (54) <i>Panthera spelaea</i> (49)	<i>Homo sapiens</i> (24) <i>Homo neanderthalensis</i> (6) <i>Vulpes</i> (4)	
<i>Homo neanderthalensis</i>			<i>Crocuta crocuta spelaea</i> (6) <i>Homo sapiens</i> (2)	<i>Canis</i> <i>Vulpes</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Panthera spelaea</i>
<i>Homo sapiens</i>	<i>Crocuta crocuta spelaea</i> (60)	<i>Canis</i> (47)	<i>Ursus arctos</i> (6) <i>Homo neanderthalensis</i> (5) <i>Panthera spelaea</i> (1)	<i>Vulpes</i>

Tableau 45. – Niveau de chevauchement pour chaque membre de la guildes des carnivores à la période culturelle 1.

	<i>Canis</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>H. sapiens</i>
<i>Canis</i>		0.20	0.48	0.84	0.00
<i>Vulpes</i>	0.20		0.78	0.09	0.00
<i>Ursus arctos</i>	0.48	0.78		0.11	0.00
<i>Panthera spelaea</i>	0.84	0.09	0.11		0.00
<i>H. sapiens</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	

Tableau 46. – Les valeurs absolues du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 2 en ‰².

	<i>Canis</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>H. sapiens</i>
→ <i>Canis</i>		8	20	35	0
<i>Vulpes</i>	9		33	4	0
<i>Ursus arctos</i>	44	71		10	0
<i>Panthera spelaea</i>	33	4	5		0
<i>H. sapiens</i>	0	0	0	0	

Tableau 47. – Proportions du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 2 en %.

	Élevé (100-60%)	Moyen (59-30%)	Faible (29-1%)	Neutre
<i>Canis</i>		<i>Panthera spelaea</i> (35)	<i>Ursus arctos</i> (20) <i>Vulpes</i> (8)	<i>Homo sapiens</i>
<i>Vulpes</i>		<i>Ursus arctos</i> (33)	<i>Canis</i> (9) <i>Panthera spelaea</i> (4)	<i>Homo sapiens</i>
<i>Ursus arctos</i>	<i>Vulpes</i> (71)	<i>Canis</i> (44)	<i>Panthera spelaea</i> (10)	<i>Homo sapiens</i>
<i>Panthera spelaea</i>		<i>Canis</i> (33)	<i>Ursus arctos</i> (5) <i>Vulpes</i> (4)	<i>Homo sapiens</i>
<i>Homo sapiens</i>				<i>Canis</i> <i>Vulpes</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Panthera spelaea</i>

Tableau 48. – Niveau de chevauchement pour chaque membre de la guildes des carnivores à la période culturelle 2.

	<i>Canis</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>H. sapiens</i>
<i>Canis</i>	3.16	0.51	0.00	0.00	2.32
<i>Vulpes</i>	0.51	2.02	0.00	0.00	0.00
<i>Ursus arctos</i>	0.00	0.00	0.73	0.00	0.00
<i>Panthera spelaea</i>	0.00	0.00	0.00	0.82	0.52
<i>H. sapiens</i>	2.32	0.00	0.00	0.52	6.07

Tableau 49. – Les valeurs absolues du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 3 en ‰².

	<i>Canis</i>	<i>Vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>	<i>Panthera spelaea</i>	<i>H. sapiens</i>
→ <i>Canis</i>		16	0	0	74
<i>Vulpes</i>	25		0	0	0
<i>Ursus arctos</i>	0	0		0	0
<i>Panthera spelaea</i>	0	0	0		63
<i>H. sapiens</i>	38	0	0	9	

Tableau 50. – Proportions du chevauchement des aires d’ellipses standards corrigées (SEAc) des niches isotopiques de la période 3 en %.

	Élevé (100-60%)	Moyen (59-30%)	Faible (29-1%)	Neutre
<i>Canis</i>	<i>Homo sapiens</i> (74)		<i>Vulpes</i> (16)	<i>Ursus arctos</i> <i>Panthera spelaea</i>
<i>Vulpes</i>			<i>Canis</i> (25)	<i>Ursus arctos</i> <i>Panthera spelaea</i> <i>Homo sapiens</i>
<i>Ursus arctos</i>				<i>Canis</i> <i>Vulpes</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Panthera spelaea</i> <i>Homo sapiens</i>
<i>Panthera spelaea</i>	<i>Homo sapiens</i> (63)			<i>Canis</i> <i>Vulpes</i> <i>Ursus arctos</i> <i>Panthera spelaea</i>
<i>Homo sapiens</i>		<i>Canis</i> (38)	<i>Panthera spelaea</i> (9)	<i>Vulpes</i> <i>Ursus arctos</i>

Tableau 51. – Niveau de chevauchement pour chaque membre de la guildes des carnivores à la période culturelle 3.

Niveau de chevauchement des aires d'ellipses standards corrigées (\cap SEAc)

	Élevé	Moyen	Faible	Neutre	Total
Période 0	3	6	11	10	30
Période 1	5	9	15	13	42
Période 2	1	4	7	8	20
Période 3	2	1	3	16	22
Total	11	20	36	47	114

Tableau 52. – Nombre de chevauchement SEAc selon le niveau d'intensité pour les quatre périodes culturelles (\cap SEAc).

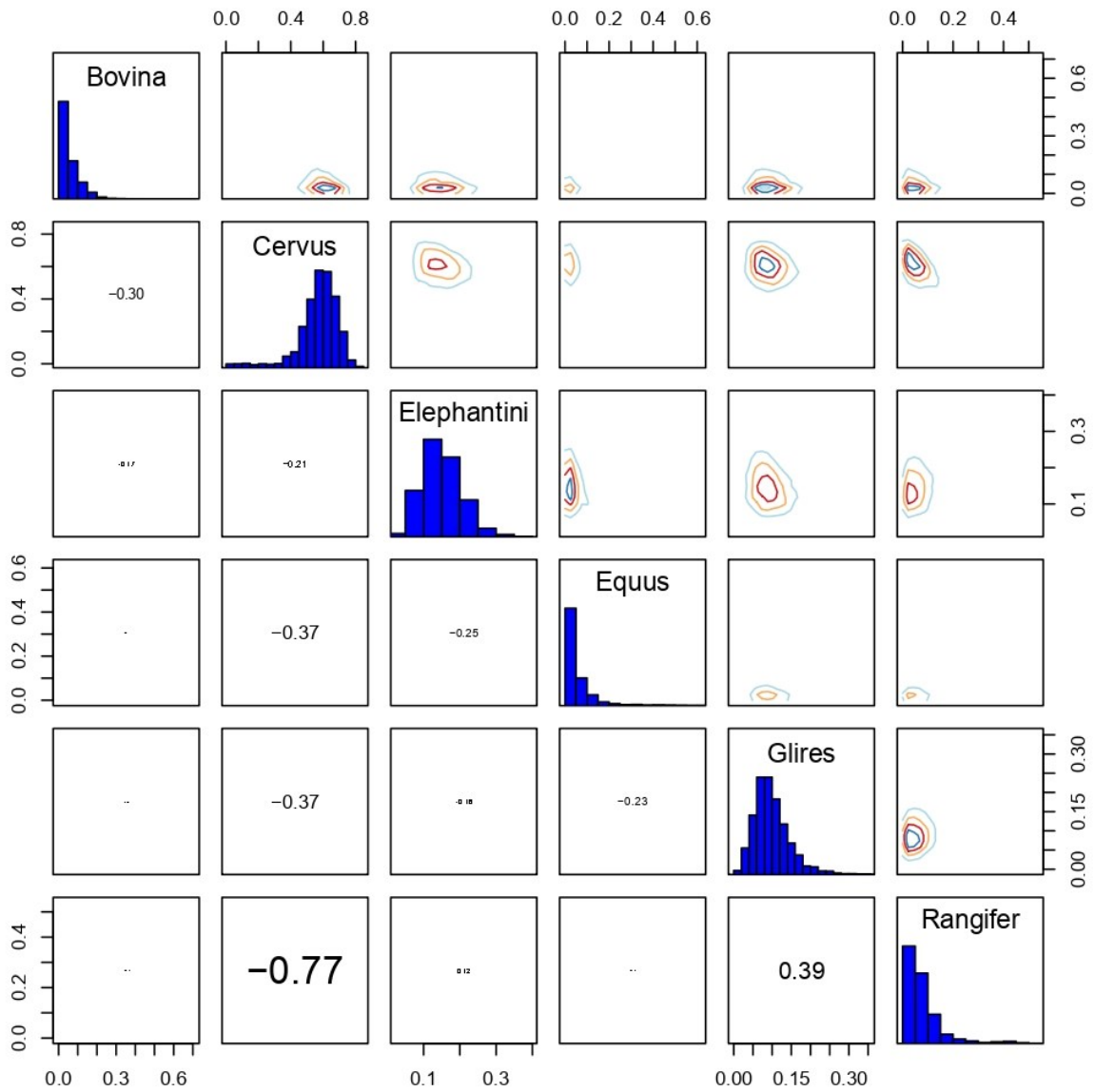


Figure 71. – Diagramme matriciel diagnostique résumant les dépendances statistiques entre différentes sources de protéines au stade isotopique de l’oxygène 3. (Les cases dans le triangle supérieur sont une schématisation de la manière dont les paires des distributions postérieures sont corrélées, et dans les cases du triangle inférieur, les valeurs réelles de ces corrélations.)

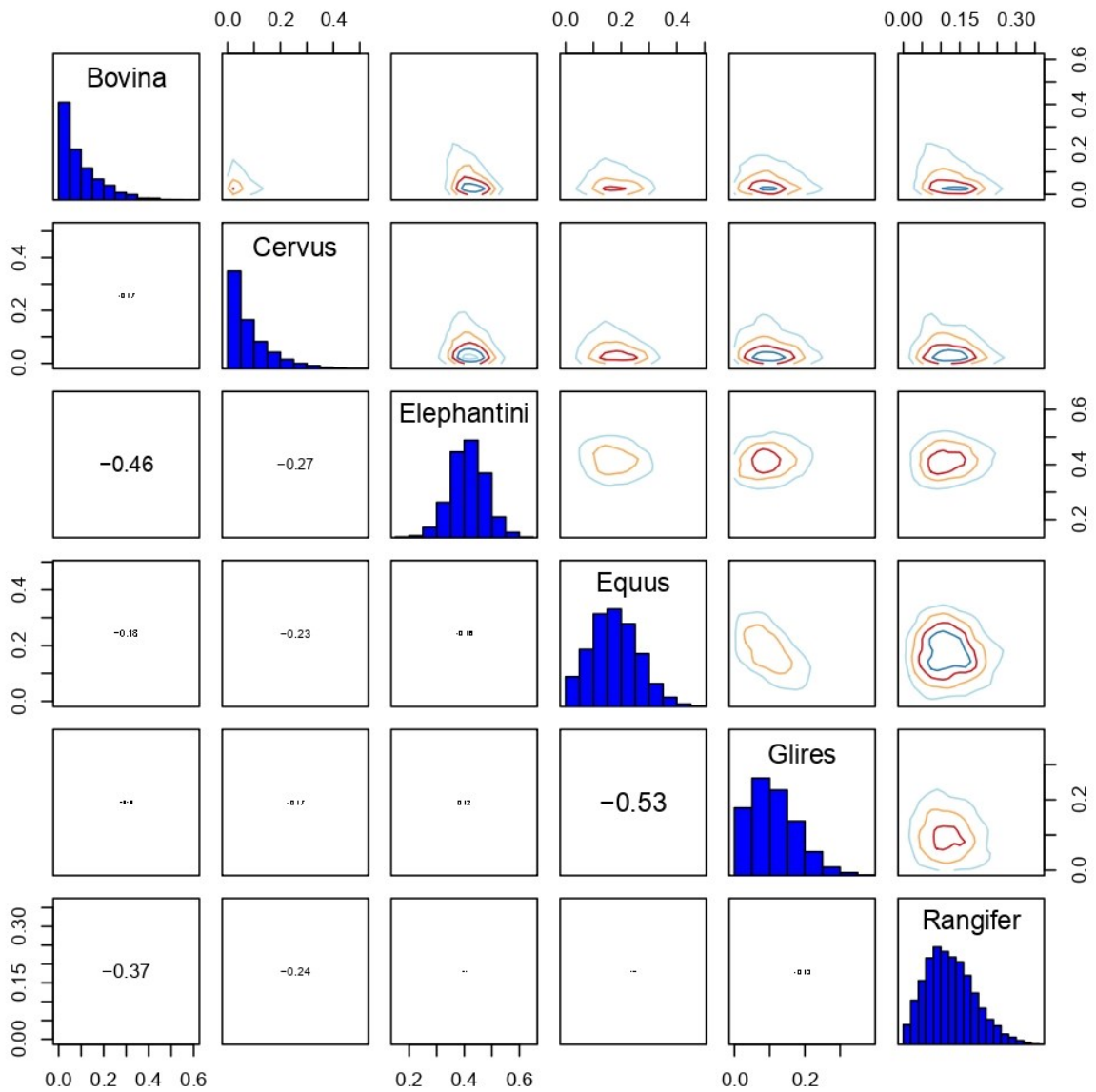


Figure 72. – Diagramme matriciel diagnostique résumant les dépendances statistiques entre différentes sources de protéines au stade isotopique de l’oxygène 2. (Les cases dans le triangle supérieur sont une schématisation de la manière dont les paires des distributions postérieures sont corrélées, et dans les cases du triangle inférieur, les valeurs réelles de ces corrélations.)

Carnivores

PCO	Canis	-18.6	9.4	Fizet et al. 1995
PCO	Canis	-19.4	10.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Canis	-20.0	7.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Canis	-18.6	9.4	Fizet et al. 1995
PCO	Canis	-20.0	10.1	Bocherens 2015
PCO	Canis	-20.1	8.7	Kuitems et al. 2020
PCO	Canis	-18.5	9.6	Fizet et al. 1995
PCO	Canis	-20.1	8.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Canis	-18.8	11.2	Bocherens 2015
PCO	Canis	-19.6	11.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
PCO	Canis	-19.4	7.7	Kuitems et al. 2020
PCO	Canis	-18.7	9.4	Fizet et al. 1995
PCO	Canis	-20.4	6.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
PCO	Canis	-17.3	12.3	Bocherens 2015
PCO	Canis	-19.2	8.3	Baumann, Starkovich et al. 2020
PCO	Canis	-18.7	9.4	Fizet et al. 1995
PCO	Canis	-18.3	10.5	Bocherens, Drucker et al. 2014
PCO	Canis	-20.1	10.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Canis	-18.8	12.1	Fizet et al. 1995
PCO	Canis	-20.2	7.6	Bocherens et al. 1999
PCO	Canis	-18.5	9.6	Fizet et al. 1995
PCO	Canis	-19.7	7.3	Baumann, Starkovich et al. 2020
PCO	Vulpes	-19.9	8.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Vulpes	-19.7	10.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Vulpes	-20.3	9.3	Kuitems et al. 2020
PCO	Vulpes	-20.0	8.6	Bocherens et al. 1991
PCO	Vulpes	-20.1	9.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Vulpes	-20.2	7.8	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Vulpes	-19.3	7.3	Bocherens et al. 1999
PCO	Vulpes	-19.6	8.2	Fizet et al. 1995
PCO	Vulpes	-20.4	8.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Vulpes	-20.3	8.4	Baumann, Bocherens et al. 2020
PCO	Vulpes	-19.4	5.6	Bocherens et al. 1999
PCO	Vulpes	-19.7	7.0	Bocherens et al. 1999
PCO	Vulpes	-19.5	5.6	Bocherens et al. 1999
PCO	Vulpes	-19.5	5.8	Bocherens et al. 1999
PCO	Vulpes	-19.5	7.1	Bocherens et al. 1999
PCO	U. arctos	-20.3	7.7	Kuitems et al. 2020
PCO	U. arctos	-22.0	4.7	Bocherens et al. 1999
PCO	U. arctos	-18.9	9.4	Bocherens, Germonpré et al. 2013
PCO	U. arctos	-19.4	8.1	Münzel et al. 2011
PCO	U. arctos	-18.6	4.8	Bocherens et al. 1999
PCO	U. arctos	-21.1	9.2	Richards, Taylor et al. 2008

PCO	<i>P. spelaea</i>	-18.7	7.5	Barnett et al. 2009
PCO	<i>P. spelaea</i>	-17.3	7.5	Jacobi et al. 2006
PCO	<i>P. spelaea</i>	-19.4	8.2	Kuitems et al. 2020
PCO	<i>P. spelaea</i>	-17.4	13.3	Jacobi et al. 2006
PCO	<i>P. spelaea</i>	-18.6	11.0	Bocherens 2015
PCO	<i>P. spelaea</i>	-20.3	7.5	Bocherens 2015
PCO	<i>P. spelaea</i>	-18.4	9.0	Barnett et al. 2009
PCO	<i>P. spelaea</i>	-19.2	10.3	Bocherens et al. 1999
PCO	<i>P. spelaea</i>	-19.2	8.7	Kuitems et al. 2020
PCO	<i>P. spelaea</i>	-19.2	8.7	Kuitems 2007
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-21.1	7.9	Bocherens et al. 1999
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.8	9.6	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.4	11.5	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-18.7	9.0	Jacobi et al. 2006
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-20.3	8.9	Bocherens et al. 1999
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.3	9.4	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.3	10.1	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.1	8.5	Bocherens et Drucker 2003a
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.9	9.5	Bocherens et Drucker 2003a
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.5	10.3	Bocherens et al. 1991
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.4	10.3	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-20.2	10.5	Wißing et al. 2016
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-20.1	9.6	Bocherens et al. 1999
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.1	8.6	Richards, Taylor et al. 2008
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.0	10.7	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.7	8.2	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.4	9.5	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.2	10.3	Bocherens 2015
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-18.4	8.9	Jacobi et al. 2006
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-18.1	9.2	Jacobi et al. 2006
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.6	10.3	Fizet et al. 1995
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.3	10.3	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.6	10.1	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-18.5	10.7	Bocherens 2015
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-19.1	9.8	Bocherens et Drucker 2003a
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-20.2	8.8	Bocherens, Billiou et al. 1997
PCO	<i>C. c. spelaea</i>	-18.7	10.1	Jacobi et al. 2006
PCO	<i>H. neanderthalensis</i>	-19.1	11.5	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
PCO	<i>H. neanderthalensis</i>	-19.9	10.9	Bocherens, Fizet, Mariotti, Lange-Badre et al. 1991
PCO	<i>H. neanderthalensis</i>	-19.0	11.6	Beauval et al. 2006
PCO	<i>H. neanderthalensis</i>	-19.7	12.1	Wißing et al. 2019
PCO	<i>H. neanderthalensis</i>	-21.5	9.0	Richards et Schmitz 2008
PCO	<i>H. neanderthalensis</i>	-19.6	11.2	Wißing et al. 2016
PCO	<i>H. neanderthalensis</i>	-19.1	11.8	Wißing et al. 2016
PCO	<i>H. neanderthalensis</i>	-19.0	11.3	Wißing et al. 2016

PC0	H. neanderthalensis	-20.7	10.6	Richards, Taylor et al. 2008
PC0	H. neanderthalensis	-19.9	10.9	Bocherens et al. 1999
PC0	H. neanderthalensis	-19.3	11.5	Wißing et al. 2019
PC0	H. neanderthalensis	-19.2	11.6	Wißing et al. 2016
PC0	H. neanderthalensis	-19.5	11.4	Trinkaus et al. 2009
PC0	H. neanderthalensis	-21.6	7.9	Richards et Schmitz 2008
PC0	H. neanderthalensis	-19.1	11.6	Fizet et al. 1995
PC1	Canis	-19.5	8.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-20.4	9.5	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC1	Canis	-20.2	9.1	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-19.2	8.9	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC1	Canis	-19.4	10.8	Bocherens 2015
PC1	Canis	-20.2	7.7	Wißing et al. 2019
PC1	Canis	-19.5	10.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-19.7	9.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-19.7	9.3	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC1	Canis	-19.1	11.3	Bocherens 2015
PC1	Canis	-18.8	7.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	Canis	-19.4	9.0	Drucker, Vercoutère et al. 2015
PC1	Canis	-19.3	9.3	Bocherens 2015
PC1	Canis	-19.1	6.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	Canis	-19.5	8.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-18.6	8.3	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-19.3	10.3	Bocherens 2015
PC1	Canis	-19.2	14.3	Bocherens, Drucker et al. 2014
PC1	Canis	-18.9	9.6	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC1	Canis	-21.0	9.4	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC1	Canis	-18.6	12.1	Bocherens, Drucker et al. 2004
PC1	Canis	-17.5	9.4	Bocherens, Drucker et al. 2014
PC1	Canis	-19.1	9.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-18.9	10.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-19.2	9.0	Vercoutère, Crépin et al. 2014
PC1	Canis	-19.0	9.8	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-19.4	10.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Canis	-19.0	9.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-18.4	8.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.6	9.1	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC1	Vulpes	-19.8	8.1	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.3	8.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-19.4	9.4	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-19.4	5.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.1	8.3	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-19.9	8.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.2	8.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.4	6.0	Baumann, Bocherens et al. 2020

PC1	Vulpes	-20.4	8.9	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.1	8.9	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-19.7	8.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.2	5.4	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.0	5.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-19.6	9.1	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.2	8.3	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.0	4.8	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-19.2	8.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.0	4.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	Vulpes	-20.7	8.5	Kuitemans et al. 2020
PC1	Vulpes	-21.0	8.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC1	U. arctos	-19.8	6.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	U. arctos	-20.7	9.3	Jacobi et Higham 2008
PC1	U. arctos	-19.0	11.5	Jacobi et al. 2006
PC1	U. arctos	-19.8	8.1	Bocherens 2015
PC1	U. arctos	-19.2	9.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	U. arctos	-20.3	4.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	U. arctos	-20.0	4.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	U. arctos	-19.9	8.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	U. arctos	-20.7	11.2	Bocherens et al. 1995
PC1	U. arctos	-19.3	9.1	Münzel et al. 2011
PC1	P. spelaea	-19.1	8.8	Wißing et al. 2015
PC1	P. spelaea	-18.0	7.4	Welker et al. 2016
PC1	P. spelaea	-18.8	8.9	Welker et al. 2016
PC1	P. spelaea	-19.5	8.3	Bocherens 2015
PC1	P. spelaea	-19.9	12.1	Bocherens 2015
PC1	P. spelaea	-18.7	8.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	P. spelaea	-20.2	10.5	Bocherens 2015
PC1	P. spelaea	-19.2	8.5	Wißing et al. 2019
PC1	C. c. spelaea	-19.2	9.7	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-20.0	11.6	Bocherens 2015
PC1	C. c. spelaea	-19.4	11.7	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-18.9	12.2	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.8	7.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	C. c. spelaea	-19.6	9.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	C. c. spelaea	-18.8	8.4	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.7	13.0	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.7	10.5	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	C. c. spelaea	-20.4	8.7	Wißing et al. 2015
PC1	C. c. spelaea	-18.4	10.1	Jacobi et al. 2006
PC1	C. c. spelaea	-18.8	10.2	Jaouen et al. 2019
PC1	C. c. spelaea	-19.9	9.4	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.8	11.6	Bocherens 2015
PC1	C. c. spelaea	-19.6	9.4	Bocherens et al. 1995

PC1	C. c. spelaea	-20.1	7.2	Wißing et al. 2015
PC1	C. c. spelaea	-19.6	9.8	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	C. c. spelaea	-20.4	11.0	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.7	11.9	Jaouen et al. 2019
PC1	C. c. spelaea	-19.1	9.5	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.8	9.3	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.2	9.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	C. c. spelaea	-18.1	9.0	Talamo et al. 2012
PC1	C. c. spelaea	-19.4	9.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	C. c. spelaea	-19.5	9.5	Welker et al. 2016
PC1	C. c. spelaea	-18.5	11.7	Jaouen et al. 2019
PC1	C. c. spelaea	-20.3	9.3	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-20.0	11.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	C. c. spelaea	-19.1	11.7	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.2	9.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC1	C. c. spelaea	-19.3	9.5	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.9	9.5	Bocherens et al. 1995
PC1	C. c. spelaea	-19.3	9.8	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
PC1	C. c. spelaea	-19.3	11.9	Bocherens et al. 1995
PC1	H. neanderthalensis	-19.0	12.5	Wißing et al. 2019
PC1	H. neanderthalensis	-19.8	12.5	Wißing et al. 2019
PC1	H. neanderthalensis	-19.3	11.7	Hublin et al. 2012
PC1	H. neanderthalensis	-19.4	11.4	Bocherens, Germonpré et al. 2013
PC1	H. neanderthalensis	-20.3	10.8	Bocherens, Germonpré et al. 2013
PC1	H. neanderthalensis	-18.1	13.9	Jaouen et al. 2019
PC1	H. neanderthalensis	-19.5	14.3	Welker et al. 2016
PC1	H. neanderthalensis	-19.8	11.4	Bocherens et Drucker 2003a
PC1	H. sapiens	-20.1	10.9	Wild, Teschler-Nicola et al. 2005
PC1	H. sapiens	-18.8	11.4	Wißing et al. 2019
PC1	H. sapiens	-19.1	10.6	Wild, Teschler-Nicola et al. 2005
PC1	H. sapiens	-18.4	10.4	Jacobi et Higham 2008
PC1	H. sapiens	-19.1	10.9	Wißing et al. 2019
PC2	Canis	-20.2	9.3	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Canis	-19.6	6.0	Ambrose 2002
PC2	Canis	-19.5	9.0	Bocherens et al. 2015
PC2	Canis	-20.2	9.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Canis	-19.5	8.9	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Canis	-18.7	9.6	Germonpré et al. 2009
PC2	Canis	-18.7	8.9	Bocherens et al. 2015
PC2	Canis	-18.7	7.8	Bocherens et al. 2015
PC2	Canis	-19.3	10.4	Bocherens et al. 2015
PC2	Canis	-18.3	8.9	Bocherens et al. 2015
PC2	Canis	-19.4	9.9	Bocherens et al. 2015
PC2	Canis	-19.5	10.7	Bocherens et al. 2015
PC2	Canis	-19.9	9.7	Ambrose 2002

PC2	Canis	-19.5	9.9	Péan 2001
PC2	Canis	-20.5	10.5	Bon et al. 2011
PC2	Vulpes	-19.6	7.0	Bocherens et al. 2015
PC2	Vulpes	-20.1	8.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Vulpes	-20.5	6.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Vulpes	-19.5	6.4	Bocherens et al. 2015
PC2	Vulpes	-19.7	4.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Vulpes	-19.7	7.1	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC2	Vulpes	-19.7	9.7	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC2	Vulpes	-19.4	6.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Vulpes	-19.8	8.0	Bocherens et al. 2015
PC2	Vulpes	-19.0	9.5	Ambrose 2002
PC2	Vulpes	-19.8	8.1	Bocherens et al. 2015
PC2	Vulpes	-20.3	7.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Vulpes	-20.3	9.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	Vulpes	-19.7	6.2	Bocherens et al. 2015
PC2	Vulpes	-19.6	3.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
PC2	U. arctos	-19.8	9.0	Bocherens et al. 2015
PC2	U. arctos	-19.4	9.6	Münzel et al. 2011
PC2	U. arctos	-19.5	8.3	Münzel et al. 2011
PC2	U. arctos	-19.9	5.6	Jacobi, Higham et al. 2010
PC2	U. arctos	-19.8	8.6	Bocherens et al. 2015
PC2	P. spelaea	-18.7	7.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC2	P. spelaea	-18.6	8.1	Bocherens et al. 2015
PC2	P. spelaea	-18.8	10.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC2	P. spelaea	-17.9	8.9	Barnett et al. 2009
PC2	P. spelaea	-20.7	8.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC2	P. spelaea	-18.1	8.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC2	P. spelaea	-18.5	8.6	Péan 2001
PC2	P. spelaea	-19.0	7.7	Péan 2001
PC2	P. spelaea	-18.6	9.4	Bocherens et al. 2015
PC2	H. sapiens	-18.4	9.3	Richards et al. 2001
PC2	H. sapiens	-17.1	11.2	Orschiedt per. comm. dans Richard 2009
PC2	H. sapiens	-19.4	12.6	Fewlass et al. 2019
PC2	H. sapiens	-18.2	10.3	Jacobi et Higham 2008
PC2	H. sapiens	-19.5	13.6	Fewlass et al. 2019
PC2	H. sapiens	-19.4	12.6	Bocherens et al. 2015
PC2	H. sapiens	-20.2	13.3	Fewlass et al. 2019
PC2	H. sapiens	-19.8	12.7	Fewlass et al. 2019
PC2	H. sapiens	-19.1	11.4	Schulding et al. 2005
PC2	H. sapiens	-19.3	12.9	Fewlass et al. 2019
PC2	H. sapiens	-19.7	12.5	Fewlass et al. 2019
PC2	H. sapiens	-19.6	12.6	Fewlass et al. 2019
PC2	H. sapiens	-19.0	12.3	Richards et al. 2001
PC2	H. sapiens	-19.6	10.1	Drucker, Vercoutère et al. 2015

PC2	H. sapiens	-19.4	12.2	Bocherens et al. 2015
PC2	H. sapiens	-20.1	9.7	Bocherens et al. 2015
PC2	H. sapiens	-18.8	12.3	Richards et al. 2001
PC3	Canis	-19.9	5.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC3	Canis	-19.0	8.9	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Canis	-20.1	7.1	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Canis	-19.9	5.3	Baumann, Pfrengle et al. 2021
PC3	Canis	-19.9	5.9	Baumann, Pfrengle et al. 2021
PC3	Canis	-20.1	4.7	Germonpré et al. 2009
PC3	Canis	-19.2	6.1	Baumann, Pfrengle et al. 2021
PC3	Canis	-19.1	6.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC3	Canis	-19.4	6.1	Baumann, Pfrengle et al. 2021
PC3	Canis	-19.3	6.6	Germonpré et al. 2009
PC3	Canis	-19.0	8.7	Drucker 2001
PC3	Canis	-19.9	5.5	Germonpré et al. 2009
PC3	Canis	-19.2	5.9	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Canis	-18.9	9.2	Germonpré et al. 2009
PC3	Canis	-21.3	9.3	Germonpré et al. 2009
PC3	Canis	-17.8	10.5	Drucker et Henry-Gambier 2005
PC3	Canis	-19.5	9.1	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Canis	-19.5	5.6	Baumann, Pfrengle et al. 2021
PC3	Canis	-19.0	5.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC3	Canis	-19.4	8.0	Germonpré et al. 2009
PC3	Canis	-19.4	7.4	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Canis	-20.0	7.9	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Canis	-19.8	5.6	Baumann, Pfrengle et al. 2021
PC3	Canis	-19.0	8.7	Drucker et Henry-Gambier 2005
PC3	Canis	-20.6	7.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC3	Canis	-19.8	6.5	Germonpré et al. 2009
PC3	Canis	-19.6	8.6	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Canis	-19.6	8.9	Germonpré et al. 2009
PC3	Vulpes	-19.6	4.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC3	Vulpes	-20.6	5.3	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Vulpes	-20.6	5.1	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Vulpes	-20.6	4.5	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	Vulpes	-19.8	4.9	Richards et Hedges 2000
PC3	Vulpes	-20.3	5.6	Baumann, Pfrengle et al. 2021
PC3	Vulpes	-19.7	8.2	Baumann, Starkovich et al. 2020
PC3	U. arctos	-18.7	4.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC3	U. arctos	-19.7	4.2	Stevens et al. 2010
PC3	U. arctos	-19.3	4.0	Münzel et al. 2011
PC3	P. spelaea	-18.5	8.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC3	P. spelaea	-18.5	5.8	Bocherens, Stiller et al. 2011
PC3	P. spelaea	-18.4	7.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
PC3	P. spelaea	-18.8	6.6	Bocherens, Drucker et al. 2011

PC3	P. spelaea	-18.8	5.4	Bocherens, Stiller et al. 2011
PC3	H. sapiens	-19.8	7.2	Richards, Hedges et al. 2000
PC3	H. sapiens	-18.8	12.1	Drucker, Henry-Gambier et Lenoir 2005
PC3	H. sapiens	-19.2	10.2	Drucker et Henry-Gambier 2005
PC3	H. sapiens	-18.9	7.1	Richards, Hedges et al. 2000
PC3	H. sapiens	-20.8	9.1	Drucker, Henry-Gambier et Lenoir 2005
PC3	H. sapiens	-18.6	6.5	Richards, Hedges et al. 2000
PC3	H. sapiens	-18.5	7.1	Richards, Hedges et al. 2000
PC3	H. sapiens	-19.1	5.4	Richards, Hedges et al. 2000

OIS2

Bovina	-19.8	2.8	Stevens et al. 2010
Bovina	-20.0	2.5	Stevens et al. 2010
Bovina	-20.1	4.9	Drucker et Henry-Gambier 2005
Bovina	-20.2	2.1	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-21.4	4.9	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.0	5.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-21.1	5.4	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-19.8	2.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
Bovina	-20.1	4.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-19.7	1.7	Germonpré et al. 2009
Bovina	-21.5	4.9	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-19.8	3.2	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Bovina	-20.1	6.0	Drucker et Henry-Gambier 2005
Bovina	-20.5	4.8	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.3	5.5	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-19.3	4.6	ORAU database
Bovina	-20.4	6.8	Drucker et Henry-Gambier 2005
Bovina	-20.4	6.2	Drucker et Henry-Gambier 2005
Bovina	-20.0	2.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Bovina	-20.3	2.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Bovina	-19.6	5.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-20.1	5.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-20.0	3.4	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Bovina	-19.9	5.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-20.4	6.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-21.3	4.4	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.3	2.3	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.5	2.8	Stevens et al. 2010
Bovina	-20.1	5.5	Drucker 2001
Bovina	-20.9	3.2	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-19.6	5.8	Drucker et Henry-Gambier 2005
Bovina	-19.9	5.7	Drucker et Henry-Gambier 2005
Bovina	-20.1	5.7	Drucker et Henry-Gambier 2005
Bovina	-19.4	2.8	Richards, Hedges et al. 2000
Bovina	-20.0	5.4	Drucker et Henry-Gambier 2005
Bovina	-20.4	3.3	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.5	5.4	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.1	3.7	Germonpré et al. 2009
Bovina	-20.4	4.9	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-21.2	5.8	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.2	4.8	Reade, Grimm et al. 2020

Bovina	-20.2	2.4	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.4	5.1	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.1	4.9	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.1	6.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-20.3	2.4	Stevens et al. 2010
Bovina	-20.1	2.6	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Bovina	-20.1	3.2	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Bovina	-19.7	4.0	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Bovina	-19.9	2.7	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Bovina	-20.6	5.7	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-21.0	4.7	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-21.4	4.9	Reade, Grimm et al. 2020
Bovina	-20.4	6.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-20.1	5.2	Drucker, Naito et al. 2021
Bovina	-19.6	3.3	Bocherens et al. 2015
Bovina	-19.9	4.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-19.8	5.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.7	3.3	Bocherens et al. 2015
Bovina	-19.9	4.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-19.8	5.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Bovina	-20.3	5.3	Bocherens et al. 2015
Bovina	-19.6	4.4	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Bovina	-20.0	4.6	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Bovina	-20.2	6.8	Bocherens et al. 2015
Bovina	-19.9	4.4	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Bovina	-19.6	4.2	Bocherens et al. 2015
Cervus	-21.5	4.2	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.8	4.2	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.3	3.9	Stevens et al. 2010
Cervus	-19.9	1.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Cervus	-22.1	3.4	Germonpré et al. 2009
Cervus	-19.6	2.4	Stevens et al. 2010
Cervus	-20.7	3.6	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-19.9	2.3	Stevens et al. 2010
Cervus	-20.1	1.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Cervus	-19.9	2.6	Stevens et al. 2010
Cervus	-20.4	2.0	Drucker, Bridault, lacumin et Bocherens 2009
Cervus	-19.4	4.1	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.8	4.7	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.3	2.1	Stevens et al. 2010
Cervus	-20.7	4.3	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.2	3.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
Cervus	-21.1	4.7	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.2	3.8	Drucker et Henry-Gambier 2005
Cervus	-20.7	0.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2009

Cervus	-20.6	2.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Cervus	-20.1	3.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Cervus	-21.0	4.7	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-19.5	2.1	Stevens et al. 2010
Cervus	-20.5	3.6	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-21.0	3.7	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.8	2.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Cervus	-20.5	5.5	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-19.9	0.8	Drucker, Bocherens, Bridault et Billiou 2003
Cervus	-21.1	5.1	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-21.3	4.4	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-19.5	2.7	Richards, Hedges et al. 2000
Cervus	-20.0	5.4	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Cervus	-20.1	4.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Cervus	-20.8	3.7	Stevens et al. 2010
Cervus	-20.0	5.0	Drucker et Henry-Gambier 2005
Cervus	-20.6	2.4	Drucker, Bridault, Cupillard, Hujic et al. 2011
Cervus	-20.5	2.8	Bocherens, Drucker et al. 2011
Cervus	-20.2	2.0	Bocherens, Stiller et al. 2011
Cervus	-21.9	3.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Cervus	-19.8	2.4	Stevens et al. 2010
Cervus	-20.1	3.3	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.6	5.6	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.6	3.2	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.8	3.2	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.2	3.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Cervus	-20.4	3.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
Cervus	-20.0	5.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.7	5.0	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.4	5.2	Reade, Grimm et al. 2020
Cervus	-20.5	4.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
Cervus	-20.9	2.7	Bocherens et al. 2015
Cervus	-20.4	4.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-18.9	6.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.4	4.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.8	3.9	Drucker, Naito et al. 2021
Cervus	-20.0	4.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.1	3.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.0	4.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.4	4.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.0	3.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.2	3.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.5	5.0	Münzel et al. 2017
Cervus	-20.0	3.9	Drucker, Naito et al. 2021
Elephantini	-20.5	6.4	Bocherens, Drucker et al. 2011

Elephantini	-21.3	5.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
Elephantini	-21.1	6.2	Drucker, Furtwängler, Schünemann et al. 2018
Elephantini	-20.7	9.8	Bocherens et al. 2015
Elephantini	-21.5	8.0	Bocherens et al. 2015
Elephantini	-20.5	10.2	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-20.9	9.6	Bocherens et al. 2015
Elephantini	-20.8	10.7	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.7	7.6	Jacobi, Higham et al. 2010
Elephantini	-20.8	8.4	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-20.7	9.7	Jacobi, Higham et al. 2010
Elephantini	-21.0	9.0	Münzel et al. 2017
Elephantini	-21.1	7.7	Bocherens et al. 2015
Elephantini	-20.5	11.1	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-20.7	10.7	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-20.9	7.8	Ambrose 2002
Elephantini	-20.9	8.3	Münzel et al. 2017
Elephantini	-20.9	10.9	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.0	6.0	Roblícková et al. 2015
Elephantini	-21.1	9.1	Münzel et al. 2017
Elephantini	-21.0	9.4	Jacobi, Higham et al. 2010
Elephantini	-21.0	8.5	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-20.5	10.8	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.2	7.3	Bocherens et al. 2015
Elephantini	-21.8	8.2	Bocherens et al. 2015
Elephantini	-20.9	8.7	Münzel et al. 2017
Elephantini	-21.0	8.0	Ambrose 2002
Elephantini	-20.7	7.0	Ambrose 2002
Elephantini	-21.3	8.1	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-20.8	8.5	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-20.8	9.6	Jacobi, Higham et al. 2010
Elephantini	-21.0	7.3	Ambrose 2002
Elephantini	-21.0	8.9	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.0	10.0	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-20.3	10.6	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.2	10.1	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-20.6	10.6	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.4	8.3	Jacobi, Higham et al. 2010
Elephantini	-20.9	6.6	Roblícková et al. 2015
Elephantini	-21.3	8.3	Fellows Yates et al. 2017
Equus	-20.3	2.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.0	5.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.0	4.3	Vercoutère, Crépin et al. 2014
Equus	-20.4	2.6	Vercoutère, Crépin et al. 2014
Equus	-20.7	5.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.6	3.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014

Equus	-20.6	0.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	0.7	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.0	1.1	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.4	1.7	Jacobi et Higham 2009
Equus	-20.6	2.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Equus	-21.3	0.7	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.3	1.9	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.5	4.0	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Equus	-19.7	0.6	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.3	2.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.3	1.5	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-19.5	2.7	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.4	2.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.0	1.6	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.1	1.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Equus	-21.0	1.6	Germonpré et al. 2009
Equus	-21.0	1.0	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.9	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.8	5.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.1	4.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.2	4.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	1.1	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.1	4.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.7	3.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.3	3.6	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.7	2.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.9	1.5	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.4	1.1	ORAU database
Equus	-20.9	4.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.0	4.4	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-21.9	4.1	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.7	5.3	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.5	3.9	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.0	1.5	Jacobi et Higham 2009
Equus	-20.9	1.9	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.9	1.3	Germonpré et al. 2009
Equus	-21.0	0.6	Germonpré et al. 2009
Equus	-21.3	3.2	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-21.1	2.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.9	3.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	0.8	Stevens et al. 2010
Equus	-20.8	1.4	Stevens et al. 2010
Equus	-20.3	0.2	Stevens et al. 2010
Equus	-21.7	3.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.3	1.0	Reade, Grimm et al. 2020

Equus	-20.0	1.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.1	4.3	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Equus	-20.6	0.9	Stevens et al. 2010
Equus	-20.5	4.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-19.9	1.7	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.3	-0.9	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.5	0.9	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-19.8	1.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Equus	-20.3	3.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.2	3.1	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-20.7	3.8	Vercoutère, Crépin et al. 2014
Equus	-19.9	6.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.0	5.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.1	4.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.5	3.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.8	5.2	Bocherens et al. 2015
Equus	-19.9	3.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.7	3.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.4	5.1	Bocherens et al. 2015
Equus	-20.0	3.7	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-21.8	3.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.8	3.7	Bocherens et al. 2015
Equus	-20.7	5.0	Bocherens et al. 2015
Equus	-20.5	5.9	Ambrose 2002
Equus	-20.6	2.2	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-20.6	4.7	Ambrose 2002
Equus	-20.6	6.3	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-20.5	3.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.5	3.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.0	5.6	Bocherens et al. 2015
Equus	-21.4	4.3	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.3	1.8	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-19.8	4.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.2	3.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.4	3.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.6	3.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.7	5.5	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	7.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.5	4.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.3	3.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Equus	-20.6	1.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.1	2.7	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Equus	-21.1	2.1	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.8	3.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.0	4.2	Stevens et Hedges 2004

Equus	-20.5	1.2	Stevens et Hedges 2004; Stevens et al. 2010
Equus	-20.6	2.6	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.8	4.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.1	2.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.5	2.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	1.8	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-20.8	0.7	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.9	4.3	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.9	3.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.7	1.1	ORAU database
Equus	-21.0	4.2	Drucker et Henry-Gambier 2005
Equus	-21.2	2.0	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-21.0	4.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.8	4.0	Drucker et Henry-Gambier 2005
Equus	-20.9	4.6	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Equus	-20.2	2.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.7	2.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.4	1.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.6	1.6	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-21.1	2.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.3	0.4	Germonpré et al. 2009
Equus	-21.0	2.4	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.9	1.4	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.8	2.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.1	1.6	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.7	1.3	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.3	2.1	Germonpré et al. 2009
Equus	-21.0	1.7	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.8	1.7	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.9	2.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.0	2.7	Wong, Drucker et al. 2020
Equus	-21.3	2.4	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.6	1.6	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.1	2.3	Germonpré et al. 2009
Equus	-21.4	1.9	Wong, Starkovich et al. 2020
Equus	-21.5	2.5	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.0	1.2	Stevens et al. 2010
Equus	-20.7	3.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.1	4.4	Drucker et Henry-Gambier 2005
Equus	-20.9	3.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.4	5.2	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.7	3.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.0	4.2	Drucker et Henry-Gambier 2005
Equus	-20.9	4.4	Drucker et Henry-Gambier 2005
Equus	-20.9	3.4	Drucker et Henry-Gambier 2005

Equus	-20.7	3.7	Drucker et Henry-Gambier 2005
Equus	-20.7	1.1	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.5	2.4	Stevens et Hedges 2004; Stevens et al. 2010
Equus	-20.5	2.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.8	1.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.4	0.8	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	0.2	Stevens et Hedges 2004; Stevens et al. 2010
Equus	-20.7	1.4	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.7	3.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.9	2.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.1	4.2	Drucker et Henry-Gambier 2005
Equus	-20.3	0.4	Stevens et al. 2010
Equus	-20.7	2.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.7	0.7	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	1.4	Stevens et Hedges 2004
Equus	-19.6	1.7	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.9	4.8	Drucker et Henry-Gambier 2005
Equus	-20.4	0.8	Stevens et al. 2010
Equus	-20.6	1.8	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.1	3.1	Stevens et al. 2010
Equus	-20.9	0.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	1.4	Stevens et Hedges 2004
Equus	-19.9	0.7	Richards, Hedges et al. 2000
Equus	-21.0	1.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.5	1.0	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	1.1	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.1	2.1	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.7	1.3	Germonpré et al. 2009
Equus	-21.0	1.9	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.2	1.5	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-20.3	0.7	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	0.7	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-20.2	2.3	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-20.5	3.3	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.7	0.4	ORAU database
Equus	-20.5	5.3	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.2	2.4	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.3	2.1	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	0.5	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.7	2.6	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.4	1.9	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.0	2.0	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-20.8	2.0	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-20.8	1.5	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-21.4	1.4	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020

Equus	-21.0	0.9	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.2	0.6	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.7	1.0	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.1	4.3	Drucker, Bocherens et Mariotti 2000
Equus	-20.9	3.7	Drucker, Bocherens et Mariotti 2000
Equus	-20.7	2.9	Drucker, Bocherens et Mariotti 2000
Equus	-21.1	2.3	Drucker, Bocherens et Mariotti 2000
Equus	-21.0	1.5	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-20.8	1.9	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.6	1.9	Germonpré et al. 2009
Equus	-21.1	2.8	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.9	3.3	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.9	2.9	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-21.1	1.1	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Equus	-21.2	1.3	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.9	4.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.0	4.2	Drucker 2001
Equus	-20.7	1.6	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.5	2.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.8	2.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.1	0.7	Richards, Hedges et al. 2000
Equus	-21.3	1.8	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.8	1.0	Stevens et Hedges 2004; Stevens et al. 2010
Equus	-20.3	1.5	Stevens et Hedges 2004; Stevens et al. 2010
Equus	-20.9	3.1	Wong, Drucker et al. 2020
Equus	-21.5	3.4	Wong, Starkovich et al. 2020
Equus	-20.7	1.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.7	2.2	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.8	2.3	Germonpré et al. 2009
Equus	-20.9	2.1	Wong, Drucker et al. 2020
Equus	-20.8	2.4	Wong, Drucker et al. 2020
Equus	-21.1	3.4	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-21.1	3.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.8	3.8	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.2	1.2	Stevens et al. 2010
Equus	-21.0	2.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-20.9	5.3	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.9	2.2	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-21.5	3.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.3	3.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-19.9	0.7	Richards, Hedges et al. 2000
Equus	-20.4	1.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Equus	-20.9	1.7	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-20.7	0.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	-0.3	Stevens et Hedges 2004

Equus	-20.4	1.3	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.8	2.8	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	4.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	0.8	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-21.3	2.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.3	0.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.3	3.5	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	3.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.7	2.3	Wong, Drucker et al. 2020
Equus	-20.7	2.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Equus	-21.3	3.3	Reade, Grimm et al. 2020
Equus	-21.0	4.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Glires	-20.8	1.9	Baumann, Starkovich et al. 2020
Glires	-21.9	0.3	Germonpré et al. 2009
Glires	-21.4	0.2	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.3	1.6	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-21.0	2.5	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-21.1	0.9	Germonpré et al. 2009
Glires	-19.8	6.6	Germonpré et al. 2009
Glires	-20.4	1.0	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.7	1.6	Germonpré et al. 2009
Glires	-20.4	2.3	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.8	0.9	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.2	0.7	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.8	0.5	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.2	0.5	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.5	1.1	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.2	0.9	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.9	1.5	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.1	1.9	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.4	0.6	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.6	0.3	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.9	1.7	Bocherens, Stiller et al. 2011; Baumann, Pfrengle et al. 2021
Glires	-20.3	2.0	Stevens et al. 2010
Glires	-21.3	0.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Glires	-19.7	1.3	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.3	2.0	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.6	-1.0	Stevens et al. 2010
Glires	-20.8	2.2	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-21.0	1.0	Germonpré et al. 2009
Glires	-20.2	0.4	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-19.6	1.0	Germonpré et al. 2009
Glires	-20.4	-0.3	Bocherens, Stiller et al. 2011
Glires	-20.5	-0.4	Stevens et al. 2010
Glires	-20.9	-0.4	Stevens et al. 2010

Glires	-20.2	3.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-20.2	3.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.3	6.1	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.7	3.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-20.4	2.8	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-20.1	2.0	Ambrose 2002
Glires	-21.1	3.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-20.1	5.7	Jacobi, Higham et al. 2010
Rangifer	-19.1	4.9	Vercoutère, Crépin et al. 2014
Rangifer	-19.0	4.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.5	2.9	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.0	6.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	2.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	6.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.9	4.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	6.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.8	5.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.7	4.3	Vercoutère, Crépin et al. 2014
Rangifer	-19.7	3.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.9	2.8	Bocherens et al. 2015
Rangifer	-18.8	7.1	Douka et al. 2020
Rangifer	-19.7	6.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.8	2.6	Bocherens et al. 2015
Rangifer	-19.0	4.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-18.9	3.9	Bocherens et al. 2015
Rangifer	-19.0	4.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.8	6.4	Higham, Jacobi, Basell et al. 2011
Rangifer	-19.0	6.5	Higham, Jacobi, Basell et al. 2011
Rangifer	-19.4	5.1	Douka et al. 2020
Rangifer	-19.2	5.3	Douka et al. 2020
Rangifer	-19.1	6.9	Douka et al. 2020
Rangifer	-18.7	4.8	Higham, Jacobi, Basell et al. 2011
Rangifer	-19.0	4.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.7	6.7	Douka et al. 2020
Rangifer	-19.1	7.0	Douka et al. 2020
Rangifer	-19.5	4.4	Vercoutère, Crépin et al. 2014
Rangifer	-19.2	3.8	Vercoutère, Crépin et al. 2014
Rangifer	-18.9	4.1	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.2	6.0	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.3	4.7	Vercoutère, Crépin et al. 2014
Rangifer	-18.7	3.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.3	1.0	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-18.9	4.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-18.8	2.6	Jacobi, Higham et al. 2010
Rangifer	-18.9	4.6	Drucker, Vercoutère et al. 2015

Rangifer	-19.3	2.7	Bocherens et al. 2015
Rangifer	-19.3	5.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	3.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-18.4	3.4	Jacobi, Higham et al. 2010
Rangifer	-18.9	3.9	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-18.9	3.7	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.3	4.3	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-18.8	3.6	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.4	2.9	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-19.2	6.0	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-18.5	3.6	Jacobi, Higham et al. 2010
Rangifer	-18.8	2.0	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.0	2.9	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-19.7	2.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.4	2.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.1	3.4	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-19.5	2.7	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.7	3.0	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.9	2.2	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-20.0	2.9	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.3	2.4	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-20.1	2.8	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.7	3.0	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.1	3.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.6	3.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	6.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.6	2.4	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.6	2.5	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.3	2.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-20.1	1.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.1	2.8	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.5	2.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.5	3.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-20.0	2.4	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.9	1.6	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.8	2.5	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-20.3	2.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.7	2.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.4	1.0	Bocherens, Stiller et al. 2011
Rangifer	-19.3	1.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.9	1.8	Wong, Drucker et al. 2020
Rangifer	-19.4	1.6	Wong, Drucker et al. 2020
Rangifer	-19.7	2.3	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.6	2.0	Bocherens, Stiller et al. 2011
Rangifer	-19.4	0.1	Stevens et Hedges 2004

Rangifer	-19.8	3.1	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-20.2	2.1	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.4	2.2	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.8	2.1	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.5	3.2	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-20.2	3.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.4	1.9	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.5	2.2	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.5	4.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-20.0	3.3	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.7	3.6	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-20.0	3.6	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.7	2.1	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.4	3.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	1.5	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.9	3.3	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-20.3	2.9	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.7	1.4	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.7	2.5	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.0	2.6	Stevens et al. 2008
Rangifer	-19.8	2.6	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.9	2.6	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.1	2.3	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.3	2.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.8	2.7	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.2	3.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.4	1.6	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.1	4.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	5.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	4.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.6	2.8	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.6	4.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.5	3.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.9	2.4	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.2	3.5	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.4	3.9	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.8	3.6	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.5	4.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-20.1	2.1	Stevens et al. 2010
Rangifer	-19.9	2.0	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-20.2	2.6	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.8	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	3.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	4.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	3.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003

Rangifer	-19.1	3.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.0	3.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	3.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	3.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	3.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	3.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.6	2.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	2.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	2.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	2.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	2.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.0	3.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.6	3.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	3.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.1	2.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.5	1.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	2.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.6	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	2.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	2.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.0	3.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.1	1.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.3	2.3	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.6	2.4	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.5	2.6	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.6	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.7	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	2.4	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.5	5.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.1	2.4	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.7	2.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	2.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	4.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.8	3.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.8	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.9	3.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	3.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.5	3.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.0	4.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.9	2.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.1	3.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	3.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.1	3.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003

Rangifer	-19.1	3.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	3.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.9	2.3	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.4	2.3	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.4	3.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	4.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.6	3.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.6	4.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-20.0	3.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-18.9	3.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	3.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.9	2.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	3.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.6	3.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.2	2.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	2.7	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.3	3.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.4	3.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	3.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.6	2.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.3	3.6	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-20.1	2.5	Wong, Drucker et al. 2020
Rangifer	-19.8	2.0	Wong, Drucker et al. 2020
Rangifer	-19.8	2.0	Wong, Drucker et al. 2020
Rangifer	-19.9	2.1	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.9	2.0	Wong, Drucker et al. 2020
Rangifer	-19.6	2.3	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.7	1.6	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.6	2.8	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.6	2.9	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.8	2.3	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-20.0	2.9	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-20.1	1.1	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-20.0	3.3	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.4	3.5	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.3	3.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.5	2.3	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.8	2.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.9	2.2	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.8	2.8	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-20.1	3.2	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-19.3	3.6	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.9	2.4	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.4	3.1	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.2	4.2	Drucker et Henry-Gambier 2005

Rangifer	-19.6	3.3	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.0	4.2	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-18.9	2.5	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.1	3.8	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.4	3.2	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.6	4.6	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.8	3.5	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.6	3.8	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.6	2.0	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.8	1.7	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.1	3.8	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.1	3.1	Drucker et Henry-Gambier 2005
Rangifer	-19.2	2.1	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.9	1.2	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-18.4	4.3	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.5	1.9	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.6	1.4	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.2	3.4	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.7	1.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.6	1.3	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.9	3.9	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.6	1.6	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.3	2.0	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-19.7	1.0	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.4	3.1	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.1	2.6	Germonpré et al. 2009
Rangifer	-19.4	3.0	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-18.7	2.6	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-18.6	3.2	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-18.9	3.1	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-19.4	1.1	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-18.7	3.2	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-19.3	2.7	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-19.1	2.7	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-18.9	3.3	Drucker, Bocherens, Cleyet-Merle et al. 2000
Rangifer	-19.1	3.5	Drucker 2001
Rangifer	-19.7	1.7	Bocherens, Drucker et al. 2005
Rangifer	-18.7	3.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.8	2.2	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-18.9	3.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2003
Rangifer	-19.7	3.1	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.7	2.9	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-20.3	2.3	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-20.0	3.0	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.6	4.5	Drucker, Madelaine et Morala 2011

Rangifer	-20.2	4.6	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.6	3.4	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.2	3.7	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.8	3.4	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.6	3.6	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.6	4.3	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.5	3.3	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.4	3.4	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.7	3.8	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.8	4.2	Drucker, Madelaine et Morala 2011
Rangifer	-19.5	1.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.9	2.5	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.7	0.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.9	1.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-20.1	1.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.5	2.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-20.2	1.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.6	2.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-20.0	2.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.2	4.7	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.9	1.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.8	1.4	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-20.0	2.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.9	2.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.4	1.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-20.2	2.0	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-20.7	1.9	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.9	2.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-18.4	3.4	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-20.0	2.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.9	2.2	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.5	3.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-20.3	1.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.4	5.3	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.4	3.8	Drucker, Bocherens et Billiou 2009
Rangifer	-19.4	2.4	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.9	1.2	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-20.0	1.2	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.9	2.6	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.6	2.1	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.8	2.4	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.9	2.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.6	2.7	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-19.0	3.4	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-19.0	3.0	Drucker, Bridault et Cupillard 2012

Rangifer	-19.3	3.4	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-19.3	3.2	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-19.3	2.0	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-19.0	2.0	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-19.8	3.2	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-18.5	2.9	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-18.9	3.1	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-20.3	2.3	Reade, Tripp, Grimm, Leesch et al. 2020
Rangifer	-18.3	3.1	Drucker, Bridault et Cupillard 2012
Rangifer	-19.2	3.2	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-18.5	2.7	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-18.8	2.6	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-19.4	2.5	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-19.3	3.8	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-19.0	3.0	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-19.9	2.7	Bocherens, Drucker, Bonjean et al. 2011
Rangifer	-19.7	3.9	Reade, Tripp, Charlton et al. 2020
Rangifer	-20.8	6.4	Reade, Grimm et al. 2020
Rangifer	-18.9	3.1	Drucker, Bocherens et Billiou 2003

OIS3

Bovina	-20.4	6.5	Kuitems et al. 2015
Bovina	-20.3	5.9	Welker et al. 2016
Bovina	-19.0	3.5	Welker et al. 2016
Bovina	-20.4	4.3	Kuitems et al. 2020
Bovina	-20.7	4.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Bovina	-20.0	6.0	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.4	5.3	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.3	4.5	Bocherens, Drucker et al. 2011
Bovina	-20.4	7.4	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.1	8.6	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.7	6.2	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.0	6.1	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-19.4	3.8	Bocherens, Fizet et Mariotti 1994
Bovina	-20.5	4.8	Bocherens, Billiou et al. 1997
Bovina	-20.9	5.2	Kuitems et al. 2015
Bovina	-20.2	4.2	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-19.8	6.5	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.2	4.6	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.2	4.3	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.7	6.5	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.2	5.0	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-19.7	9.5	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.1	5.3	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.2	4.9	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-19.8	7.9	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.2	5.8	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.4	6.3	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.4	4.1	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-19.5	5.7	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.4	4.2	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.7	5.1	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.5	5.2	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.7	4.4	Bocherens, Billiou et al. 1997
Bovina	-20.5	4.3	Bocherens, Billiou et al. 1997
Bovina	-19.9	5.3	Bocherens, Billiou et al. 1997
Bovina	-21.1	5.5	Kuitems et al. 2015
Bovina	-20.6	4.8	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.6	3.6	Kuitems et al. 2015
Bovina	-19.8	6.6	Kuitems et al. 2015
Bovina	-20.2	6.4	Kuitems et al. 2015
Bovina	-20.2	6.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.4	4.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.2	5.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014

Bovina	-20.5	6.8	Wißing et al. 2015
Bovina	-20.2	8.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.6	3.3	Wißing et al. 2015
Bovina	-20.3	6.9	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-19.7	5.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-19.7	4.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.4	5.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-21.0	3.6	Wißing et al. 2015
Bovina	-20.3	2.8	Wißing et al. 2015
Bovina	-20.5	5.1	Wißing et al. 2015
Bovina	-20.3	6.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.0	4.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.0	6.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.3	4.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.6	5.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.1	5.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.9	6.1	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.0	7.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.3	5.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.1	6.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-19.6	6.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.4	4.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Bovina	-20.4	6.4	Richards, Taylor et al. 2008
Bovina	-20.3	6.7	Jaouen et al. 2019
Bovina	-21.2	7.1	Kuitems et al. 2015
Bovina	-20.9	4.6	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.3	5.6	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.1	5.6	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.3	6.1	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.8	4.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Bovina	-20.2	6.1	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.1	6.3	Bocherens et al. 1991
Bovina	-19.9	8.1	Fizet et al. 1995
Bovina	-19.9	7.5	Fizet et al. 1995
Bovina	-19.7	6.3	Fizet et al. 1995
Bovina	-19.8	5.9	Fizet et al. 1995
Bovina	-20.6	6.3	Bocherens et al. 1991
Bovina	-20.8	4.7	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.5	5.3	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-20.2	6.0	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Bovina	-19.8	5.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
Cervus	-20.0	3.9	Szmidt et al. 2010
Cervus	-20.0	3.1	Szmidt et al. 2010
Cervus	-20.1	5.2	Kuitems et al. 2015
Cervus	-20.6	4.8	Kuitems et al. 2015

Cervus	-20.8	7.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.1	4.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.6	4.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.1	6.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-18.8	5.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.5	4.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.6	6.2	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Cervus	-18.7	5.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.9	5.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.1	3.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.9	3.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.8	5.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.4	6.0	Münzel et al. 2017
Cervus	-20.0	6.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-18.8	6.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.9	4.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.5	4.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.1	4.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.4	8.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.6	5.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.9	4.7	Münzel et al. 2017
Cervus	-19.4	8.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-21.8	3.7	Kuitema et al. 2015
Cervus	-21.2	4.3	Kuitema et al. 2015
Cervus	-19.9	2.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Cervus	-19.9	5.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.5	3.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.7	3.8	Szmidt et al. 2010
Cervus	-20.0	6.9	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Cervus	-20.5	4.9	Kuitema et al. 2015
Cervus	-19.9	3.0	Münzel et al. 2017
Cervus	-19.4	4.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.0	4.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.5	3.5	Kuitema et al. 2015
Cervus	-19.9	7.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.9	3.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-19.6	4.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.7	3.9	Kuitema et al. 2015
Cervus	-20.3	5.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.1	3.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Cervus	-20.9	4.9	Kuitema et al. 2015
Cervus	-18.7	5.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Elephantini	-22.0	7.3	Kuitema et al. 2015
Elephantini	-21.4	8.7	Kuitema et al. 2015
Elephantini	-22.5	7.0	Kuitema et al. 2015

Elephantini	-21.9	7.2	Kuitems et al. 2015
Elephantini	-20.6	10.1	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-20.6	11.2	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-20.7	7.5	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.2	8.1	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-20.2	9.8	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-22.9	6.6	Kuitems et al. 2015
Elephantini	-22.4	7.8	Kuitems et al. 2015
Elephantini	-21.5	11.1	Jaouen et al. 2019
Elephantini	-21.5	6.8	Welker et al. 2016
Elephantini	-20.2	4.9	Welker et al. 2016
Elephantini	-21.5	9.0	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-19.0	8.0	Nerudová et al. 2014
Elephantini	-22.4	8.8	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-22.4	8.4	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-22.2	8.3	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-19.7	4.6	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-22.4	7.3	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.2	8.8	Münzel et al. 2017
Elephantini	-20.8	10.0	Münzel et al. 2017
Elephantini	-21.1	8.0	Münzel et al. 2017
Elephantini	-21.1	8.9	Münzel et al. 2017
Elephantini	-22.3	6.1	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.4	7.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Elephantini	-22.1	5.9	Wißing et al. 2015
Elephantini	-21.1	9.0	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-20.1	6.9	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-21.6	8.3	Bocherens, Billiou et al. 1997
Elephantini	-19.9	7.2	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-21.1	9.0	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-21.0	9.0	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-20.0	5.1	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-20.8	11.6	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.5	8.0	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.8	7.7	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Elephantini	-21.9	5.6	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.6	9.1	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.2	8.7	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Elephantini	-21.1	10.9	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-20.9	7.6	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-22.1	6.2	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-20.4	6.3	Fellows Yates et al. 2017
Elephantini	-21.5	8.0	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Elephantini	-21.4	6.6	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.7	7.9	Kuitems et al. 2020

Elephantini	-21.7	8.4	Münzel, Rivals et al. 2014
Elephantini	-20.6	7.6	Wißing et al. 2019
Elephantini	-21.8	5.7	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.5	7.2	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-22.1	6.1	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.9	5.9	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.4	7.8	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-22.4	8.0	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.8	8.5	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Elephantini	-21.7	7.2	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.5	9.4	Bocherens, Billiou et al. 1997
Elephantini	-20.9	8.4	Bocherens, Billiou et al. 1997
Elephantini	-21.8	6.5	Kuitems et al. 2020
Elephantini	-21.6	5.0	Kuitems et al. 2020
Equus	-20.8	4.8	Bocherens et al. 1991
Equus	-20.3	3.6	Fizet et al. 1995
Equus	-20.3	4.6	Fizet et al. 1995
Equus	-20.3	4.5	Fizet et al. 1995
Equus	-21.9	7.9	Fizet et al. 1995
Equus	-20.7	6.8	Fizet et al. 1995
Equus	-20.4	5.5	Fizet et al. 1995
Equus	-20.7	5.9	Fizet et al. 1995
Equus	-22.2	6.4	Fizet et al. 1995
Equus	-20.4	7.4	Fizet et al. 1995
Equus	-19.2	3.9	Fizet et al. 1995
Equus	-20.6	5.3	Fizet et al. 1995
Equus	-21.4	6.3	Fizet et al. 1995
Equus	-20.6	5.5	Fizet et al. 1995
Equus	-20.1	4.2	Fizet et al. 1995
Equus	-20.1	5.5	Fizet et al. 1995
Equus	-20.4	4.5	Wißing et al. 2019
Equus	-20.7	7.3	Wißing et al. 2019
Equus	-20.9	5.0	Wißing et al. 2019
Equus	-20.9	4.2	Wißing et al. 2019
Equus	-21.5	4.8	Bocherens, Billiou et al. 1997
Equus	-21.6	7.0	Bocherens, Billiou et al. 1997
Equus	-21.7	5.2	Bocherens, Billiou et al. 1997
Equus	-21.9	5.0	Bocherens, Billiou et al. 1997
Equus	-21.7	5.1	Bocherens, Billiou et al. 1997
Equus	-20.6	6.6	Wißing et al. 2019
Equus	-20.7	6.3	Wißing et al. 2019
Equus	-21.1	6.5	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.1	6.2	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-20.2	4.6	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-20.7	4.5	Richards, Taylor et al. 2008

Equus	-21.3	2.0	Wißing et al. 2015
Equus	-21.4	5.4	Wißing et al. 2015
Equus	-19.3	6.8	Stevens et Hedges 2004
Equus	-19.3	6.8	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.8	6.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.6	6.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.5	6.1	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.3	6.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.1	8.5	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.8	6.3	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.7	6.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	6.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.6	4.6	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-19.0	4.0	Nerudová et al. 2014
Equus	-21.1	5.2	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-19.0	6.0	Nerudová et al. 2014
Equus	-20.5	6.8	Münzel et al. 2017
Equus	-20.7	6.3	Münzel et al. 2017
Equus	-19.0	3.0	Nerudová et al. 2014
Equus	-21.8	4.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.4	5.8	Bocherens, Billiou et al. 1997
Equus	-20.9	7.4	Bocherens, Fizet et Mariotti 1994
Equus	-20.6	5.1	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.7	9.3	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.9	5.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.0	6.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.4	2.3	Wißing et al. 2015
Equus	-20.6	7.5	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.0	5.8	Wißing et al. 2015
Equus	-20.8	8.9	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-20.9	4.0	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.4	3.1	Wißing et al. 2015
Equus	-19.7	4.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-19.5	5.4	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.9	3.3	Wißing et al. 2015
Equus	-21.2	1.7	Wißing et al. 2015
Equus	-20.0	7.0	Bocherens, Fizet et Mariotti 1994
Equus	-21.1	3.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.1	4.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.9	4.1	Wißing et al. 2015
Equus	-21.2	1.9	Wißing et al. 2015
Equus	-21.3	2.5	Wißing et al. 2015
Equus	-21.3	2.7	Wißing et al. 2015
Equus	-21.5	2.6	Wißing et al. 2015
Equus	-21.1	1.9	Wißing et al. 2015

Equus	-21.2	8.5	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.8	7.1	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-21.4	4.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.5	6.5	Münzel et al. 2017
Equus	-18.8	4.6	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.9	6.3	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-20.2	7.9	Münzel et al. 2017
Equus	-20.9	6.2	Münzel et al. 2017
Equus	-20.5	6.9	Münzel et al. 2017
Equus	-20.4	7.1	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-19.0	4.5	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.4	3.5	Wong, Starkovich et al. 2020
Equus	-20.8	8.5	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-20.6	8.0	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-20.0	8.6	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-21.0	5.7	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Equus	-20.7	5.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.6	6.2	Bocherens, Drucker et al. 2011
Equus	-20.1	5.2	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.6	6.3	Stevens et Hedges 2004
Equus	-21.2	6.9	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.7	6.4	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.5	6.5	Stevens et Hedges 2004
Equus	-20.4	5.2	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-20.1	3.7	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-20.5	7.1	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-20.7	6.0	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-20.5	5.6	Richards, Taylor et al. 2008
Equus	-21.4	6.4	Kuitems et al. 2020
Equus	-21.3	3.0	Kuitems et al. 2020
Equus	-21.4	4.1	Kuitems et al. 2020
Equus	-22.0	2.3	Kuitems et al. 2020
Equus	-20.5	5.0	Bocherens et al. 1991
Equus	-21.0	5.1	Fizet et al. 1995
Equus	-20.6	6.6	Fizet et al. 1995
Equus	-21.4	2.9	Kuitems et al. 2015
Equus	-21.9	3.2	Kuitems et al. 2015
Equus	-21.8	3.2	Kuitems et al. 2015
Equus	-21.4	3.1	Kuitems et al. 2015
Equus	-21.5	3.6	Kuitems et al. 2015
Equus	-20.5	4.8	Jaouen et al. 2019
Equus	-20.1	6.4	Jaouen et al. 2019
Equus	-20.6	4.9	Jaouen et al. 2019
Equus	-20.8	5.2	Welker et al. 2016
Equus	-20.9	5.2	Welker et al. 2016

Equus	-21.4	3.0	Kuitems et al. 2015
Equus	-21.9	2.7	Kuitems et al. 2015
Equus	-22.7	3.6	Kuitems et al. 2015
Equus	-21.2	3.1	Kuitems et al. 2015
Equus	-20.0	4.5	Kuitems et al. 2015
Equus	-21.1	2.8	Kuitems et al. 2015
Equus	-20.5	4.8	Fizet et al. 1995
Equus	-20.2	4.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.7	4.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.7	8.4	Drucker, in press
Equus	-20.4	2.3	Fizet et al. 1995
Equus	-20.5	3.0	Fizet et al. 1995
Equus	-20.8	3.0	Fizet et al. 1995
Equus	-20.1	4.9	Fizet et al. 1995
Equus	-20.7	4.8	Fizet et al. 1995
Equus	-20.7	8.5	Drucker, in press
Equus	-20.5	7.3	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Equus	-21.7	5.7	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Equus	-20.4	10.3	Drucker, in press
Equus	-20.6	8.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.1	4.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.0	5.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.0	6.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.2	6.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.1	5.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.9	3.5	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Equus	-20.4	7.5	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Equus	-21.1	4.9	Bocherens et al. 1999
Equus	-20.5	5.3	Bocherens et al. 1999
Equus	-20.2	11.2	Drucker, in press
Equus	-20.5	7.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.0	6.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.8	3.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.8	2.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.5	7.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.4	4.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.0	8.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.3	9.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.9	4.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.9	9.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.3	6.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-19.9	6.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.8	7.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.7	5.2	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Equus	-20.5	5.2	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005

Equus	-20.7	9.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.4	5.4	Kuitems et al. 2020
Equus	-20.5	4.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-19.9	7.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.5	7.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-19.9	6.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.6	7.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-21.2	3.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.9	2.5	Kuitems et al. 2015
Equus	-21.6	4.2	Kuitems et al. 2015
Equus	-23.2	4.6	Kuitems et al. 2015
Equus	-23.1	7.9	Bocherens et al. 1999
Equus	-22.1	2.8	Kuitems et al. 2015
Equus	-20.4	5.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.4	9.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Equus	-20.5	6.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Glires	-24.5	0.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.8	6.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.6	3.9	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.8	4.0	Fizet et al. 1995
Glires	-19.1	5.4	Bocherens, Fizet et Mariotti 1994
Glires	-20.7	6.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-23.1	1.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.4	5.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.8	6.8	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-20.9	5.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-23.5	2.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.9	2.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-24.9	-0.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-23.2	5.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.2	4.8	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.4	2.3	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.0	5.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.8	5.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-23.0	6.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.8	4.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.1	3.8	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.6	6.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-23.1	5.4	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-23.0	7.4	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.1	4.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.4	7.3	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.2	5.9	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.5	7.9	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.7	4.4	Baumann, Bocherens et al. 2020

Glires	-21.7	4.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-22.0	5.8	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.8	5.9	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.9	7.3	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-24.6	1.0	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.1	5.6	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.2	6.4	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-20.3	7.1	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-20.9	5.2	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.2	7.1	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.2	5.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-25.1	-1.5	Baumann, Bocherens et al. 2020
Glires	-21.0	6.7	Baumann, Bocherens et al. 2020
Rangifer	-17.9	3.5	Wißing et al. 2019
Rangifer	-19.8	4.9	Wißing et al. 2016
Rangifer	-19.3	6.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.5	7.9	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-18.8	5.6	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-19.1	4.4	Kuitems et al. 2020
Rangifer	-19.8	7.4	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-20.2	5.3	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-19.4	5.8	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Rangifer	-18.9	2.8	Bocherens, Germonpré et al. 2013
Rangifer	-19.1	5.1	Kuitems et al. 2020
Rangifer	-19.2	8.3	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-19.3	7.0	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-18.4	7.2	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-18.7	7.7	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-19.2	7.2	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-19.5	7.3	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-19.9	3.3	Bocherens et al. 1991
Rangifer	-19.7	3.1	Bocherens et al. 1991
Rangifer	-19.5	2.6	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.0	5.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.3	6.3	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.0	6.0	Nerudová et al. 2014
Rangifer	-18.0	4.0	Nerudová et al. 2014
Rangifer	-20.2	0.9	Bocherens et al. 1991
Rangifer	-19.0	3.5	Bocherens et al. 1991
Rangifer	-19.4	6.3	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.6	4.4	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.2	6.6	Fizet et al. 1995
Rangifer	-20.3	6.5	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.6	4.6	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.6	6.9	Fizet et al. 1995

Rangifer	-19.2	5.9	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.5	3.9	Fizet et al. 1995
Rangifer	-18.7	5.5	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.2	3.8	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.4	6.5	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.5	6.2	Fizet et al. 1995
Rangifer	-19.7	5.5	Fizet et al. 1995
Rangifer	-20.2	4.2	Fizet et al. 1995
Rangifer	-20.4	4.4	Fizet et al. 1995
Rangifer	-18.4	1.6	Wißing et al. 2016
Rangifer	-18.9	3.2	Kuitems et al. 2020
Rangifer	-19.2	3.7	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Rangifer	-19.4	3.9	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Rangifer	-19.1	7.6	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Rangifer	-18.7	3.1	Wißing et al. 2019
Rangifer	-18.5	5.0	Wißing et al. 2019
Rangifer	-17.6	3.6	Wißing et al. 2019
Rangifer	-17.8	4.8	Wißing et al. 2019
Rangifer	-19.0	6.7	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-19.5	9.4	Richards, Taylor et al. 2008
Rangifer	-18.7	3.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.4	4.7	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.2	3.8	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.3	2.2	Kuitems et al. 2020
Rangifer	-19.2	7.4	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-18.6	6.6	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.3	7.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-18.9	6.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.5	6.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.1	7.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.4	1.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.4	1.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.4	1.7	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.3	7.3	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Rangifer	-18.8	4.9	Bocherens, Drucker, Billiou, Patou et al. 2005
Rangifer	-19.0	3.2	Wißing et al. 2019
Rangifer	-18.8	3.6	Wißing et al. 2019
Rangifer	-19.4	4.1	Kuitems et al. 2020
Rangifer	-19.7	3.2	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-18.7	10.3	Drucker, in press
Rangifer	-19.5	7.6	Drucker, in press
Rangifer	-19.1	4.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.9	2.0	Wißing et al. 2019
Rangifer	-19.0	7.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.1	5.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014

Rangifer	-19.3	7.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.4	8.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-18.4	7.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.1	6.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.8	8.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.8	8.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.4	4.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.7	4.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.8	3.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.5	2.5	Kuitems et al. 2020
Rangifer	-19.3	7.8	Drucker, in press
Rangifer	-19.5	4.8	Münzel et al. 2017
Rangifer	-19.4	7.2	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-18.8	8.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-18.6	3.8	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.5	4.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-18.4	3.3	Wißing et al. 2019
Rangifer	-19.2	3.8	Wißing et al. 2019
Rangifer	-19.0	3.0	Wißing et al. 2019
Rangifer	-18.3	3.4	Wißing et al. 2019
Rangifer	-19.1	7.5	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.2	7.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.2	5.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.1	4.0	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.3	7.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.4	3.8	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.7	3.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-18.9	6.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.3	6.6	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.4	7.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.2	5.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.2	8.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.2	8.5	Talamo et al. 201
Rangifer	-19.2	4.3	Kuitems et al. 2020
Rangifer	-19.1	10.3	Drucker, in press
Rangifer	-18.9	2.0	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.1	6.5	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.1	7.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.9	3.4	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-18.6	4.7	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.0	4.5	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.5	6.1	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.4	8.9	Bocherens, Drucker et Madelaine 2014
Rangifer	-19.4	5.5	Welker et al. 2016
Rangifer	-19.4	3.3	Wißing et al. 2019

Rangifer	-18.8	1.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.1	3.1	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.3	7.5	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-19.2	7.2	Drucker, Vercoutère et al. 2015
Rangifer	-18.6	3.4	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-18.9	1.6	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.1	2.2	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.2	1.7	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.1	1.8	Drucker, Kind et Stephan 2011
Rangifer	-19.2	9.2	Drucker, in press
Rangifer	-19.8	9.7	Drucker, in press
Rangifer	-19.8	3.6	Kuitemans et al. 2020
Rangifer	-19.1	3.9	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.0	2.6	Bocherens, Drucker et al. 2011
Rangifer	-19.1	3.7	Wißing et al. 2019
Rangifer	-18.9	2.4	Bocherens, Drucker et al. 2011