

Chasseurs de bisons

Apports de l'archéozoologie et de la biogéochimie isotopique
à l'étude palethnographique et paléoéthologique
du gisement épigravettien d'Amvrosievka (Ukraine)

par

Marie-Anne Julien

Thèse de doctorat effectuée en cotutelle

au

Département d'Anthropologie
Faculté des Arts et des Sciences
Université de Montréal

et au

Département de Préhistoire
École doctorale « Sciences de la nature et de l'Homme » (ED 227)
Muséum national d'Histoire naturelle

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures de l'Université de Montréal
en vue de l'obtention du grade de Philosophiæ Doctor (Ph.D.)
en Anthropologie, option Archéologie

et au Muséum national d'Histoire naturelle
en vue de l'obtention du grade de Docteur en Préhistoire

- 2011 -

© Julien, 2011

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales
et
Muséum national d'Histoire naturelle
École doctorale « Sciences de la nature et de l'Homme » (ED 227)

Cette thèse intitulée :

Chasseurs de bisons
Apports de l'archéozoologie et de la biogéochimie isotopique
à l'étude palethnographique et paléoéthologique
du gisement épigravettien d'Amvrosievka (Ukraine)

présentée et soutenue publiquement le 12 octobre 2009 par :

Marie-Anne Julien

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Mr. Denis Vialou, Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, France, Président du jury

Mme Ariane Burke, Professeure, Université de Montréal, Canada, Directrice de thèse

Mme Marylène Patou-Mathis, Directrice de recherche du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,
France, Directrice de thèse

Mr. Hervé Bocherens, Professeur, Université de Tübingen, Allemagne, Rapporteur - Examineur externe

Mr. John D. Speth, Professeur, Université du Michigan, États-Unis, Rapporteur - Examineur externe

Mme Isabelle Ribot, Professeure, Université de Montréal, Canada, Représentante du doyen de la FES

Chasseurs de bisons - Apports de l'archéozoologie et de la biogéochimie isotopique à l'étude paléthnographique et paléoéthologique du gisement épigravettien d'Amvrosievka (Ukraine)

Résumé

Le bison est un taxon couramment représenté dans les gisements archéologiques du Pléistocène récent européen. Il est omniprésent dans les assemblages paléolithiques des plaines méridionales d'Europe orientale où les économies préhistoriques sont généralement considérées comme spécialisées dans l'acquisition de ce boviné. La « spécialisation économique » implique l'acquisition et la consommation quasi-exclusive d'un taxon au sein des populations animales disponibles. Le complexe de sites épigravettien ancien d'Amvrosievka, particulièrement riche en vestiges osseux de bisons, permet de vérifier si cette notion est ou non applicable aux populations épigravettiennes des steppes du nord de la mer Noire.

La synthèse des travaux éthologiques modernes montre que les bisons présentent une grande diversité comportementale, principalement liée à l'environnement, aux conditions climatiques locales et à la densité des populations. La caractérisation du comportement des bisons des steppes chassés par les Préhistoriques d'Amvrosievka s'est donc imposée afin de pouvoir déterminer les modalités d'acquisition de ce taxon. Deux volets ont ainsi été documentés à travers l'analyse des vestiges osseux : l'étude intra et interindividuelle des signatures isotopiques – teneurs isotopiques en carbone, oxygène et strontium de la bioapatite de l'émail dentaire ; composition isotopique en azote et en carbone du collagène de la dentine et de l'os – et l'analyse paléthnographique basée sur une étude archéozoologique. Cela nous a permis de restituer certains aspects de la paléoéthologie du bison des steppes – particulièrement son caractère non migrateur – ayant eu des répercussions directes sur les comportements cynégétiques et les économies des chasseurs d'Amvrosievka. En comparant ces résultats avec les données connues pour d'autres gisements contemporains ainsi que pour d'autres sociétés de chasseurs dans lesquelles le bison est particulièrement bien représenté dans les assemblages fauniques, nous avons discuté des modalités de chasse et des économies préhistoriques en lien avec cet animal emblématique.

Mots-clés

Archéologie – préhistoire – archéozoologie – biogéochimie – isotopes stables – paléthnologie – paléobiologie – bison – étude intra et interindividuelle – cynégétique

Bison Hunters - Contributions of Zooarchaeology and Biogeochemistry to the Palethnographical and Paleoethological study of the Epigravettian sites of Amvrosievka (Ukraine)

Abstract

Bison are one of the most abundant and widely distributed large mammals during the Late Pleistocene and are commonly found in archaeological sites. This large bovid is omnipresent in Palaeolithic faunal assemblages from the Southern Plains of Eastern Europe, where Palaeolithic economies are considered to specialise in bison hunting. Amvrosievka is a complex of Epigravettian sites, particularly rich in bison remains; thus, it provides a good context for verifying the applicability of this notion to the northern Black sea economies.

A synthesis of recent ethological analyses demonstrates the behavioural diversity of bison, linked mainly to local environmental variability, climatic conditions and population density. It was therefore necessary to reconstruct the behaviour of the steppe bison hunted at Amvrosievka before attempting to identify the acquisition strategies used. There are two distinct aspects to this research: an intra- and interindividual study of isotopic signatures – carbon, oxygen and strontium isotope ratios from enamel bioapatite; nitrogen and carbon isotope ratios from bone and dentin collagen –, and a palethnological analysis, based on the zooarchaeological study of the faunal remains. Aspects of steppe bison palaeoethology are identified that had a direct impact on the choice of hunting strategy and subsistence economy of the Epigravettian occupants of Amvrosievka: in particular, the non migratory behaviour of steppe bison is shown to have affected the seasonality of acquisition as well as hunting and butchering strategies developed by the Epigravettians. Finally, through a comparison of the faunal data from Amvrosievka with published records from other sites where bison is well represented in the archaeofaunal material, we discuss Prehistoric acquisition strategies and subsistence economies related to this emblematic species.

Keywords

Archaeology – Prehistory – Zooarchaeology – Biogeochemistry – Stable isotopes – Palethnography – Palaeobiology – bison – intra and interindividual study – hunting strategies

à ma famille,



Bisons d'Europe, gravure de R. Hainard, 1956
Bialowieza, Pologne.

Remerciements

Au terme de ce travail, c'est un grand plaisir d'entamer ces pages en adressant mes remerciements à tous ceux qui ont contribué à sa réalisation.

Je tiens tout d'abord à remercier la Pr. Pierette Thiébaud et le Pr. François Sémah pour m'avoir permis de réaliser cette recherche au sein du département d'Anthropologie de l'Université de Montréal et du département de Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Je ne pourrai assez remercier mes deux directrices, la Pr. Ariane Burke et la Dr. Marylène Patou-Mathis, qui m'ont guidé sur le chemin de cette recherche doctorale passionnante. Pour leur soutien sans faille, leurs conseils et la richesse de nos discussions, qu'elles trouvent ici l'expression de ma reconnaissance et de mon amitié.

Je remercie sincèrement le Pr. Hervé Bocherens qui a accepté de juger ce travail, pour m'avoir patiemment initiée à la biogéochimie isotopique ainsi que pour sa grande disponibilité, sa passion communicative et ses encouragements.

Que le Pr. John D. Speth, soit ici chaleureusement remercié d'avoir bien voulu participé à ce jury de thèse. Ses conseils avisés, sa rigueur et son ouverture scientifique ont été importants dans la réalisation de cette étude.

Je remercie le Pr. Denis Vialou d'avoir accepté de juger ce mémoire. Son enthousiasme et ses encouragements à chacune de nos rencontres ont été moteurs pour l'accomplissement de ce travail.

Je remercie également vivement la Pr. Isabelle Ribot, d'avoir accepté de participer à ce jury ainsi que pour ses remarques pertinentes sur les aspects méthodologiques et les perspectives de cette étude.

Je suis particulièrement reconnaissante au Dr. Alexandra Krotova de m'avoir permis d'étudier la collection d'Amrosievka. Pour nos nombreuses discussions, ses conseils, ses encouragements et sa confiance, qu'elle trouve ici l'expression de toute ma gratitude et de ma considération.

Un grand merci au Professeur B. Kooyman qui accepta d'être le tuteur de cette thèse et me partagea sa connaissance des kill sites et de l'éthologie des bisons.

Je tiens également à remercier le Dr. Stéphane Péan de m'avoir permis d'intégrer le programme Mammouths. Merci également pour ses encouragements, ses nombreux conseils et révisions, sa disponibilité, ainsi que pour les discussions et la bonne humeur partagées.

Merci au Dr. Hélène Martin d'avoir accepté de réaliser les analyses cémentochronologiques du matériel d'Amrosievka ainsi que pour nos échanges passionnants au sujet de la palééthologie, mais également pour son accueil, sa simplicité et sa disponibilité.

Des remerciements particuliers au Dr. Dorothee Drucker pour ses conseils, nos entretiens passionnants ainsi que pour son accueil chaleureux. Je la remercie également d'avoir procédé au traitement des échantillons de collagène et d'avoir accepté de relire ce manuscrit.

Je remercie également sincèrement les Pr. Larissa Kulakovska, Leonid Zaliznyak, Nicholas Conard, Muharrem Satir et Wolfgang Siebel et le Dr. Heinrich Taubald qui m'ont accueilli au sein de leurs départements et de leurs laboratoires de recherche à Kiev et Tübingen.

Je tiens à remercier tout particulièrement chacun des membres du département d'Archéologie de l'Académie des Sciences de Kiev, ainsi que les équipes du Musée d'Archéologie et du Musée de Paléontologie de Kiev pour leur hospitalité et leur amitié, ainsi que les Dr. Irina Snizhko et Vitaly Ludvoienko pour leur aide précieuse et les moments conviviaux que nous avons partagés.

Merci au Pr. Gilles Bibeau, pour ses séminaires passionnants à l'Université de Montréal. Il m'a ouvert des pistes de recherche auxquelles cette étude (et mon « cheminement intellectuel », comme il aime à le dire) doit beaucoup. Que le paradigme de l'herméneutique universalisée soit toujours avec vous !

Je souhaite également remercier les Pr. Michèle Drapeau et Adrian Burke, pour leurs commentaires, leurs conseils et leurs encouragements lors des examens de synthèse.

Je souhaite adresser ici mes sincères remerciements au Pr. Paul Hasaertz, aux Dr. Vincent Lebreton et Dmytro Nuzhnyi pour leurs conseils et leur aide précieuse tout au long de cette thèse.

Que les Dr. Corina Knipper et Thomas Tütken soient également sincèrement remerciés pour leurs recommandations et leur accueil.

Je remercie également le Dr. François Poplin dont les conseils ont été importants dans la réalisation de ce travail.

Un grand merci au Dr. Patrick Auguste, qui me partagea sa passion pour l'archéozoologie et la paléontologie au cours de mon DEA et dont les connaissances furent un apport essentiel dans ma formation.

Merci au Dr. Eva-Maria Geigl pour son aide, ainsi que son énergie et sa passion débordantes.

Merci également au Dr. Hervé Monchot, dont la richesse des discussions partagées entre Québec et France et les réflexions critiques furent très formatrices.

Mes sincères remerciements à Mme Francine David, aux Dr. Laura Niven, Jean-Phillip Brugal, Florent Rivals, William Rendu, Patrick Paillet, Arnaud Lenoble, Pascal Bertran, David Meltzer et Ryan Byerly pour les réflexions partagées, leurs conseils et leurs encouragements.

Merci au Dr. Suzanne Münzel qui m'a permis d'accéder aux collections de comparaison de l'Université de Tübingen, ainsi que pour son aide et ses conseils.

Merci à Claire Saint-Germain et Michèle Courtemanche, pour leur enseignement et leur amitié sans frontières.

De sincères remerciements également au Dr. Gary Adams, qui malgré le travail du temps, a patiemment recherché les informations qui me furent d'une aide précieuse.

Un grand merci aux équipes de fouille d'Amvrosievka et de Mezhyrich. Mes pensées vont à Shura.

Merci également à chacun des membres du Musée canadien des civilisations, notamment au Dr. Ian Dyck et à Stacey Girling, ainsi qu'au personnel du Musée canadien de la nature.

De sincères remerciements à toute l'équipe de géochimie isotopique de l'Université de Tübingen. Un grand merci à Bernd Steinhilber et Elmar Reitter, pour leur aide et leurs conseils lors des manip et des mesures.

Un grand merci à Christoph Wissing d'avoir participé aux manip des échantillons de collagène.

Mille mercis à Carole et Laurent pour leurs commentaires pertinents lors de la relecture des premières versions de ce mémoire.

Ce travail a été possible grâce au financement du programme ANR Mammouths, que chacun de ses membres soit ici remercié.

Remerciements à Emmanuel Roudier pour le superbe priscus !

Un immense merci à tous mes camarades de labo de Montréal, Paris et Tübingen : Guylaine Landry, Louis Gilbert, Carla Maestro, Jessica Masset, Patrizio Colangelo, Benjamin Patenaude, Carole Vercoutère, Marie Liouville, Laurent Crépin, Valérie Bourdillat, Eva Daschek, Souhila Merzoug, Grégory Bayle, Serge Paulus, Altug Hasözbeğ, Mustafa Kibaroglu et Massoud. Je tiens à souligner l'amitié et la bonne humeur qu'ils m'ont partagées, ainsi que l'aide qu'ils n'ont jamais refusée de m'apporter malgré leurs emplois du temps bien remplis !

Un grand merci à Michel Bordier, pour ses corrections, son enthousiasme et sa grande disponibilité.

Merci aux étudiants et personnels de l'Université de Montréal, qui ont su si gentiment m'accueillir et m'aider dans ma découverte des rouages de la vie québécoise.

Un grand merci s'adresse aux étudiants, anciens étudiants et personnels du département de Préhistoire du MNHN.

Merci également à Julie & Edouard, Anne, Simon, Vincent, Erwan, Boris, Matthieu, Laurentchick, Sébastien, Anne-So, Laëtitia, Doudou et tous les autres pour les discussions et les moments de détente partagés.

De tendres remerciements à ceux qui furent un réconfort et un moteur de tous les instants, ma famille et mes amis : Carole, Isa, Moïse, Seb, Fred et Eloïm (mes familles de Nouvelle France) ; le plus québécois des brennou, Sim & ses 2 G ; Naftousia, Marushka, Paula, Vlad, qui m'ont fait découvrir leur beau pays ; les tournonnais, Jim, Cousin, Guillaume, Pimau, Fab, Mat, Pierre (super cyber-pen !) ; les blancois, Soiz, Marianne & Céd, Julien, Jérem ; mes breto-québécoises préférées, Claire et Fanny ; les parigots, Clém & Cédric, Nat, Marie-Adé, François, Pierrick, Jean-Mi et tous les autres. Qu'ils me pardonnent que cette aventure m'ai coupée si souvent d'eux.

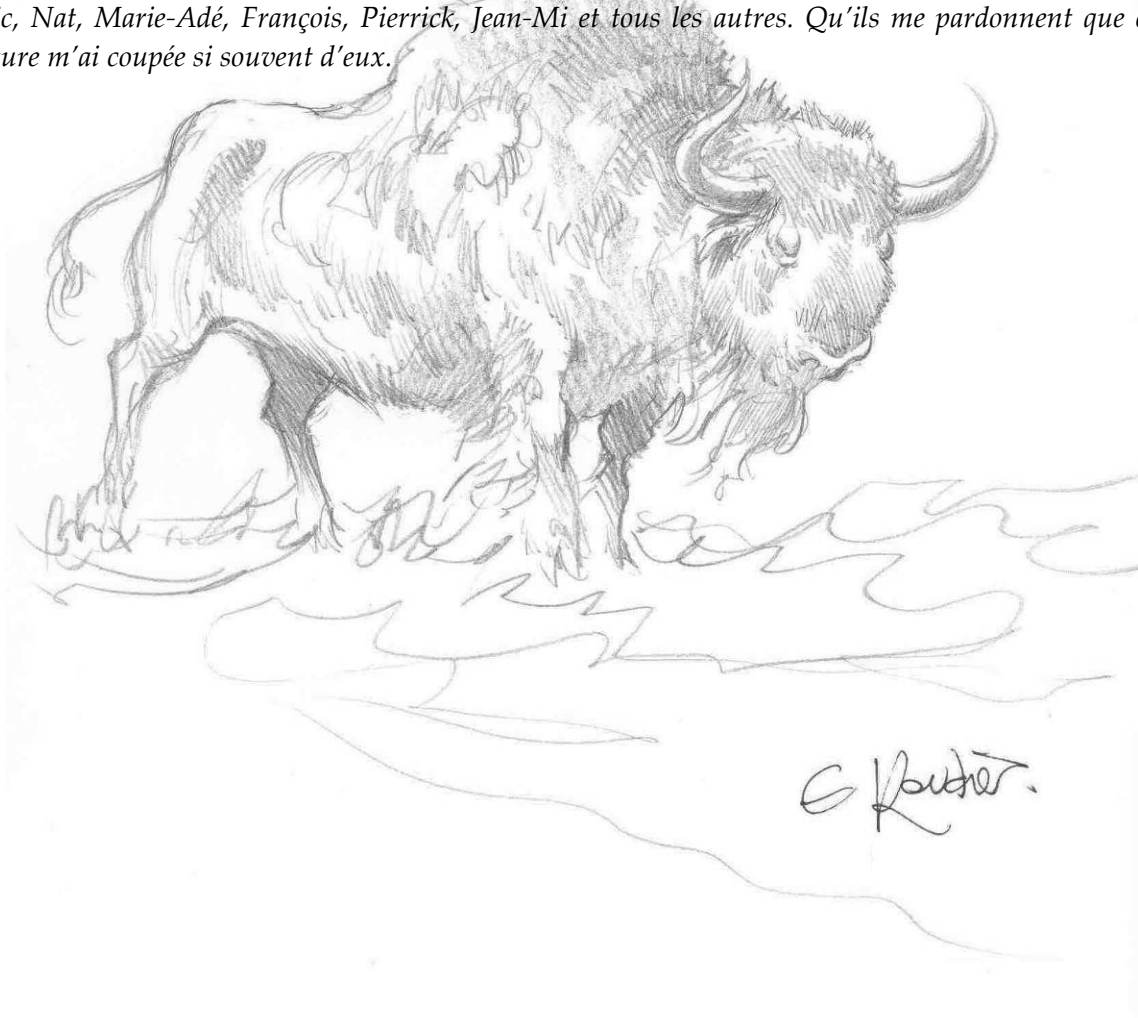


Table des matières

Introduction	1
Chapitre I. Le gisement d'Amvrosievka.....	11
I-1. Présentation du gisement.....	14
I-1-1. Contexte géographique	14
I-1-2. Cadre historique.....	19
I-1-3. Contexte chronostratigraphique.....	21
I-1-4. Contexte paléoenvironnemental.....	24
I-1-5. Contexte archéologique	26
I-2. Matériel étudié.....	30
I-2-1. Matériel utilisé pour l'étude isotopique	31
I-2-2. Matériel utilisé pour l'étude archéozoologique.....	32
Chapitre II. Les bisons : phylogénie et (paléo)éthologie.....	37
II-1. Taxinomie et phylogénie.....	40
II-1-1. Bisons du Pléistocène supérieur	40
II-1-2. Taxons actuels	46
II-2. De l'éthologie à la paléoéthologie.....	55
II-2-1. Éthologie des bisons modernes.....	57
II-2-2. Application à la paléoéthologie	68
II-3. Conclusions.....	74
Chapitre III. Étude isotopique : ce qui a été consommé, plus quelques pour mille... ..	75
III-1. Les ossements : horloges géochimiques individuelles.....	77
III-1-1. Diversité des tissus osseux, des enregistrements isotopiques et de leur durée d'intégration.....	77
III-1-2. Tissus osseux et enregistrements isotopiques : potentiels et limites diagénétiques.....	81
III-1-3. Diversité des tissus osseux et des signaux comme approche paléobiologique.....	82
III-2. Principes théoriques.....	83
III-2-1. Composition isotopique en carbone ($\delta^{13}\text{C}$).....	84
III-2-2. Composition isotopique en oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)	86
III-2-3. Composition isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$)	88
III-2-4. Composition isotopique en strontium ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$).....	89
III-3. Méthodes d'étude.....	90
III-3-1. Échantillonnage.....	90
III-3-2. Protocole des analyses isotopiques.....	91
III-3-3. Méthodes d'analyses statistiques.....	93

III-4. Résultats obtenus pour les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{15}\text{N}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ du collagène et de la bioapatite .	94
III-4-1. Indications taphonomiques	96
III-4-2. Indications paléobiologiques à partir des résultats comparés collagènes / carbonates	105
III-4-3. Étude des variations intra et interindividuelles des teneurs de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ des carbonates	111
III-5. Conclusions	127
 Chapitre IV. Étude archéozoologique : ce qui a été chassé, moins quelques éléments... ..	131
IV-1. Principes théoriques et méthodes d'étude	133
IV-1-1. Préparation et enregistrement du matériel	135
IV-1-2. Identification anatomique et taxinomique	136
IV-1-3. Estimation de l'âge et détermination du sexe	136
IV-1-4. Quantification : composition de l'assemblage et mesures d'abondance.....	139
IV-1-5. Taphonomie.....	148
IV-2. Résultats.....	151
IV-2-1. Dénombrement	151
IV-2-2. Étude taphonomique.....	152
IV-2-3. Étude palethnographique.....	159
IV-3. Conclusions	182
 Chapitre V. Synthèse et discussion : Chasseurs et bisons.	185
V-1. Palethnographie et paléoéthologie à Amvrosievka	187
V-1-1. Synthèse méthodologique.....	187
V-1-2. Histoire pré et post-dépositionnelle de l'assemblage faunique du <i>bone bed</i>	191
V-1-3. Paléoéthologie des bisons d'Amvrosievka	193
V-1-4. Exploitation du bison à Amvrosievka.....	197
V-2. Bisons et économies préhistoriques	211
V-2-1. Amvrosievka et autres sites de plein air « à bison » de la préhistoire européenne	213
V-2-2. Le bison dans la préhistoire nord-américaine	227
V-3. Conclusions	239
 Conclusions et perspectives	243
 Bibliographie.....	251
 Annexes.....	285

Liste des figures

- Figure 1 : Extension des traditions culturelles en Europe centrale et orientale pendant (a) le Maximum Glaciaire (ca. 22 – 17 000 BP) et (b) le Pléniglaciaire supérieur (ca. 17 – 13 500 BP) (d'après Djindjian *et al.*, 1999 in Péan, 2001).....4
- Figure 2 : Principales théories concernant le rapport entre le « cycle saisonnier » des troupeaux de *Bison bison bison* et le mode de chasse pratiquée par les chasseurs des Plaines septentrionales nord-américaines au cours de la Préhistoire récente.....8
- Figure 3 : Localisation du gisement d'Amvrosievka.....15
- Figure 4 : Paysage de plateaux et de vallées, avec une végétation de steppe et ripisylves en fond de vallée (le gisement est indiqué par la flèche).....16
- Figure 5 : Localisation des sites par rapport au ravin Kazennaia (au premier plan).....17
- Figure 6 : Localisation topographique des sites et des zones fouillées (modifié d'après Krotova & Belan, 1993).....17
- Figure 7 : Le campement, avec vue sur le ravin Kazennaia (à gauche de l'image) et son affluent (à droite de l'image) où se situe le *bone bed*.....18
- Figure 8 : Vue du ravin partiellement comblé par des sédiments holocènes, où est localisé le *bone bed*...18
- Figure 9 : Principaux gisements paléontologiques (en blanc) et archéologiques (en noir), rapportés au Paléolithique supérieur en Ukraine et sur les territoires adjacents, selon l'importance des taxons dans les assemblages fauniques (d'après Shydlovskiy, 2008). Au Nord se situent les sites « à mammoths » et au Sud, la zone « des steppes ». Gisements cités dans le texte : Anetovka (23), Bolshaja Akkardja (24), Osokorivka (26), Yami (30), Amvrosievka (32), Kamennaya Balka (35).20
- Figure 10 : Contexte stratigraphique du *bone bed* (coupe nord-ouest/sud-est) (modifié d'après Krotova & Belan, 1993).....21
- Figure 11 : Datations radiocarbones et AMS (non calibrées) réalisées sur les vestiges osseux des sites d'Amvrosievka en fonction des décapages des niveaux archéologique du *bone bed* (WE = zone ouest ; CE = zone centrale) et du campement (Camp.). Les différents laboratoires d'analyse (LE = Saint-Pétersbourg ; Ox = Oxford ; Ki = Kiev) ont été distingués (*cf.* le Tableau 1 pour le détail des données).23
- Figure 12 : Assemblages mammaliens du Valdai récent (24-12 000 BP). I = assemblage à mammoth de type arctique, IIa = assemblage à mammoth de type boréal, VI = assemblage des steppes (euro-casaques), VII = assemblage nord-caucasien, IX : assemblage montagnard de Crimée, X = assemblage montagnard du Caucase (modifié d'après Markova *et al.*, 2007).....25

Figure 13 : <i>Bone bed</i> en cours de fouille (zone centrale) (cliché : A. Krotova, 2005).	28
Figure 14 : Plan des différents secteurs de fouille du <i>bone bed</i> (W.E. : zone ouest, C.E. : zone centrale) (modifié d'après Krotova <i>et al.</i> , 2006a).	28
Figure 15 : Industries lithique et osseuse provenant de la zone ouest du <i>bone bed</i> (d'après Krotova, in Julien & Krotova, 2008).	30
Figure 16 : Répartition et dispersion des bisons au cours du temps, selon les données paléogénétiques (rouge : <i>B. occidentalis</i> , bleu : <i>B. antiquus</i>) (d'après Shapiro <i>et al.</i> , 2004).	45
Figure 17 : Évolution de la taille des populations de bisons béringiens et nord-américains à travers le temps, selon les données paléogénétiques (d'après Shapiro <i>et al.</i> , 2004 ; Drummond <i>et al.</i> , 2005).	45
Figure 18 : Hypothèse expliquant la divergence génétique de <i>B. bison</i> et <i>B. bonasus</i> (Wisent) (d'après Verkaar <i>et al.</i> , 2004).	47
Figure 19 : Arbres phylogénétiques des bovinés selon les données génétiques (d'après Verkaar <i>et al.</i> , 2004).	47
Figure 20 : <i>Bison bonasus</i> mâle (cliché : W. Olech)	50
Figure 21 : Répartition originelle de <i>B. bison bison</i> et <i>B. bison athabascae</i> (d'après Reynolds <i>et al.</i> , 2003).	53
Figure 22 : Principales différences morphologiques de <i>Bison bison bison</i> et <i>Bison bison athabascae</i> mâles (modifié d'après Reynolds <i>et al.</i> , 2003 ; Wilson & Zittlau, 2004).	53
Figure 23 : Répartition (en 1998) des troupeaux mixtes et des mâles <i>B. bonasus</i> dans la forêt de Bialowieza (d'après Pucek <i>et al.</i> 2004).	60
Figure 24 : Représentation schématique (a) et artistique (b) du mode d'utilisation d'une variante de <i>jump</i> (d'après Badertscher <i>et al.</i> , 1987 ; dessin de Denig 1929 in Stanford, 1999).	67
Figure 25 : Chasse à l'approche par les Premières Nations dans les Grandes Plaines nord-américaines (G. Catlin, 1844).	67
Figure 26 : Modes de prélèvement, constitution des tissus osseux et éléments analysés (prélèvement séquentiel pour l'émail indiqué en rouge et « global », pour la dentine et l'os, en vert).	78
Figure 27 : Structure d'une dent humaine et coupe transversale de la couronne d'une dent de boviné montrant le mode de dépôt en feuillets de l'émail (modifiés d'après : webodonto.uclermont1.fr/Documents/pdf/fiche-asstes19.pdf et Hillson, 2005).	79
Figure 28 : Mode de prélèvement des couronnes dentaires et signal isotopique mesuré (modifié d'après Tütken <i>et al.</i> , 2008).	80

Figure 29 : Diagrammes schématiques des variations saisonnières de $\delta^{18}\text{O}$ et de son signal décalé et atténué enregistré dans l'émail dentaire (A) ainsi que selon un échantillonnage séquentiel (B) (d'après Kohn, 2004).	81
Figure 30 : Répartition actuelle des écosystèmes à plantes à photosynthèse en C_3 , en C_4 et en C_3/C_4 (d'après Cerling & Quade, 1993).	84
Figure 31 : Gamme et principales causes de variations des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes et du collagène des herbivores mesurées dans des environnements modernes arctiques, tempérés et steppiques (d'après Bocherens, 2003).	85
Figure 32 : Saisonnalité des naissances enregistrées dans les variations intradentaires de $\delta^{18}\text{O}$ (modifié d'après Balasse, 2004).	87
Figure 33 : Quantités de carbone et d'azote (en pourcentages) mesurées sur les échantillons d'os et de dentine.	98
Figure 34 : Pourcentages de carbone et d'azote des collagènes extraits de la dentine et de l'os (N = 39) (le triangle correspond au cheval).	98
Figure 35 : Variations intra-individuelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (ronds bleus), $\delta^{13}\text{C}$ (triangles verts) et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (croix rouges) des échantillons d'émail dentaire, selon leur localisation par rapport au collet (Ht / collet). Les zones ombrées correspondent aux valeurs faibles de $\delta^{18}\text{O}$, soit aux saisons froides. La chronologie des enregistrements se lit de haut (plus ancien) en bas (plus récent).	101
Figure 36 : Comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes osseux et dentaires des bisons et du cheval d'Amvrosievka.	107
Figure 37 : Variations intra-individuelles des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène de l'os et de la dentine.	108
Figure 38 : Valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) des échantillons de collagène et d'apatite, comparées, en tenant compte du fractionnement (flèches), aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes à photosynthèse en C_3 et en C_4 (coll. : collagène, carb. : carbonates).	109
Figure 39 : Variations intra-individuelles des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ (la flèche indique des valeurs hautes de $\delta^{13}\text{C}$ à la base de la couronne).	112
Figure 40 : Variations intra-individuelles des teneurs en $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$.	114
Figure 41 : Variations intra-individuelles de $\delta^{18}\text{O}$ des individus des groupes B et C.	116
Figure 42 : Variations intra-individuelles en $\delta^{18}\text{O}$ de Amv-1, Amv-22 et Amv-4. Les zones ombrées correspondent aux saisons froides enregistrées, les doubles flèches à un cycle complet (un an), les flèches simples à un cycle incomplet (A = amplitude du signal isotopique, t_Δ = longueur de croissance de l'émail).	117

Figure 43 : Variations intra-individuelles en $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ des individus rapportées aux groupes 1 et 2.	120
Figure 44 : Essai de mise en parallèle des enregistrements de $\delta^{18}\text{O}$ des groupes 1 et 2 et du cycle naturel des bisons actuels (H : saison hivernale ; E : saison estivale).	121
Figure 45 : Comparaisons des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ selon les moyennes pour un cycle annuel de formation des M_3 et selon les valeurs moyennes générales individuelles.	123
Figure 46 : Essai de regroupement des variations intra-individuelles des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ (en vert), $\delta^{18}\text{O}$ (en bleu) et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (croix rouges).	124
Figure 47 : Stade d'usure des jugales (d'après Grant, 1982).	138
Figure 48 : Types théoriques de courbes selon le modèle développé par L. Binford (1978) (d'après Marean & Frey, 1997).	145
Figure 49 : Proportions relatives des ossements indéterminés du secteur ouest, selon leur longueur en centimètres (les fragments présentant des cassures récentes n'ont pas été pris en compte).	153
Figure 50 : Proportions relatives des ossements indéterminés selon leur longueur, dans les différents décapages du secteur ouest, selon que l'on considère (a) ou non (b) les ossements inférieurs à 2 cm de longueur.	154
Figure 51 : Etat de conservation et de fragmentation des ossements (exemple provenant de : A88-IV-3B).	155
Figure 52 : Exemples de stigmates liés à l'action des carnivores (A94-4B-#59 et A90-2B).	158
Figure 53 : Courbes d'âge calculées à partir de la hauteur du métaconide (formule Klein-Spinage) avec AGE _m = 17 ans (en abscisses : groupes d'âge à 10 %, soit 1,7 ans d'intervalle ; D = droites, G = gauches).	163
Figure 54 : Représentation des stades d'usures dentaires (selon Grant, 1982) (D = droites, G = gauches).	164
Figure 55 : Probable fragment de vertèbre cervicale (A94-4B) attribué à un très jeune individu.	166
Figure 56 : Métacarpiens principaux a) : rapport entre la largeur proximale (Bp) et la largeur de la diaphyse (SD) ; talus b) : rapport entre la largeur distale (Bd) et la longueur latérale maximale (GLI) ; et rapport entre la largeur (Bp) et l'épaisseur (Dp) de l'épiphyse proximale des métatarsiens principaux c), selon leur latéralisation (D = droite ; G = gauche). Lorsque celles-ci étaient disponibles, les valeurs pour les ossements des décapages I-III (fouille 1986) ont été ajoutées pour comparaison.	167
Figure 57 : Représentation squelettique par élément anatomique en %NR, %NME et UAM standardisé (%UAM).	170

Figure 58 : Représentation des unités anatomiques en pourcentage de NME, comparées aux valeurs théoriques d'un squelette complet.....	172
Figure 59 : Représentation des unités anatomiques, selon les valeurs de UAM standardisées.....	173
Figure 60 : Représentation (en %MAU) des différentes parties des os des membres.....	173
Figure 61 : Représentation squelettique (en %MAU) en fonction de la densité des ossements (en g/cm ³).	175
Figure 62 : Représentation anatomique (en %MAU) en fonction de l'indice d'utilité ([S]MAVGTP) défini par A. Emerson (1990). Les os du squelette axial et du squelette appendiculaire ont été distingués.	175
Figure 63 : Proportions relatives des segments d'os longs (en %MAU) en fonction de leur densité osseuse (en g/cm ³).	176
Figure 64 : Proportions relatives des segments d'os longs (en %MAU) en fonction de leur pourcentage de graisse.....	177
Figure 65 : Exemples de stigmates d'origine anthropique : processus épineux de vertèbre thoracique présentant une strie de décharnement (A93-3B-#111), et probable fragment de côte présentant des stigmates profonds (pseudo- <i>chop mark</i>) pouvant résulter du dépeçage (A93-2B).	179
Figure 66 : Localisation schématique et nature des stries de boucherie observées sur les éléments squelettiques (modifié d'après M. Coutureau (inrap)).	180
Figure 67 : Comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes osseux (a) et dentaires (b) avec des populations de Bovinés pléistocènes eurasiatiques et béringiens (d'après les données publiées par : Fizet <i>et al.</i> , 1995 ; Bocherens <i>et al.</i> , 1995, 1996 et 1997 ; Ambrose, 1998 ; Iacumin <i>et al.</i> , 2000 ; Richards <i>et al.</i> , 2000 ; Drucker, 2001 ; Drucker <i>et al.</i> , 1999 et 2005. Fox-Dobbs <i>et al.</i> , 2008).	194
Figure 68 : Comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes des bison et du cheval d'Amvrosievka, avec des populations d'Equidés pléistocènes eurasiatiques et béringiens (d'après les données publiées par : Fizet <i>et al.</i> , 1995 ; Bocherens <i>et al.</i> , 1995, 1996 et 1997 ; Ambrose, 1998 ; Iacumin <i>et al.</i> , 2000 ; Richards <i>et al.</i> , 2000 ; Drucker, 2001 ; Péan, 2001 ; Drucker <i>et al.</i> , 1999 et 2005. Fox-Dobbs <i>et al.</i> , 2008).	195
Figure 69 : Variations saisonnières théoriques des masses graisseuses des grands bovidés, selon le sexe (modifié d'après Brugal, 1999).	207
Figure 70 : Proportions comparées (en %NR) des représentations anatomiques de bisons d'Amvrosievka (<i>bone bed</i> , zone ouest) avec Anetovka II (fouilles 1979-85) (données d'Anetovka II d'après Stanko <i>et al.</i> , 1989).	215
Figure 71 : Proportions comparées des unités anatomiques (en %NR) de bisons d'Amvrosievka (<i>bone bed</i> , zone ouest) avec Anetovka II (fouilles 1979-85) (données d'Anetovka II d'après Stanko <i>et al.</i> , 1989).	215

Figure 72 : Représentations squelettiques de *Bison priscus* et *Equus ferus* (*cf. caballus*) de Kamennaya Balka II (1 : fréquent, 2 : prédominant) (d'après Leonova *et al.*, 2006). 217

Figure 73 : Modes d'acquisition du bison, modes de subsistance et sites d'abattages de bisons (points) de la Préhistoire récente des Grandes Plaines (modifié d'après Cooper, 2008)..... 233

Figure 74 : Modèle annuel d'utilisation des différentes ressources disponibles dans les Plaines septentrionales nord-américaines établi par M. Kornfeld (1994) (a) et confrontation du modèle d'acquisition des grands herbivores avec les données archéologiques (fréquence des *kill sites*) (b) (d'après Cooper, 2008)..... 234

Liste des tableaux

Tableau 1 : Détail des datations radiocarbones (non calibrées) réalisées sur le matériel d'Amvrosievka (Camp = campement ; CE = zone centrale ; WE = zone ouest) (d'après Hedges <i>et al.</i> , 1996 ; Krotova, 1996, 2003b).....	23
Tableau 2 : Micrommamifères du décapage II de la zone centrale du <i>bone bed</i> d'Amvrosievka (d'après Rekovets <i>in</i> Krotova <i>et al.</i> , 2006b).....	26
Tableau 3 : Liste du matériel analysé pour l'étude isotopique (WE : zone ouest, I : secteur I, II : secteur II ; CE : zone centrale ; Camp. : campement).....	32
Tableau 4 : Décompte du matériel faunique de la zone ouest du <i>bone bed</i> , selon les secteurs et les décapages (NRD : nombre de restes déterminés, NRI : nombre de restes indéterminés, NRT : nombre total de restes). Les vestiges provenant des décapages I-III sont donnés à titre indicatif et ne sont pas considérés dans les calculs.	33
Tableau 5 : Chronostratigraphie simplifiée du Pléistocène d'Europe et d'Amérique du Nord (d'après Vialou <i>et al.</i> , 2004).....	41
Tableau 6 : Rapports isotopiques mesurés dans cette étude (modifié d'après Koch, 2007).	83
Tableau 7 : Détail des groupes d'âges des individus considérés dans l'étude isotopique (<i>cf.</i> Annexe 1 pour le détail des estimations d'âge).....	95
Tableau 8 : Résultats des analyses isotopiques sur collagène de l'os et de la dentine (d) ainsi que sur les carbonates (carb) de la bioapatite de l'émail dentaire (les calculs ne tiennent pas compte des valeurs entre parenthèses dont l'intégrité géochimique n'est pas assurée). ...	99
Tableau 9 : Résultats simplifiés des mesures isotopiques sur émail dentaire.	105
Tableau 10 : Variations intrapopulationnelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (‰) de l'émail dentaire de différents taxons actuels, selon la gamme et l'écart type des moyennes individuelles calculés à partir des données publiées par H. Fricke <i>et al.</i> (1998), M. Clementz & P. Koch (2001) ; K. Hoppe (2006) et J. Fenner (2007) (N : nombre d'individus ; (*) : individus ne présentant pas de variations intra-individuelles saisonnières de $\delta^{18}\text{O}$ car l'eau ingérée provient d'une source souterraine ; BNP : Badlands National Park ; WCNP : Wind Cave National Park).....	110
Tableau 11 : Valeur moyenne, écart-type (s) et coefficient de variation (c.v.) pour l'ensemble des valeurs (N=66) et selon les moyennes individuelles (N=23) de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (sans tenir compte de Amv-14 et Amv-20).	113

Tableau 12 : Valeurs moyennes et par cycle annuel des individus, les groupes établis en fonction des schémas de variations intra-individuels ont été reportés. Les valeurs en gras indiquent les données pour lesquelles les groupes II et III ont été établis. Pour comparaison, les groupes établis en fonction du temps de minéralisation ont été précisés (WE : zone ouest, CE : zone centrale).....	126
Tableau 13 : Ages de fusion des os du squelette post-crânien chez <i>Bison bonasus</i> (d'après Koch, 1932 in Duffield, 1973 et Koch, 1935). Sauf mention contraire, les âges sont exprimés en années.....	139
Tableau 14 : Stigmates d'altération d'origine climato-édaphique ou biologique potentiellement identifiables dans un assemblage faunique (* = agents biologiques ; A = accentuation ; R = ruissellement ; P = percolation ; + = présent) (Behrensmeyer, 1978 ; Andrews & Cook, 1985 ; Marshall, 1989 ; Auguste, 1994 ; Fosse, 1994) (modifié d'après Julien, 2003).....	149
Tableau 15 : Liste non exhaustive de stigmates d'origine biologique potentiellement identifiables dans un assemblage faunique (Noe-Nygaard, 1977 ; d'Errico & Giacobini, 1988 ; Marshall, 1989 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994 ; Lyman, 1994b).....	150
Tableau 16 : Décompte du matériel faunique et des objets en matières dures d'origine animale (MDOA) du secteur ouest du <i>bone bed</i> (NR : nombre de restes, NRD : nombre de restes déterminés, NRI : nombre de restes indéterminés, NRT : nombre total de restes).....	151
Tableau 17 : Quantification en NRD des ossements rapportés au bison, selon les décapages du secteur I et les différents nettoyages de coupe des secteurs I et II.....	152
Tableau 18 : Indices de fragmentation (IF) calculés par élément anatomique.	155
Tableau 19 : Résultats comparés des estimations d'âge (en classes) en NMI, selon les différentes méthodes utilisées.	165
Tableau 20 : Résultats comparés des estimations d'âge (en classes) en NMI, selon le matériel osseux et dentaire.	166
Tableau 21 : Structure de population estimée pour la cohorte de la zone ouest du <i>bone bed</i> d'Amvrosievka et comparée aux données publiées pour les population de <i>Bison bonasus</i> de la forêt de Bialowieza (Pologne et Biélorussie) et de <i>Bison bison athabasca</i> du Mackenzie Bison Sanctuary (Territoires du Nord-Ouest, Canada) (1 : d'après Pucek <i>et al.</i> , 2004b ; 2 : d'après Calef, 1984 in Reynolds <i>et al.</i> , 2003).	168
Tableau 22 : Subdivision anatomique du squelette.....	172

Tableau 23 : Comparaison des résultats obtenus à partir de différentes méthodes d'estimation de la saison d'abattage. Lorsque cela était possible, le NMI a été précisé, même si deux méthodes ou deux études peuvent se référer aux mêmes individus (a : individu âgé de 8-9 mois, b : individus âgés de 2 mois, c : individus âgés de quelques mois) (1 : <i>in</i> Krotova, 2003a ; 2 : <i>in</i> Krotova & Belan, 1993).	200
Tableau 24 : Principales caractéristiques observables dans le <i>bone bed</i> et le campement.....	210
Tableau 25 : Composition faunique de l'assemblage de grands mammifères d'Anetovka II (fouilles 1979 à 2003) (d'après Starkin, 2006).....	214
Tableau 26 : Composition faunique de l'assemblage de grands mammifères du niveau 2 de Kamennaya Balka II (fouilles 1959 à 2002) (d'après Leonova <i>et al.</i> , 2006).	216
Tableau 27 : Spectres fauniques (NRD/NMI) des différents sites de la région des steppes méridionales du Paléolithique supérieur ancien (PSA) à récent, selon la chronologie d'A. Krotova (2003b) (données d'après Pidoplichko, 1956 ; Krotova, 1994 ; Kranokutsky, 1996 ; Sekerska, 1999 ; Starkin, 2006).....	219
Tableau 28 : Datations et fonctions des sites du Paléolithique supérieur des steppes méridionales d'Europe orientale (PSR : Paléolithique supérieur récent ; PSM : Paléolithique supérieur moyen) (données d'après Klein, 1973 ; Soffer, 1990 ; Velichko & Kurenkova, 1990 ; Krotova & Belan, 1993 ; Leonova, 1994 ; Kranokutsky, 1996 ; Grigorieva, 1999 ; Krotova, 1999 ; Hoffecker, 2002 ; Krotova, 2003b).	220
Tableau 29 : Sites de plein air du Paléolithique moyen d'Europe orientale, pour lesquels le bison est le taxon dominant (d'après Hoffecker <i>et al.</i> , 1991 ; Hoffecker & Cleghorn, 2000 ; Hoffecker, 2002).....	222
Tableau 30 : Datations et fonctions des sites de plein air du Paléolithique supérieur d'Europe occidentale, dont le spectre faunique est dominé par le bison (données d'après Delpech, 1972 ; Ferullo <i>et al.</i> , 1999).	224
Tableau 31 : Datations et fonctions des sites de plein air du Paléolithique moyen d'Europe occidentale, dont le spectre faunique est dominé par le bison (Données d'après Brugal & David, 1993 ; Farizy <i>et al.</i> , 1994 ; Gaudzinski, 1995, 1996 ; Jaubert <i>et al.</i> , 2005).....	226

Introduction

Au dernier Pléniglaciaire, dans la zone des steppes du nord de la mer Noire et de la mer d'Azov, le bison est considéré par les Préhistoriens et ce, depuis plus d'un demi siècle, comme la principale ressource économique des chasseurs paléolithiques de l'Épigravettien ancien. Le technocomplexe Épigravettien a perduré plusieurs milliers d'années au cours du Paléolithique supérieur. Les faciès Épigravettiens s'inscrivent dans la tradition technique du Gravettien *s.l.* et se caractérisent par la présence systématique de pièces à bord abattu et appointées. Ils sont connus entre 22 000 et 13 500 BP sur l'ensemble de l'Europe (à l'exception de l'aire occidentale couverte par le Solutréen et le Magdalénien) jusqu'à la grande plaine orientale, où ils persistent jusqu'à la fin du Pléistocène (11-10 000 BP). Dans cette région d'Europe de l'Est, au cours de la péjoration climatique du dernier Maximum Glaciaire (LGM), le peuplement se cantonne sur le pourtour du lac qu'est devenue la mer Noire (Figure 1a). À partir de 17 000 BP, l'environnement froid et sec du Dryas I s'améliore progressivement et permet le repeuplement de la grande plaine orientale par les bassins du Dniepr et du Don (Djindjian *et al.*, 1999 ; Vialou *et al.*, 2004) (Figure 1b).

Pendant le Pléniglaciaire, le nord de la mer Noire (comme la zone méditerranéenne) forme un refuge pour certaines espèces végétales et animales, mais également pour l'Homme. Une zonation latitudinale de la grande plaine d'Europe orientale sépare les plaines septentrionales périglaciaires des steppes méridionales. Celles-ci sont délimitées au nord par une zone de forêt-steppe. La période comprise entre 22 000 et 17 000 BP montre des occupations rapportées à deux entités techno-culturelles de l'Épigravettien ancien : l'Épigravettien de « tradition aurignacienne » (ou « aurignacoïde ») et celui de « tradition gravettienne » (Krotova, 2003b).

Le bison est un taxon courant dans les assemblages archéologiques paléolithiques. Il est présent dans de très nombreux sites européens, mais rarement en grande quantité. Les rares gisements de plein air où les grands bovidés (bison ou aurochs) dominent le spectre faunique, ont fait l'objet de nombreux travaux, principalement au cours des années 1990. Les études archéozoologiques démontrent que la chasse dite « spécialisée » ou « orientée » dans l'acquisition du bison fut pratiquée dès le Paléolithique moyen. En effet, des sites de plein air à activités spécialisées dans l'abattage et le traitement des carcasses de bison ont été reconnus en Europe orientale mais également en Europe occidentale. Les travaux archéozoologiques menés sur ces accumulations

fauniques généralement très importantes, tendent à prouver une stratégie de chasse répétitive par rabattage et piégeage de petits groupes d'individus (Hoffecker *et al.*, 1991 ; Brugal & David, 1993 ; Farizy *et al.*, 1994 ; Gaudzinski, 1995, 1996 ; Krotova, 1999 ; Jaubert *et al.*, 2005). Ces sites attestent d'une « continuité » et surtout de l'efficacité de ce mode d'acquisition au cours de la préhistoire européenne et ce, depuis le Paléolithique moyen jusqu'à, au moins, la fin du Paléolithique supérieur. De par leur nature et leur fonction, ces gisements constituent de précieux témoins pour la compréhension des comportements humains passés et des diverses stratégies de chasse développées par les chasseurs préhistoriques.

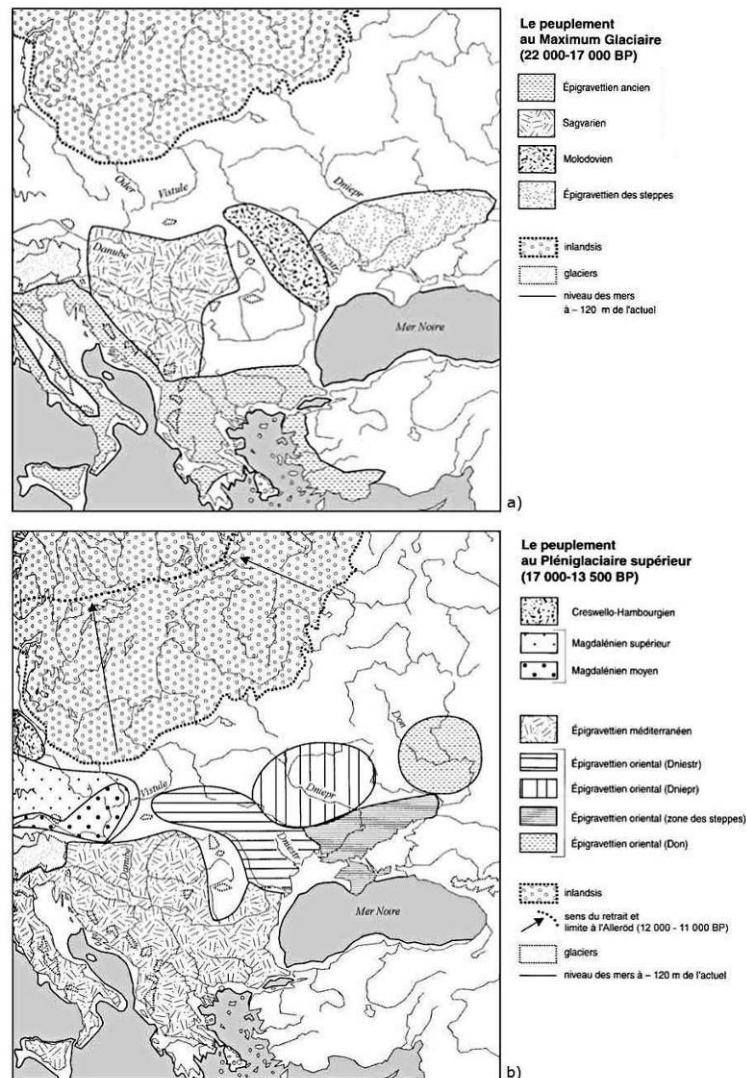


Figure 1 : Extension des traditions culturelles en Europe centrale et orientale pendant (a) le Maximum Glaciaire (ca. 22 – 17 000 BP) et (b) le Pléniglaciaire supérieur (ca. 17 – 13 500 BP) (d'après Djindjian *et al.*, 1999 in Péan, 2001).

La découverte et l'étude de ces gisements alimenta un débat sur la nature des activités cynégétiques et des économies paléolithiques ; celui-ci divise les préhistoriens, entre partisans du généralisme et défenseurs de la spécialisation (Gamble, 1986 ; Patou, 1989 ; Mellars, 1996 ; Delpech, 1999 ; Enloe, 1999 ; Speth & Tchernov, 1999 ; Burke, 2000 ; Grayson & Delpech, 2002). Certains chercheurs considèrent en effet que l'économie de subsistance généraliste du Paléolithique moyen s'opposerait à l'économie orientée ou spécialisée du Paléolithique supérieur.

En Europe orientale, les nombreux sites présentant une nette prédominance du bison dans les spectres fauniques semblent attester d'une spécialisation économique au Paléolithique supérieur, parfois considérée comme débutant dès le Paléolithique moyen (Soffer, 1985 ; Praslov *et al.*, 1989 ; Stanko, 1999). Il a d'ailleurs été suggéré que ce taxon constituait la première source de nourriture des préhistoriques des Plaines méridionales au cours du dernier Maximum Glaciaire (Hoffecker, 2002). Les sites sub-contemporains d'Amvrosievka (campement et *bone-bed*), Anetovka II, Sagaidak, Muralovka, Bolshaya Akkardja et Zolotovka I attestent tous d'une acquisition préférentielle de ce taxon.

Toutefois, l'importance numérique¹ des vestiges d'une espèce dans un assemblage osseux ne reflète pas nécessairement son importance dans l'alimentation et donc dans l'économie réelle des chasseurs paléolithiques (Enloe, 1999 ; Costamagno, 2002 ; Drucker & Henry-Gambier, 2005 ; Pétilion & Letourneux, 2006 ; Crépin, 2007). Celle-ci dépend de la taille de l'animal, de la fréquence de son acquisition au cours de l'année et à plus long terme, du nombre de personnes impliquées dans l'acquisition et la consommation, des éléments réellement consommés (par opposition à ceux abandonnés ou servant à un but technique) mais également de l'existence d'éventuels tabous alimentaires². Aussi, la caractérisation fonctionnelle des sites est un élément important pour la restitution que nous faisons des économies de subsistance paléolithiques. L'identification des activités réalisées sur le site, non seulement de leur nature mais également de

¹ En termes de nombre de restes ou de nombre d'individus.

² S'inspirant des théories développées par C. Levi-Strauss selon lesquelles « ce qui est bon à manger » révèle ce qui est « bon à penser », C. Fisher note que « (...) *Il n'est [...] pas étonnant que les facteurs cognitifs ou idéels jouent un rôle extrêmement important dans la manière dont il [Homo sapiens] s'ajuste à son environnement, particulièrement en matière de choix alimentaire. La réponse aux questions posées par la variabilité se trouve donc probablement en grande partie dans le mangeur et non pas seulement dans ses aliments ; dans sa pensée, ses représentations, et non pas seulement dans son métabolisme. La variabilité des choix alimentaires humains procède sans doute, pour une grande part, de la variabilité des systèmes culturels : si nous ne consommons pas tout ce qui est biologiquement comestible, c'est que tout ce qui est biologiquement mangeable n'est pas culturellement comestible** » (Fischer, 1998, p. 951-952) (* : en italique dans le texte).

leur intensité, sont les seuls éléments (en l'absence de données de biogéochimie isotopique obtenues sur des restes humains) nous permettant de déterminer le caractère « orienté » ou « généraliste » des économies de subsistance.

En préhistoire, l'attention des archéozoologues fut pendant longtemps focalisée sur la reconnaissance des indices de prédation anthropique, notamment : courbes de mortalité, stigmates et représentation anatomique caractéristiques. La distinction entre accumulateurs humains et non-humains (carnivores ou non-biologiques) est maintenant largement documentée. Les analyses archéozoologiques récentes aux fondements taphonomiques solides, ont donné lieu à la publication de nombreuses études de cas. Celles-ci permettent d'aborder de nouvelles perspectives de recherche, plus globalisantes, afin de restituer la diversité des comportements humains passés dans leurs rapports à l'animal. Le nouveau paradigme de recherche en archéozoologie préhistorique est de savoir « quand et comment » les choix cynégétiques sont effectués (Burke, 2000). C'est dans cette perspective que cette étude a été réalisée. Nous aborderons en effet non seulement la problématique de la fonctionnalité des sites, du statut des espèces dans l'économie de subsistance et du (des) type(s) même(s) d'économie(s), mais également des modalités d'acquisition et d'exploitation de cet animal emblématique qu'est le bison.

Pour ce faire, nous avons choisi d'étudier le gisement d'Amvrosievka. Localisé à l'extrémité orientale de l'Ukraine, dans la zone des steppes méridionales, il fut le premier site « spécialisé » dans l'acquisition de bisons découvert en Europe. Selon les auteurs, les Épigravettiens y aurait abattu entre 500 et 1 000 *Bison priscus* (Krotova & Belan, 1993). Toutefois, dans quelle mesure ce gisement atteste-t-il de pratiques cynégétiques d'origine anthropique ? Quelle fut la nature des occupations et des activités humaines ?

La récurrence et l'importance de ce taxon dans les gisements Épigravettiens anciens de cette région ne sont pas sans rappeler les cultures pré et protohistoriques des Grandes Plaines d'Amérique du Nord. Aussi, des comparaisons ont très tôt été réalisées avec les sites archéologiques et les données ethno-historiques du Nouveau Monde (Soffer & Praslov, 1993 ; Kranokutsky, 1996 ; Snizhko, 2001 ; Sapozhnikov, 2003). Ce comparatisme pouvant paraître audacieux présente toutefois des fondements solides. Les similitudes entre ces deux ensembles

éco-culturels ne sont pas fortuites, mais liées à plusieurs dénominateurs communs, notamment des environnements relativement similaires, favorables au développement des troupeaux de bisons et présentant dans le paysage des particularités topographiques permettant l'abattage de plusieurs individus par rabattage. Cependant, dans quelle mesure peut-on considérer que ces modes de chasse et, par là même, ces modes de vie étaient similaires ou distincts ?

Le comportement des chasseurs (en particulier les techniques de chasse, les modes de traitement, la réalisation ou non de stockage) est intimement lié à celui des proies. Aussi, le modèle comparatif précédent considère que l'un des éléments essentiels permettant ce type de pratique cynégétique devait impliquer un comportement proche des animaux chassés. Compte tenu des différences pouvant être marquées dans les comportements des herbivores, et notamment chez le bison, il apparaît délicat de comparer sans discussion le comportement des bisons des plaines américaines avec celui des bisons des steppes d'Europe orientale du Pléniglaciaire supérieur. En outre, le comportement des bisons américains (particulièrement son caractère migrateur), leurs modalités d'acquisition liées à la mobilité des groupes humains (par interception, rencontre fortuite ou en suivant les troupeaux³) et les économies qui en découlent, sont eux-mêmes depuis longtemps débattus en Amérique du Nord (Bamforth, 1987 ; Peck, 2001 ; Vickers & Peck, 2004) (Figure 2).

Il a de plus été démontré que le comportement des grands mammifères du Pléistocène pouvait être (ou avoir été à un moment donné) différent de celui de leurs descendants actuels (Barnes *et al.*, 2002) ou de l'image que l'on en restituait habituellement (Hoppe *et al.*, 1999). Nous avons donc tenté, par divers outils d'analyse, de restituer directement certains aspects de l'éthologie de *Bison priscus* afin d'en inférer sur le comportement cynégétique des Épigravettiens d'Amvrosievka. Les approches palethnographique et paléoéthologique développées dans ce travail ont donc pour but de nous renseigner sur les modalités d'exploitation et le type d'économie développés par les chasseurs de bisons d'Amvrosievka.

³ « Intercept » ou « encounter strategies » (Binford, 1978 ; Binford, 1980). La définition de la « herd-following strategy » a été revue par E. Burch et O. Blehr (1991 : 444) : « [...] the movement of humans in such manner as to place them, for the most part, in the same general areas as the breeding population (i.e., the herd) [population constituée de troupeaux génétiquement liés] of caribou that they prey on throughout the year ».

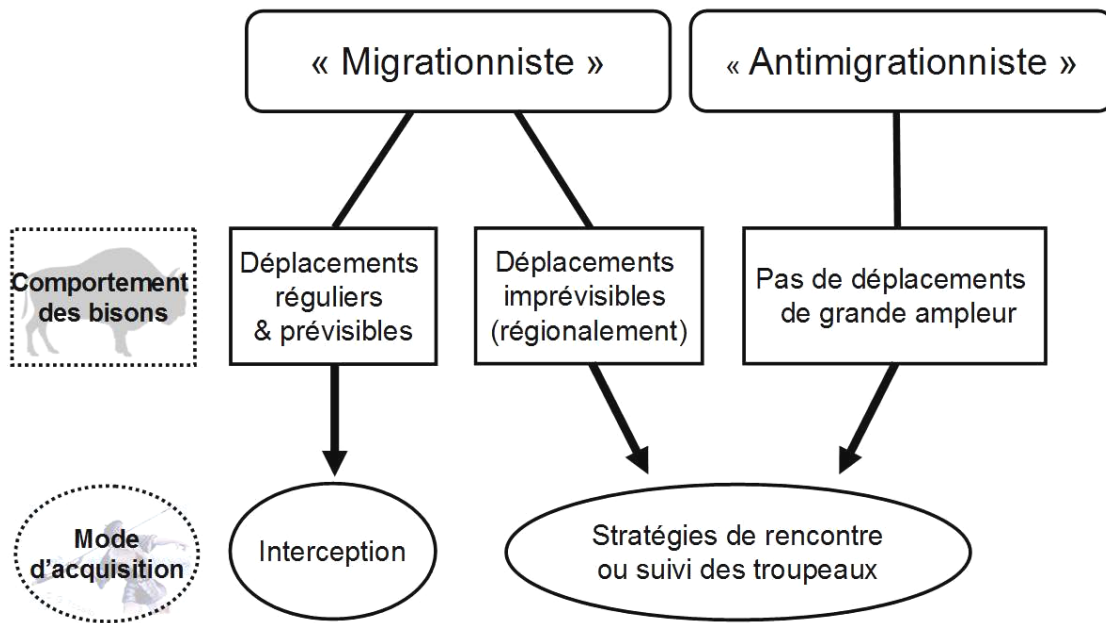


Figure 2 : Principales théories concernant le rapport entre le « cycle saisonnier » des troupeaux de *Bison bison bison* et le mode de chasse pratiquée par les chasseurs des Plaines septentrionales nord-américaines au cours de la Préhistoire récente.

Nous présenterons tout d’abord le gisement et les matériels ayant servi à cette étude. Nous traiterons ensuite de la phylogénie et de l’éthologie des bisons. Dans cette partie, nous réaliserons notamment une compilation des données éthologiques récentes sur le comportement des bisons actuels. Les bisons modernes sont des espèces ayant frôlé l’extinction, dont les populations constituent les reliques d’une diversité spécifique et comportementale aujourd’hui disparue. La littérature regorge en outre de ce que les archéologues des Grandes Plaines nomment les « mythes » sur le comportement des bisons (mythes indubitablement liés à l’histoire récente de ce genre). Il était donc nécessaire d’avoir une approche critique des sources éthologiques, fondée sur des données empiriques nous servant d’assise pour nos restitutions paléoéthologiques.

Nous exposerons ensuite les méthodologies et les résultats obtenus grâce aux analyses isotopiques et archéozoologiques des vestiges osseux d’Amvrosievka.

Le comportement des grands herbivores est dépendant des conditions écologiques locales, du type de nourriture et de sa disponibilité. Nos investigations ont donc porté sur l’analyse des isotopes stables de vingt-cinq bisons provenant du gisement d’Amvrosievka, qui, couplée à une

étude archéozoologique, nous a permis de proposer une restitution du comportement alimentaire, saisonnier, social et du territoire exploité par *Bison priscus*. En effet, en croisant les données isotopiques et archéozoologiques, il est possible de déduire à l'échelle du site étudié et de la période de temps qu'il recouvre, quelle fut la structure sociale de la (des) cohorte(s) abattue(s), mais également quels furent les comportements de ces animaux à l'échelle saisonnière, annuelle et pluri-annuelle. À partir de cette reconstitution paléoéthologique il est alors possible d'explorer le mode d'acquisition et d'exploitation de ce taxon par les chasseurs Épigravettiens. Ce type d'approche combinée (paléoéthologique/palethnographique) via une étude isotopique et archéozoologique, est devenu courant pour l'étude des relations Homme/Animal (Péan, 2001 ; Widga, 2006a ; Fenner, 2007).

Un autre aspect de notre recherche s'inscrit dans une perspective taphonomique et technique. Nous allons montrer dans cette étude comment les outils taphonomiques nous ont permis de restituer l'origine et l'histoire de l'accumulation osseuse. De plus, dans toute société humaine, la technique et le culturel sont intimement liés. Les modes d'abattage et de boucherie sont des éléments techniques pleinement constitutifs des systèmes culturels. De l'acquisition à l'abandon d'une carcasse animale, se joue un ensemble de gestes techniques, caractérisant des étapes constitutives de la chaîne opératoire de boucherie (Binford, 1981 ; Farizy & David, 1996 ; Patou-Mathis, 1996). À travers l'étude archéozoologique, nous avons cherché à restituer les différentes étapes d'acquisition et de traitement des carcasses. Le choix de transporter ou d'abandonner certaines parties plutôt que d'autres sera également discuté dans une perspective économique.

Dans une dernière partie, les résultats obtenus seront mis en parallèle. Les données acquises pour ce gisement seront également confrontées à celles disponibles pour d'autres sites des steppes d'Europe orientale. Une comparaison sera également réalisée avec les données issues d'autres sociétés de « chasseurs de bisons » de la préhistoire européenne et nord-américaine. Ce travail nous permettra d'en inférer sur les modes de vie et l'organisation économique des chasseurs Épigravettiens d'Amvrosievka.

Chapitre I.

Le gisement d'Amvrosievka

Le gisement d'Amvrosievka se situe dans la région des steppes du sud-est de l'Ukraine, à environ 60 km au sud-est de la ville de Donetsk (Figure 3). La découverte de ce gisement dans les années 1930, suscita l'intérêt de la communauté scientifique dans ces régions des steppes du nord de la mer Noire et de la mer d'Azov pour lesquelles, peu d'attention avait été portée jusqu'alors (Kranokutsky, 1996 ; Zwyns, 2004). L'établissement d'un cadre chrono-culturel fut assez problématique pour les sites du Paléolithique supérieur du bassin septentrional de la mer Noire jusqu'à la découverte de sites stratifiés comme Sagaidak, Muralovka, Anetovka I ou Zolotovka (Krotova, 1995). Nous avons retenu la chronologie proposée par A. Krotova (2003b) pour la région des steppes, fondée sur des critères typo-technologiques et chronologiques. Tous les gisements n'ont pas fait l'objet de datations absolues, mais leurs concordances techniques permettent de les différencier selon trois phases principales :

- le Paléolithique supérieur ancien, daté de 34-32 000 BP à 23-22 000 BP, représenté par des industries lithiques de tradition szeletienne et aurignacienne ;
- le Paléolithique supérieur moyen (Épigravettien ancien), daté de 23-22 000 à 17 000 BP, correspondant à des industries lithiques épigravettiennes de tradition aurignacienne et gravettienne ;
- et le Paléolithique supérieur final (17 000 à 10 000 BP), caractérisé par une industrie lithique de tradition épigravettienne, présentant quelques variations locales (Épigravettien récent).

D'après l'industrie, Amvrosievka est rapporté au Paléolithique supérieur moyen, comme les sites d'Anetovka (ou Anetivka) I et II, Leski, Sagaidak I, Muralovka, Zolotovka I, Novovladimirovka II (ou Novovolodimirivka), Birioutchi Balka 2 (niveaux 3 et 2), Yami, Bolshaya Akkardja (ou Volika Akarja), Vorona III (niveau supérieur), Antonievka III, Perchopokrovka I, Vosnesienka IV et Osokorivka I (niveaux IVB et Va) (Krotova, 2003b).

Les industries lithiques de l'Épigravettien ancien de la zone des steppes sont caractérisées par l'abondance des burins et de différentes lamelles à dos, comme les pointes longues et fines d'Amvrosievka ou les microgravettes d'Anetovka. Celles-ci auraient servi d'armatures à des outils composites à rainures latérales ou de pointes de projectile, mais également pour des usages

domestiques (Boriskovsky, 1953 ; Leonova, 1994 ; Nuzhnyi, 2008). Malgré l'abondance des restes fauniques, les objets décorés sont rares et les manifestations artistiques sont limitées à des objets de parure (surtout en pierre tendre et en mollusques fossiles) (Djindjian *et al.*, 1999).

Les sites rapportés à l'Épigravettien de tradition aurignacienne sont généralement peu étendus (comme Sagaidak I, Zolotovka ou Muralovka). Ils correspondent à de petites concentrations de vestiges lithiques et osseux, sans aménagement (à l'exception de Muralovka) et se caractérisent par un débitage assez irrégulier à éclats et lamelles. La présence d'armatures microlithiques évoquant parfois les lamelles Dufour, est à signaler. La faune est composée de plusieurs espèces : mammoth, rhinocéros, bison, cheval, renne, loup (Djindjian *et al.*, 1999 ; Zwyns, 2004).

L'Épigravettien de tradition gravettienne, contemporain ou postérieur de celui de tradition aurignacienne, est caractérisé par un débitage laminaire et des outils à bord abattu. Les sites rapportés à ce faciès se caractérisent par des occupations saisonnières : Amvrosievka, Yami, Anetovka II, avec chasse « spécialisée » dans l'acquisition du bison, parfois associé au cheval et à l'antilope saïga (Leonova, 1994 ; Djindjian *et al.*, 1999). Les sites du Nord de la mer d'Azov et de la mer Noire pour lesquels le bison domine largement les assemblages fauniques, sont en effet principalement rapportés à ce faciès du Paléolithique supérieur moyen (Krotova, 1999 ; Julien & Krotova, 2008).

Le gisement d'Amvrosievka est composé de deux sites, interprétés comme un campement temporaire pour le premier et un site d'abattage et de boucherie pour le second (Krotova & Belan, 1993 ; Krotova, 1999). Dans ce dernier, la densité d'ossements de grands mammifères est très importante, formant un *bone bed* (lit d'ossements). Ils sont concentrés sur une surface totale estimée à plus de 800 m², et rapportés au bison de steppes (*Bison priscus*). De par ses fonctions et ses proportions, ce gisement est unique pour la préhistoire d'Europe orientale (Hoffecker, 2002).

I-1. Présentation du gisement

I-1-1. Contexte géographique

Le gisement d'Amvrosievka se situe dans les plaines méridionales de l'Ukraine, à l'extrémité sud de l'*Oblast* de Donetsk dans la région du Donbass (Figure 3). Cette région appartient à la vaste

zone des steppes des plaines méridionales, bordée au nord-est par le Plateau de Russie Centrale (dont l'altitude actuelle atteint environ 200 m au dessus du niveau de la mer) et au sud par la mer d'Azov et la mer Noire.

Les steppes ukrainiennes font partie de la grande ceinture de prairie qui s'étend vers l'Est à partir du Danube, le long de la côte nord de la mer Noire, traversant la vallée de la Volga, elles se développent jusqu'au Kazakhstan et au sud de la Sibérie dans la Mongolie. La région est caractérisée par un réseau peu développé de rivières et de ruisseaux asséchés en été. Les grands fleuves qui traversent ce territoire (le Dniestr, le Boug, le Dniepr et le Don) ont créé un important système de terrasses.

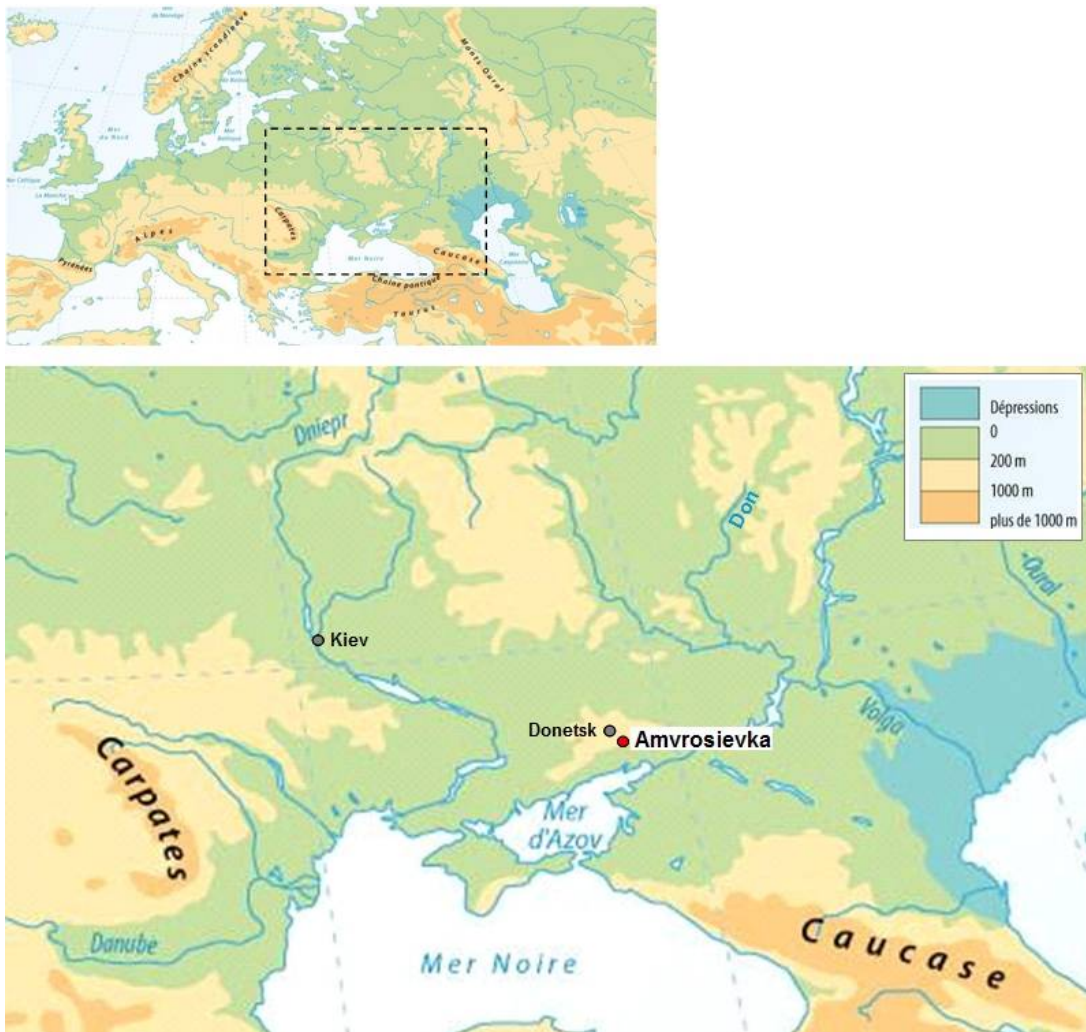


Figure 3 : Localisation du gisement d'Amvrosievka (modifié d'après sciences-po.fr/cartographie 2008).



Figure 4 : Paysage de plateaux et de vallées, avec une végétation de steppe et ripisylves en fond de vallée (le gisement est indiqué par la flèche).

Les sites d'Amvrosievka sont localisés plus précisément dans la périphérie méridionale de la chaîne de collines de Donetsk (d'une altitude moyenne de 200 à 250 m), caractérisée par un paysage de vallées séparant des plateaux s'élevant de 100 à 200 m au dessus du niveau de la mer (Figure 3 et Figure 4).

Ils se situent à quelques dizaines de kilomètres au nord-ouest de l'embouchure actuelle du Don, à quelques kilomètres au nord-ouest de la ville éponyme (Figure 3). Le campement est localisé à 100 m au dessus du niveau de la rivière Krynka, sur le promontoire d'un plateau formé par deux affluents du ravin Kazennaia (Figure 5, Figure 6 et Figure 7), lui-même affluent de la Krynka. Le *bone bed* se situe quand à lui, à environ 200 m à l'ouest du campement, sur la pente du ravin qui borde le plateau au Nord (Figure 5, Figure 6 et Figure 8).

De nombreux affleurements de silex sont présents à proximité du site dans les calcaires et les marnes exposées sur les berges de la rivière ou des ravins. Une source d'eau est située dans le ravin Kazennaia, à 300 m environ à l'ouest du campement.

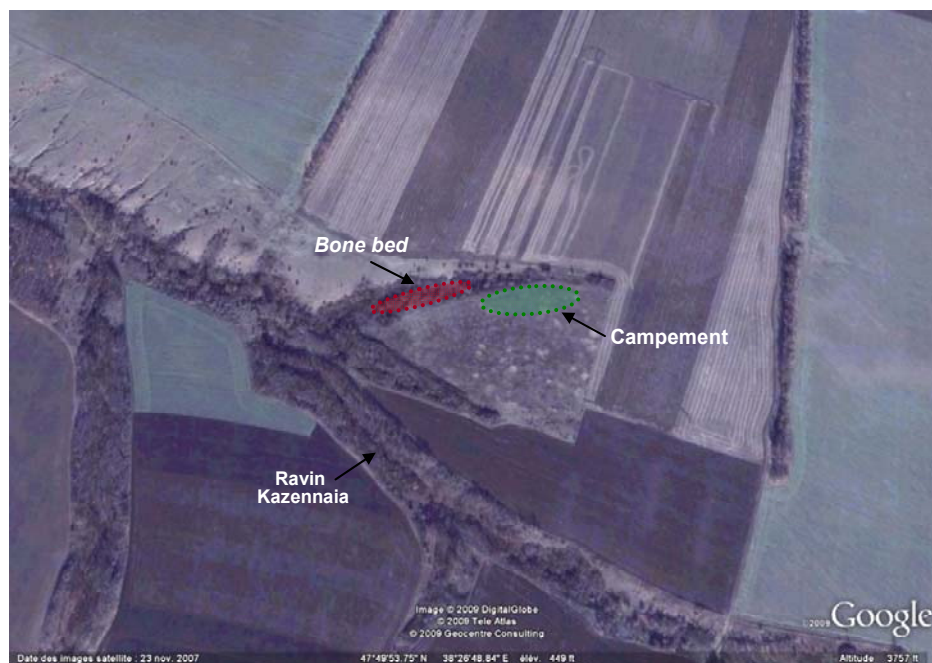


Figure 5 : Localisation des sites par rapport au ravin Kazennaia (au premier plan).

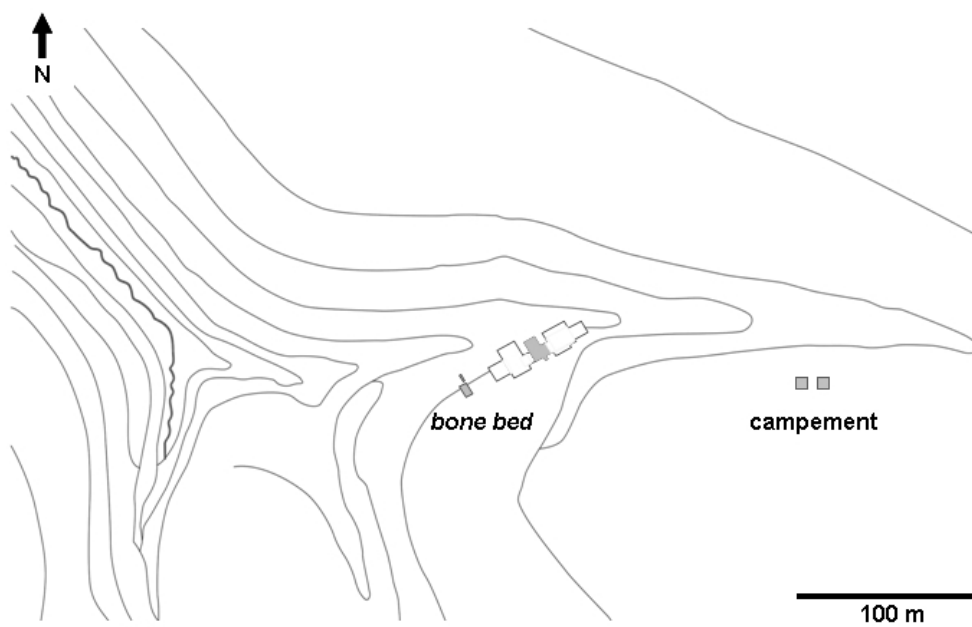


Figure 6 : Localisation topographique des sites et des zones fouillées (modifié d'après Krotova & Belan, 1993).



Figure 7 : Le campement, avec vue sur le ravin Kazennaia (à gauche de l'image) et son affluent (à droite de l'image) où se situe le *bone bed*.



Figure 8 : Vue du ravin partiellement comblé par des sédiments holocènes, où est localisé le *bone bed*.

I-1-2. Cadre historique

Les sites d'Amvrosievka furent découverts puis fouillés dès 1935 par V. Evseev. Puis, I. Pidoplichko et P. Boriskovskij réalisèrent des fouilles en 1940 ainsi qu'entre 1948 et 1949, sur une grande partie du *bone bed*, poursuivies par S. Zamiatnin en 1953. P. Boriskovskij fouilla le campement en 1950. Enfin A. Krotova réalisa des prospections en 1978, puis des fouilles (toujours en cours) dans le campement et le *bone bed* à partir des années 1980 (Krotova & Belan, 1993).

La découverte d'Amvrosievka offrit une vision différente des sociétés du Paléolithique supérieur connues à travers les sites (plus récents) « à mammoths » des bassins du Don, du Dniepr et de la Desna (Figure 9). De plus, la découverte dans les années 1950 des sites de Bolshaya Akkardja (près d'Odessa) et de Kamennaya Balka I et II (dans la vallée inférieure du Don), incitèrent P. Efimenko et I. Boriskovskij à appliquer à ces sites les conclusions préliminaires fondées sur les données d'Amvrosievka, qu'ils généralisèrent alors à tout le littoral nord de la mer Noire. Dès lors, P. Efimenko jeta les bases d'une théorie qui sera reprise par I. Boriskovskij et de nombreux autres chercheurs : le concept de la « zone des steppes ».

Selon ces auteurs, cette zone se caractériserait par :

- des occupations saisonnières de courtes durées sans structures évidentes ni constructions,
- des modes de chasse particuliers (chasse collective au bison, avec rabattage des troupeaux),
- et des similarités entre les industries lithiques, notamment une tendance à la microlithisation, et ce, particulièrement pour la réalisation d'armatures composites (Kranokutsky, 1996 ; Hoffecker, 2002).

Selon ce modèle, cette région présenterait une grande homogénéité des assemblages archéologiques caractérisés par la stabilité des conditions écologiques (un environnement ouvert périglaciaire) et des économies spécialisées dans l'acquisition du bison.

L'idée d'une unité et d'une adaptation culturelle au contexte climatique et géographique particulier de la zone des steppes fut très tôt critiquée, en particulier par A. Rogachev, M. Gvozdover ou G. Grigor'yeva (cf. Kranokutsky, 1996 ; Zwyns, 2004) et plus récemment notamment par S. Smirnov, A. Krotova, N. Leonova, I. Sapozhnikov ou G. Krasnokutsky (cf. Leonova, 1994 ; Kranokutsky, 1996).

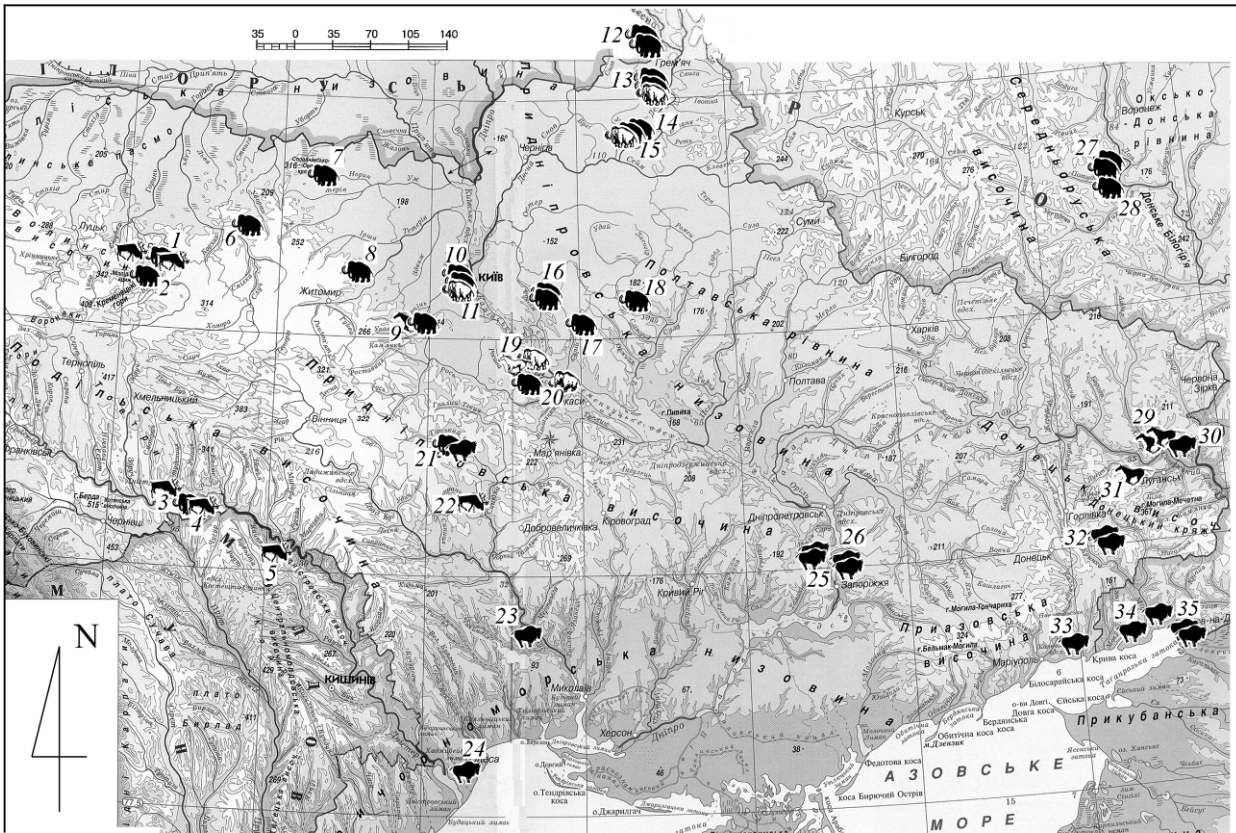


Figure 9 : Principaux gisements paléontologiques (en blanc) et archéologiques (en noir), rapportés au Paléolithique supérieur en Ukraine et sur les territoires adjacents, selon l'importance des taxons dans les assemblages fauniques (d'après Shydlovskiy, 2008). Au Nord se situent les sites « à mammoths » et au Sud, la zone « des steppes ». Gisements cités dans le texte : Anetovka (23), Bolshaja Akkardja (24), Osokorivka (26), Yami (30), Amvrosievka (32), Kamennaya Balka (35).

Si la présence de variabilités paléoécologiques locales est aujourd'hui largement acceptée, l'existence dans cette région d'une pluralité culturelle au cours du Paléolithique supérieur n'est également plus à démontrer (Leonova, 1994 ; Krotova, 1995 ; 2003b ; Leonova *et al.*, 2006). En outre, les différentes découvertes archéologiques et le développement des recherches pluridisciplinaires (réalisées principalement depuis les années 1970), ont permis d'affiner nos connaissances sur la chronologie et les économies des populations du Paléolithique supérieur de cette région des steppes du nord de la mer Noire et de la mer d'Azov.

I-1-3. Contexte chronostratigraphique

I-1-3-1. Stratigraphie

La stratigraphie a été étudiée par N. Gerasimenko, Yu. Gribchenko et E. Kurenkova. Dans le *bone bed*, elle est composée de trois principales unités lithostratigraphiques (Krotova & Belan, 1993 ; Krotova *et al.*, 2006) :

- à la base de la séquence, le substrat crayeux recouvert par un niveau d'argiles gris-vert ;
- un niveau de terre brune alluvionnaire hétérogène ;
- et une terre noire très humifère, le tchernoziom.

Dans le coin sud de la partie ouest de la fouille du *bone bed*, le niveau de terre brune repose directement sur le substratum (Krotova *et al.*, 2006).

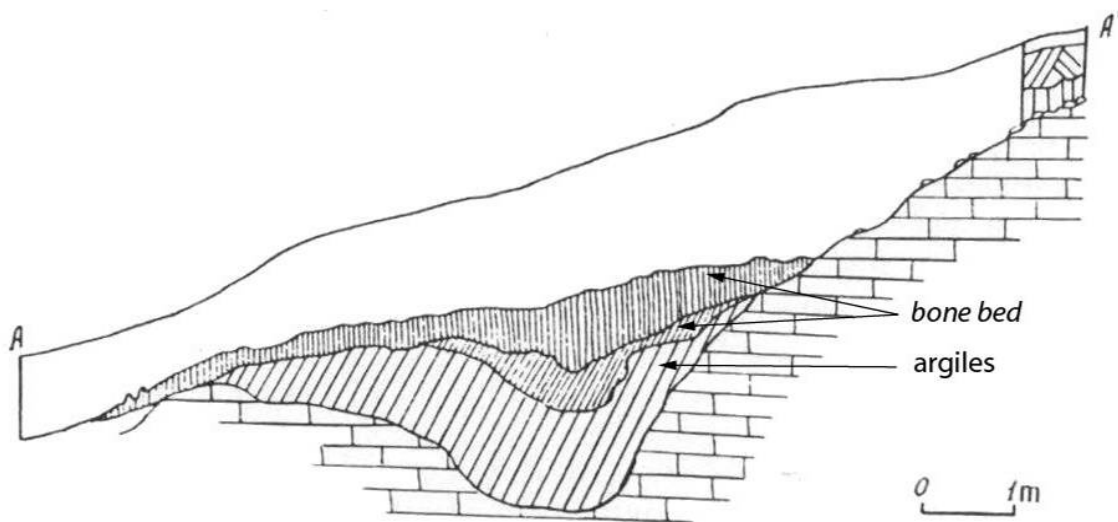


Figure 10 : Contexte stratigraphique du *bone bed* (coupe nord-ouest/sud-est) (modifié d'après Krotova & Belan, 1993).

La majorité des vestiges du niveau archéologique du *bone bed* est contenue dans le niveau de terre brune (Figure 10). Certains vestiges sont également présents à la surface ou dans la partie supérieure du niveau sous-jacent d'argiles. Le niveau de terre brune, précédemment rapporté à la fin de l'interstade de « Dofin » (dont la datation est problématique), est caractéristique du Pléistocène récent. Au moment du dépôt de ce niveau, le ravin présentait une configuration

proche de son état actuel, avec une pente sud moins marquée que la pente nord, comme cela est le cas aujourd'hui (Figure 8). Le niveau archéologique se situe dans un paléochenal mesurant 4 à 5 mètres de largeur, qui coupe le *bedrock* dans le sens du ravin sur une profondeur maximale de 4 à 5 mètres, et dont le bord sud est incliné à 30-45° et le bord nord à 10-20° (Krotova & Belan, 1993) (Figure 10).

Notons également qu'un horizon stérile de faible épaisseur fut découvert dans la partie nord du niveau archéologique, et semble attester de la présence d'au moins deux dépôts (Krotova, 1999). De plus, le *bone bed* formerait une zone de transition entre le niveau archéologique du campement et l'ancienne terrasse de la rivière (Krotova *et al.*, 2006). Le niveau archéologique du campement se développe en effet dans la même unité stratigraphique que le *bone bed* : le niveau de sol brun. Des perturbations post-dépositionnelles ont cependant affecté ce niveau ; la répartition spatiale des vestiges montre qu'ils ont été dispersés verticalement.

I-1-3-2. Datations

Des datations radiocarbones ont été réalisées sur le collagène provenant d'ossements du site d'abattage et du campement. Les datations (non calibrées) du *bone bed*, s'échelonnent entre 21 000 et 16 000 BP, avec une moyenne d'environ $18\,630 \pm 220$ BP⁴. Les deux datations radiocarbone réalisées sur des os du campement sont très proches de celles du *bone bed*, avec une moyenne de $18\,575 \pm 200$ BP (Figure 11, Tableau 1). Ces résultats concordent pour dater les sites aux alentours de 18-19 000 BP. En outre, la grande proximité des datations obtenues par les laboratoires de Kiev et d'Oxford, selon deux méthodes distinctes (¹⁴C traditionnel et AMS), semble attester de leur relative contemporanéité.

⁴ Selon sept datations radiocarbone (Ki-9704 à Ki-9706, Ki-9709, Ki-10307, LE-1805 et LE-3403) et six datations AMS (Ox-4890 à Ox-4895) (Tableau 1). La datation LE-1637, réalisée sur un ossement issu des fouilles de 1949, indiquant un âge de $15\,250 \pm 150$ pourrait attester d'une pollution de cet échantillon (Krotova & Belan, 1993).

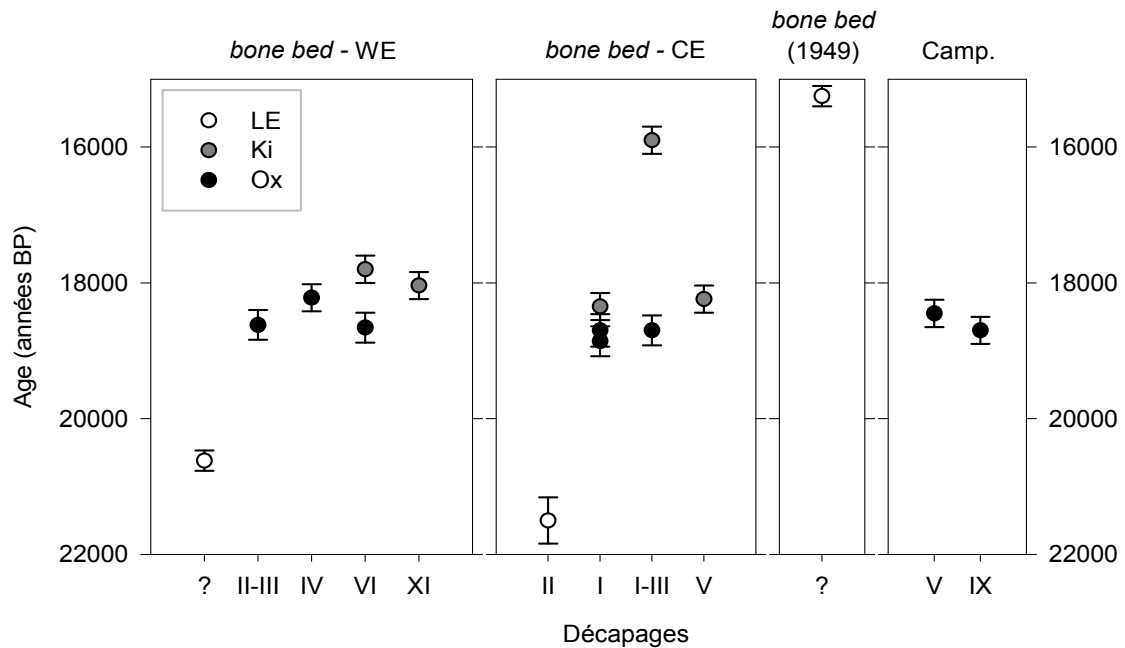


Figure 11 : Datations radiocarbones et AMS (non calibrées) réalisées sur les vestiges osseux des sites d'Amvrosievka en fonction des décapages des niveaux archéologique du *bone bed* (WE = zone ouest ; CE = zone centrale) et du campement (Camp.). Les différents laboratoires d'analyse (LE = Saint-Pétersbourg ; Ox = Oxford ; Ki = Kiev) ont été distingués (cf. le Tableau 1 pour le détail des données).

Site	Zone	Matériel	Année de fouille	Datation	Code
Site d'abattage	?	os	1949	15 250±150	LE-1637
	WE	os	1979	20 620±150	LE-1805
	CE	dent	1988	21 500±340	LE-3403
	WE	os	1988	18 220±200	OxA-4894
	WE	os	1986	18 620±220	OxA-4893
	WE	os	1993	18 660±220	OxA-4895
	CE	os	1986	18 700±240	OxA-4890
	CE	os	1988	18 700±220	OxA-4892
	CE	os	1989	18 860±220	OxA-4891
	CE	os	1986	15 900±200	Ki-10307
	WE	os	1993	17 800±200	Ki-9709
	WE	os	1994	18 040±200	Ki-9704
	CE	os	1990	18 240±200	Ki-9706
	CE	os	1989	18 350±200	Ki-9705
Camp	-	os	2002	18 450±200	Ki-9707
	-	os	2000	18 700±200	Ki-9708

Tableau 1 : Détail des datations radiocarbones (non calibrées) réalisées sur le matériel d'Amvrosievka (Camp = campement ; CE = zone centrale ; WE = zone ouest) (d'après Hedges et al., 1996 ; Krotova, 1996, 2003b).

Ainsi les niveaux archéologiques semblent pouvoir (du point de vue sédimentaire) être rattachés géologiquement au Pléistocène récent (Krotova & Belan, 1993, Krotova, 1995). De plus, les vestiges archéologiques sont datés de la seconde moitié du Pléniglaciaire supérieur. Les datations et la nature des dépôts sédimentaires, tendraient à rapporter les occupations humaines aux oscillations VII-2 (?), VI, V ou IV de Cosautsi, pouvant être corrélées aux épisodes de « Laugerie » et de « Lascaux » (Haesaerts *et al.*, 2003 ; Zwyns, 2004).

I-1-4. Contexte paléoenvironnemental

Isolée de l'influence de l'Atlantique Nord, l'Europe orientale est caractérisée aujourd'hui par un climat continental. Les étés y sont chauds et les hivers relativement froids avec des précipitations peu importantes dans les plaines du sud. Ce climat aride induit un couvert végétal constitué d'une végétation ouverte de type steppique (sans équivalent dans le reste de l'Europe), avec toutefois quelques îlots de forêt-steppe dans la chaîne des collines de Donetsk. Plus au nord, la végétation devient progressivement celle d'une forêt steppe, avec des ripisylves en fonds de vallées.

Au Pléistocène supérieur, à partir de 32 000 BP, la mer Noire entama une importante régression dite de Novoevkinsk ou de Surozh. Entre 20 000 et 18 000 BP, alors que l'inlandsis scandinave occupait sa position maximale de transgression, la mer Noire atteignit son niveau de régression le plus bas (-110 m). Elle formait alors un lac, la mer d'Azov était asséchée et la Crimée faisait partie intégrante du continent (Cohen & Stepanchuk, 1999 ; Dolukhanov & Arslanov, 2009). Au cours du Pléistocène, la région des steppes du nord de la mer Noire et de la mer d'Azov ne fut jamais recouverte par l'inlandsis scandinave, formant ainsi une zone refuge et un passage ouvert pour les populations (Leonova, 1994 ; Hoffecker, 2002). Au dernier Maximum Glaciaire, les simulations paléoclimatiques estiment les températures estivales autour de +20°C et hivernales entre -8 et -20°C environ (Barron *et al.*, 2003).

En Europe orientale, trois ensembles floristiques ont été distingués au cours du maximum du Pléniglaciaire supérieur : la toundra pléniglaciaire, la forêt boréale et la steppe périglaciaire (Gritchuk, 1973 et Starkel, 1977 *in* Djindjian *et al.*, 1999). Séparées par une étroite zone de forêt

boréale, la toundra et la steppe pouvaient exister dans des conditions de pergélisol (Djindjan *et al.*, 1999). Le pergélisol continu s'étendit au maximum jusqu'au 48^{ème} degré de latitude Nord, la partie la plus méridionale des steppes resta donc en dehors de cette zone de permafrost (Hoffecker, 2002 ; Velichko *et al.*, 2009). Ces ensembles floristiques correspondent également à différents assemblages mammaliens (Figure 12).

La steppe périglaciaire était composée de différents taxons du genre *Artemisia*, de graminées, de composées et d'autres plantes xérophiles. La végétation présente sur les pentes de ravins et les berges de rivière était plus riche, incluant une plus grande variété de graminées ainsi que des taxons arborés, comme le bouleau, l'aulne ou le saule (Spiridonova, 1992 *in* Leonova, 1994).

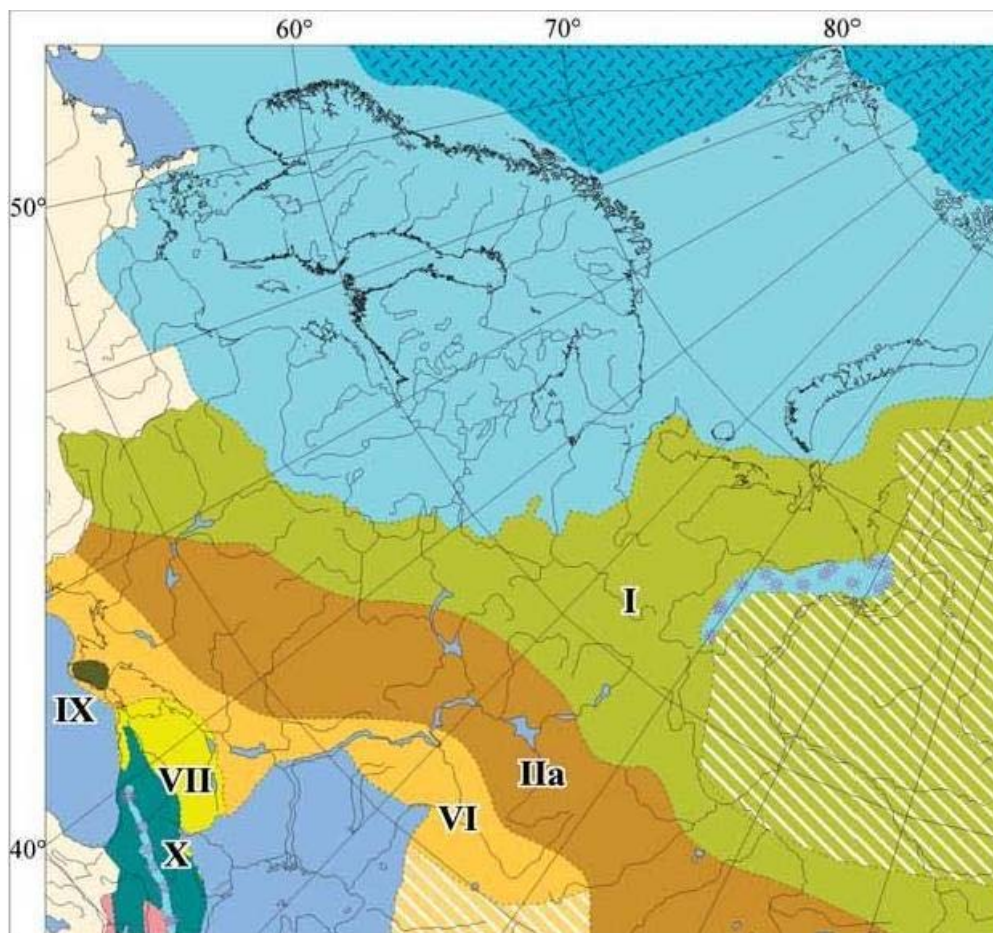


Figure 12 : Assemblages mammaliens du Valdai récent (24-12 000 BP). I = assemblage à mammoth de type arctique, IIa = assemblage à mammoth de type boréal, VI = assemblage des steppes (euro-casaques), VII = assemblage nord-caucasien, IX : assemblage montagnard de Crimée, X = assemblage montagnard du Caucase (modifié d'après Markova *et al.*, 2007).

Selon les analyses géologiques et paléobotaniques réalisées à Amvrosievka, un horizon carbonaté, inclu dans le niveau de terre brune, reflèterait un épisode climatique plus aride, augmentant vers la fin de la période de formation de ce niveau. À cette époque, les régions du nord de la mer d'Azov étaient couvertes d'une végétation de steppe sèche, avec des herbacées dans les fonds de vallées et de ravins (Artiushenko, 1970 *in* Krotova & Belan, 1993). Cet environnement, développé sous un climat plus froid que l'actuel, constituait un biotope privilégié pour les grands herbivores, comme le bison des steppes.

L'origine anthropique de l'assemblage faunique d'Amvrosievka donne une vision tronquée du corpus mammalien de cette région. La grande faune de la steppe était en effet diversifiée, incluant *Bison priscus*, *Equus (caballus) cf. ferus*, plusieurs espèces du genre *Ovis*, *Saiga tatarica*, *Rangifer tarandus*, *Cervus elaphus*, *Ursus arctos*, *Gulo gulo*, *Alopex sp.*, *Lepus sp.*, *Marmota bobac*. *Mammuthus* y est rarement représenté (Leonova, 1994 ; Kranokutsky, 1996).

Une étude des micromammifères du décapage II de la fouille centrale du *bone bed* a été réalisée par L. Rekovets. Elle montre la présence de différents taxons plutôt caractéristiques de milieux ouverts de basse altitude, de type steppe (Tableau 2).

	NR	NMI
<i>Ellobius sp. ?</i>	2	1
<i>Lagurus lagurus</i>	1	1
<i>Cricetus cricetus</i>	1	1
<i>Arvicolidae</i>	10	2
<i>Sicista subtilis</i>	4	2
<i>Lepus sp. ?</i>	1	1

Tableau 2 : Micromammifères du décapage II de la zone centrale du *bone bed* d'Amvrosievka (d'après Rekovets *in* Krotova et al., 2006b).

I-1-5. Contexte archéologique

Le niveau archéologique du campement, qui s'étend sur plus de 1 000 m², a été fouillé sur 130 m² environ. Affectés par différents processus d'érosion, les vestiges archéologiques sont dispersés verticalement entre la surface actuelle du sol et jusqu'à une profondeur maximale de

1,5 m. Cependant, les vestiges sont concentrés dans un horizon présent à une profondeur de 30 à 55 cm sous la surface actuelle du sol (Krotova, 1999).

L'assemblage lithique du campement comprend plus de 100 000 artefacts, majoritairement composé de préformes et de déchets de débitage. Les nucléi, de formes variées, représentent 6% des pièces et les outils 3%. Ces derniers sont majoritairement composés de burins, de lamelles à dos et de grattoirs (Krotova & Belan, 1993). Quelques fragments de pointes en matières dures d'origine animale, quelques pendeloques perforées en pierre (la majorité étant réalisée sur des fragments de crinoïdes fossiles), un *Cardium* et des traces d'ocre rouge et jaune ont également été trouvés dans ce niveau (Boriskovsky, 1993 ; Krotova, 1999). Selon O. Soffer (1990), les deux coquillages retrouvés dans le campement et le *bone bed* proviendraient de dépôts fossilifères qui affleurent aujourd'hui près de la mer d'Azov, à une centaine de kilomètres au sud-ouest du gisement.

Proportionnellement aux vestiges lithiques, les ossements de grands mammifères sont moins nombreux que dans le *bone bed*. Si le bison domine largement l'assemblage, la présence de deux ossements de chevaux ainsi que de quelques restes de lièvre est à signaler. Enfin, quelques fragments osseux brûlés sont également présents (Krotova, 1999).

Dans les deux sites, la matière première lithique est de très bonne qualité, de couleur gris clair ou gris foncé présentant parfois des teintes brunes (Julien & Krotova, 2008). Si l'ensemble de la chaîne opératoire de production des objets lithiques est représentée dans l'assemblage du campement, ce n'est pas le cas pour le *bone bed*.

Le niveau archéologique du *bone bed* a été fouillé sur plus de 320 m². Il présente une épaisseur variant de 20 cm à 1,5 m. Sur toute l'épaisseur de ce niveau, une importante concentration d'ossements de bisons (Figure 13) fut découverte en association avec du matériel lithique (environ 2 500 objets). Des pointes en matières dures d'origine animale, entières ou fragmentées (n = 27), un coquillage (*Ceritium*) et quelques fragments d'ocre ont également été mis au jour (Krotova & Belan, 1993 ; Krotova, 1999). Les artefacts lithiques sont principalement des lames et des éclats (70 % environ), quelques nucléus, des lamelles à bord abattu et des burins (Julien & Krotova, 2008).



Figure 13 : *Bone bed* en cours de fouille (zone centrale) (cliché : A. Krotova, 2005).

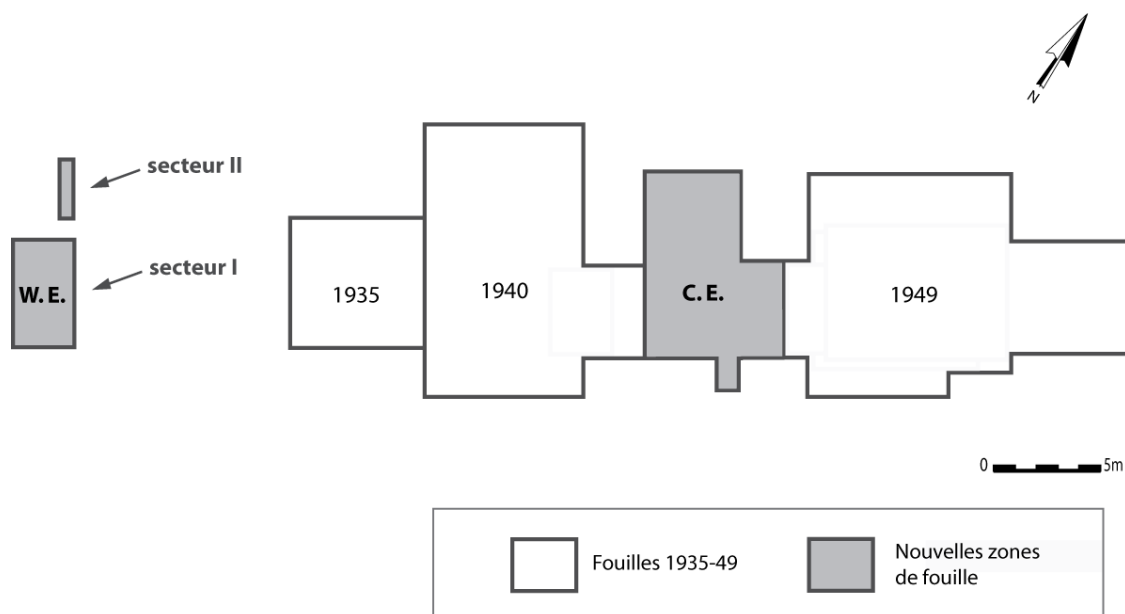


Figure 14 : Plan des différents secteurs de fouille du *bone bed* (W.E. : zone ouest, C.E. : zone centrale) (modifié d'après Krotova et al., 2006a).

Les fouilles entreprises sous la direction d'A. Krotova, ont été réalisées sur deux secteurs du *bone bed*, dénommés zone centrale et zone ouest (Figure 14). L'assemblage lithique de la partie ouest du *bone bed* est composé de 138 objets. Les lames et les éclats sont majoritaires (respectivement 61 et 36), des éclats de débitage sont également bien représentés (n = 18), auxquels il faut ajouter 12 lamelles à bord abattu, 4 burins (burins d'angle ou burins sur troncature), 2 éclats retouchés et 4 nucléus prismatiques (Figure 15). Les lamelles à bord abattu mesurent 2 à 3 cm de longueur sur 3 à 5 mm de largeur. De forme légèrement incurvée, elles sont vraisemblablement réalisées sur supports lamellaires et présentent une retouche abrupte sur un côté, l'autre côté étant soit retouché (retouche non-abrupte) soit non-retouché (Julien & Krotova, 2008). Celles-ci sont généralement complètes dans le *bone bed* et fragmentées dans le campement.

Une analyse tracéologique a été réalisée par G. Sapozhnikova sur le matériel lithique provenant du *bone bed*. La majorité des éclats et des lames étudiées montrent qu'ils ont été utilisés pour découper de la viande. Certains burins, pièces encochées, éclats et lames ont été utilisés pour le travail de l'os et du bois végétal (Sapozhnikova, 2003).

D. Nuzhnyi réalisa une analyse des macro-traces sur les microlithes du *bone bed* et du campement. Les stigmates attestent de leur utilisation comme éléments d'outils composites, certainement associés à des pointes en bois ou en os, et pourraient également indiquer une utilisation comme pointes de flèches (Nuzhnyi, 1990).

Au total, 27 pointes complètes ou fragments de pointes en matières dures d'origine animale ont été retrouvées dans le *bone bed*, dont 3 (NR = 7) proviennent de la partie ouest de la fouille (Figure 15). Selon P. Boriskovskji (1953) et D. Nuzhnyi (1990) certaines d'entre elles ont pu être utilisées comme éléments d'armatures composites. Ces pointes de taille variables (10 à 37 cm) sont de deux types. Les premières présentent un corps fuselé au profil courbe, de section ovale à ronde et peuvent atteindre plus d'une trentaine de centimètres de longueur. Les secondes (n = 3), généralement plus petites, présentent une rainure sur la majeure partie de leur longueur (Krotova & Belan, 1993 ; Krotova, 1999).

Aucun élément n'atteste actuellement d'une production *in situ* des objets en matières dures d'origine animale. Ils semblent tous avoir été apportés sous forme de produits finis.

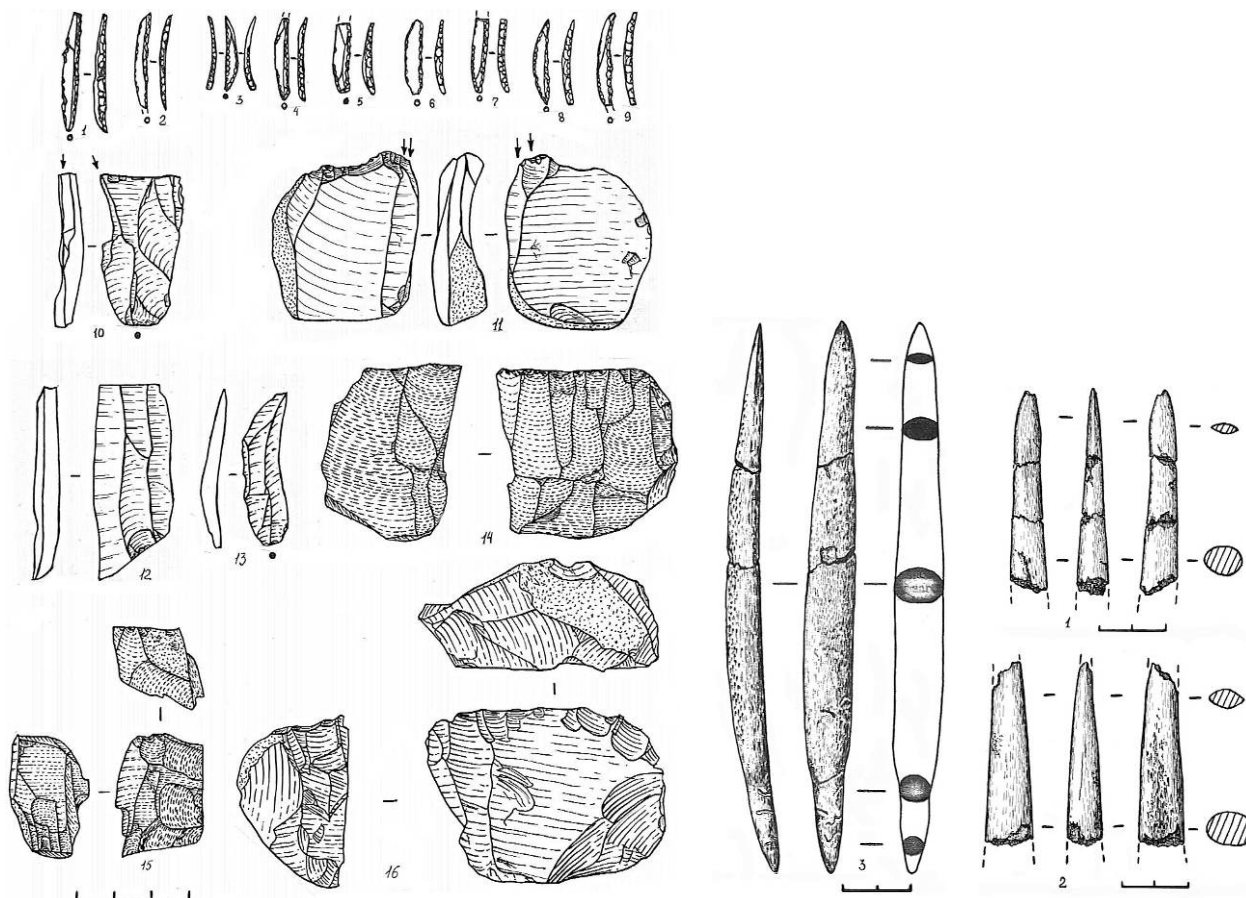


Figure 15 : Industries lithique et osseuse provenant de la zone ouest du *bone bed* (d'après Krotova, in Julien & Krotova, 2008).

I-2. Matériel étudié

Le matériel analysé dans ce travail provient uniquement des fouilles réalisées par A. Krotova depuis la fin des années 1970 sur le gisement d'Amvrosievka. Dans le but de vérifier si des différences sont observables entre les deux sites (campement et *bone bed*) et les deux zones du *bone bed*, ainsi qu'entre les décapages des niveaux archéologiques, nous avons choisi le matériel provenant des nouvelles fouilles dont les vestiges sont spatialement positionnés. En outre, compte tenu de la densité très importante et de la quantité des vestiges osseux dans le *bone bed*, nous avons privilégié l'étude de l'ensemble du niveau archéologique. Un tel type d'étude n'avait alors jamais été réalisé à Amvrosievka. En effet, les vestiges osseux y sont généralement étudiés par décapage, rendant délicate la confrontation et la mise en commun des données.

Ainsi, l'étude archéozoologique a porté sur l'ensemble des vestiges osseux de la zone ouest du *bone bed*. L'étude isotopique a, quant à elle, été réalisée sur des vestiges fauniques provenant du campement et du *bone bed* (zone ouest et zone centrale).

I-2-1. Matériel utilisé pour l'étude isotopique

L'étude isotopique a été réalisée sur différents tissus osseux. Les proportions d'isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) furent mesurées dans la composante inorganique (bioapatite) de l'émail dentaire de 25 molaires inférieures droites (M_3) de bison, correspondant à autant d'individus. Sur ces 25 molaires, deux proviennent du campement, six de la zone ouest et dix-sept de la zone centrale du *bone bed* (Tableau 3). Au total nous avons effectué 355 mesures de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{18}\text{O}$ ainsi que 70 mesures de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. Nous avons réalisé les analyses isotopiques au sein de l'Institut des Sciences de la Terre (laboratoire de Géochimie des isotopes stables et laboratoire de Géochronologie – Géochimie des isotopes radiogéniques) de l'Université de Tübingen (Allemagne).

Pour compléter nos analyses, vingt-deux racines et seize fragments d'hémi-mandibules appartenant aux individus précédents, furent également prélevés, auxquels il faut ajouter la racine d'une dent de cheval provenant du campement (Tableau 3). Le traitement et les mesures isotopiques de la fraction organique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène) de ces 39 échantillons furent réalisés par le laboratoire du centre des Sciences en Archéologie de l'Institut de Pré et Protohistoire ainsi qu'au sein de l'Institut des Sciences de la Terre (laboratoire de Géochimie des isotopes stables) de l'Université de Tübingen.

Site	Zone de fouille	N° lab.	N° de fouille	Taxon	Bioapatite émail dentaire	Collagène dentine	os	
bone bed	WE-I	Amv-1	A88(IV)-2Б	<i>Bison priscus</i>	+	+	+	
		Amv-2	A88(IV)	"	+	+		
		Amv-4	A94(VIII-XII)-4B	"	+	+		
		Amv-5	A92(VI)-3A-8	"	+	+	+	
		Amv-20	A94(VIII-XII)-4B-22	"	+		+	
	WE-II	Amv-3	A05-4Д-25	"	+	+	+	
	CE	Amv-6	A88(II-III)-XXIV-XIV-225	"	+	+	+	
		Amv-7	A89(I)-XVIc	"	+	+	+	
		Amv-8	A88(II-III)-XVII	"	+	+		
		Amv-9	A86(I)-IV-42	"	+	+	+	
		Amv-11	A88(II-III)-XXIV-253	"	+	+	+	
		Amv-12	A05(II)-Ic	"	+	+		
		Amv-13	A05(II)-VIa	"	+	+	+	
		Amv-14	A05/89(I)-Id-181	"	+	+	+	
		Amv-15	A05(II)-Ib-99	"	+	+	+	
		Amv-16	A05(II)-XVIc-47	"	+	+	+	
		Amv-17	A89(I)-XVIa/cc	"	+	+		
		Amv-21	A88(II-III)-XXIXзс-279	"	+	+	+	
		Amv-22	A05(II)-VI-247	"	+	+		
		Amv-23	A90(II-III)-XII	"	+			
		Amv-24	A05(II)-XVI-153	"	+	+	+	
		Amv-25	A05(II)-VIa-195	"	+	+	+	
		Amv-26	A05(II)-XVIc	"	+	+	+	
		Camp.	Amv-18	A05(I)-IX/7-99	"	+	+	
			Amv-19	A05(I)-IX/4-135	"	+		
	Amv-27		A05(III)-3-181	<i>Equus sp.</i>		+		

Tableau 3 : Liste du matériel analysé pour l'étude isotopique (WE : zone ouest, I : secteur I, II : secteur II ; CE : zone centrale ; Camp. : campement).

I-2-2. Matériel utilisé pour l'étude archéozoologique

La majeure partie des vestiges archéologiques mis au jour lors des fouilles d'Amvrosievka réalisées par A. Krotova et son équipe depuis la fin des années 1970 est conservé à l'Institut d'Archéologie de l'Académie des Science d'Ukraine. L'analyse du matériel faunique a été réalisée au sein de l'Institut d'Archéologie de l'Académie des Science d'Ukraine à Kiev ainsi qu'au Musée d'Archéologie de Kiev, où quelques pièces sont exposées.

Les vestiges osseux étudiés pour l'étude archéozoologique, proviennent des fouilles de la partie ouest du *bone bed*, réalisées entre 1979 et 2007 sur une surface de plus de 20 m². Deux secteurs y

sont distingués, dénommés secteurs I et II (Figure 14, p. 28). Lors de la fouille du secteur I, le secteur principal, des perturbations post-dépositionnelles importantes ont été reconnues sur une partie du niveau archéologique. Toutefois, 10 m² étaient préservés *in situ* et seuls les objets retrouvés dans cette partie non perturbée ont été prélevés et considérés dans cette analyse. Le secteur II se situe au nord-est du secteur I. En 2005, une fouille de sauvetage (sur un peu moins de 5 m²) fut réalisée sur ce secteur menacé par des phénomènes de ravinement.

Les ossements proviennent d'un seul niveau archéologique, divisé arbitrairement en niveaux de décapage dans le secteur I (Tableau 4). Les conditions particulières de fouille du secteur II n'ont pas permis de réaliser une fouille planimétrique et les niveaux de décapage n'ont pas été distingués.

Secteur	Décapages	Année de fouille	NRD	%NRD	NRI	%NRI	NRT
I	Surface du niveau	1979	267	26,8	729	73,2	996
	I - III	1986	(81)	(100)	(-)	(-)	(81)
	IV	1988	1171	61,3	740	38,7	1911
	V	1990	1652	67,8	784	32,2	2436
	VI	1992	772	43,8	990	56,2	1762
	VII	1993	1417	49,5	1448	50,5	2865
	VIII - XII	1994	1217	25,3	3600	74,7	4817
	Nettoyage de coupe	2007	107	29,3	258	70,7	365
I & II	Nettoyages de coupe	2005	750	42,0	1034	58,0	1784
Total			7353	43,4	9583	56,6	16936

Tableau 4 : Décompte du matériel faunique de la zone ouest du *bone bed*, selon les secteurs et les décapages (NRD : nombre de restes déterminés, NRI : nombre de restes indéterminés, NRT : nombre total de restes). Les vestiges provenant des décapages I-III sont donnés à titre indicatif et ne sont pas considérés dans les calculs.

La majorité des vestiges du *bone bed* de la zone ouest sont dispersés sur une épaisseur de 50 cm. Le niveau archéologique présente une pente de 10 à 15° s'accroissant jusqu'à 45° en direction sud-ouest. Stratigraphiquement, la partie supérieure du *bone bed* était incluse dans un niveau d'argile brune, correspondant aux décapages I à V. Le décapage VI correspond, quand à lui, à un

niveau d'argile gris-verte sous-jacente, soit à la base du *bone bed*. Les décapages VII à XII étaient également principalement contenus dans cette argile gris-verte, mais se retrouvent uniquement dans les carrés 2A à 4A, marquant le début plus prononcé de la pente vers le fond du ravin. Lors de la fouille, il a été observé que les ossements de la partie supérieure du *bone bed* (décapages I-V) étaient mieux conservés que ceux de la partie inférieure et de la pente (décapages VI et VII-XII), plus exposés à l'humidité.

Toutefois, des différences dans les modes de prélèvement sont à noter entre les différents décapages. Lors de la fouille des décapages I-III (fouille 1986), seuls les restes déterminés ont été collectés. Contrairement aux autres décapages, ceux-ci présentent une majorité d'ossements entiers et une absence de vestiges crâniens. Une partie de ce matériel est donc vraisemblablement manquante. Aussi, nous n'avons pas pris en considération les données relatives au matériel issu des fouilles de 1986 (décapages I-III) lors du traitement des données archéozoologiques. Le NRT s'élève donc 16 936 ossements (Tableau 4). Seules les mesures ostéométriques des ossements provenant de ces décapages I-III seront utilisées en tant que comparatif (*cf.* Chap. IV).

De plus, selon le matériel lithique, il n'y a pas de différence notable entre les décapages. Ceci est peut-être dû aux faibles proportions d'objets lithiques retrouvés dans le *bone bed*. Toutefois, ne pouvant pas considérer dans notre étude le matériel provenant des décapages I à III et afin de ne pas réaliser une différenciation peut être artificielle au sein de l'assemblage faunique, nous avons considéré l'ensemble des décapages comme appartenant à la même unité stratigraphique. Ceci nous a permis d'inclure dans notre analyse les vestiges provenant du secteur II et des différents nettoyages de coupes, qui n'étaient pas assignés à des décapages particuliers. En effet, lors du traitement post-fouille des vestiges issus de la campagne de 2005, une partie du matériel du secteur II a été mélangée avec des vestiges provenant d'un nettoyage de coupe du secteur I (carré 4D) ; il ne nous a donc pas été possible de séparer ces assemblages (Tableau 4).

Le matériel osseux avait été préalablement nettoyé et marqué pendant ou après les fouilles. Quelques ossements ont dû subir un traitement secondaire (principalement des consolidations lorsque les ossements avaient été fracturés récemment), mais cela fut exceptionnel. Le matériel a été analysé par année et carré de fouille, ce qui a réduit les possibilités de remontages et d'appariements. Au total, nous avons analysé plus de 17 000 pièces osseuses. Nous avons exclu des décomptes quelques éléments non numérotés ou hors-contexte stratigraphique. De plus, les

vestiges fauniques issus des fouilles de 1986 (décapages I-III), ne constituant qu'une partie du matériel originel (Tableau 4), et n'ayant pas été distingué lors du marquage du matériel provenant de la zone centrale du *bone bed*, ont dû être exclus de l'étude archéozoologique.

Chapitre II.

Les bisons : phylogénie et (paléo)éthologie

La connaissance du territoire dans lequel évoluaient les chasseurs-cueilleurs préhistoriques et du comportement des proies qu'ils chassaient sont des éléments clés de la restitution que nous faisons de leurs modes de vie (Sturdy & Webley, 1988). Le bison des steppes du Pléistocène européen est généralement comparé au bison actuel des plaines américaines, son habitat et son comportement devant se rapprocher de ceux de ce dernier. La découverte de sites paléolithiques (de plein air) où les restes osseux de *Bison priscus* sont présents en nombre considérable et constituent le principal ou l'unique taxon représenté, a également conduit les chercheurs à réaliser des parallèles avec les sites d'abattage de bisons nord-américains. Il a été proposé pour certains gisements européens que ceux-ci constituaient des sites d'abattage saisonniers où les bisons étaient chassés lors de leurs migrations. Il est en effet habituellement admis que le bison des steppes réalisait des migrations saisonnières, utilisant des voies de migrations bien définies. Il devait donc constituer une proie au comportement prédictible pour les chasseurs paléolithiques.

De nombreuses méthodes permettent d'approcher la paléobiologie des espèces fossiles. Toutefois, dans quelle mesure peut-on considérer les comportements des bisons pléistocènes comme semblables à ceux des bisons actuels ? Ces derniers présentent-ils des comportements variés ? Dans quelle mesure et de quelle manière les espèces actuelles peuvent-elles nous aider à proposer une reconstitution du comportement des bisons pléistocènes européens ? Comment le comportement de ce grand ongulé a-t-il pu influencer sur les décisions cynégétiques des chasseurs préhistoriques ?

Afin d'apporter des éléments de réponse à ces interrogations, nous aborderons tout d'abord dans ce chapitre, la taxinomie et la phylogénie des bisons pléistocènes et actuels. Nous présenterons ensuite les données éthologiques récentes afin de considérer les éléments ayant pu influencer les comportements des bisons européens fossiles et pouvant servir de bases aux reconstitutions paléoéthologiques. Les assises théoriques et méthodologiques des reconstitutions paléoéthologiques seront ensuite abordées et un modèle paléoéthologique sera proposé. À partir de ce modèle, des pistes d'interprétation seront proposées pour une meilleure compréhension des activités cynégétiques passées.

II-1. Taxinomie et phylogénie

Les bisons sont des ongulés ruminants appartenant à l'ordre des *Artiodactyla* (Owen, 1848), à la famille des *Bovidae* (Gray, 1821), à la sous famille des *Bovinae* (Gill, 1872) et au genre *Bison* (Smith, 1827). Comme tous les Bovidés, les bisons possèdent des jugales sélénodontes hypsodontes et des cornes creuses (présentes chez les deux sexes) formées d'un étui corné recouvrant une cheville osseuse. Leur formule dentaire est la suivante : I 0/3, C 0/1, P 3/3, M3/3, soit 32 dents permanentes. Ils ont pour caractéristique (ainsi que *Poephagus*) de posséder 14 paires de côtes et de ce fait, 14 vertèbres thoraciques et 5 vertèbres lombaires, alors que les autres Bovinés actuels (*Bos*, *Bibos*, *Syncerus* et *Bubalus*) en possèdent respectivement 13 et 6 (Olsen, 1960 ; Brugal, 1983).

Du fait de la présence de longues apophyses épineuses sur la 7^{ème} vertèbre cervicale et les premières vertèbres thoraciques, les bisons présentent un dos à l'allure courbée, avec une croupe et un port de tête bas, ainsi qu'un garrot volumineux. Leurs membres antérieurs sont proportionnellement plus développés que les postérieurs ; une disproportion particulièrement accentuée chez le bison des plaines américaines, par une différence de pelage marquée entre la partie antérieure (présentant une toison plus longue) et postérieure du corps (Bouguin, 1983 ; Meagher, 1986). Ils présentent un front court et des cornes à faible courbure, de section ronde ou ovale, dont la cheville osseuse fortement cannelée, ne présente qu'un seul axe de torsion (Bonifay, 1966 ; Brugal, 1983 ; Auguste, 1988).

Le genre *Bison* semble être issu d'une lignée de *Leptobos*. L'Asie méridionale et centrale est considérée comme la région d'origine des bisons (Kahlke, 1999), dont *Bison bison* d'Amérique et *Bison bonasus* d'Europe sont les seuls représentants actuels. Notons que le premier représentant du genre connu en Europe est *Bison tamanensis* (Verstchagin, 1959) du Villafranchien d'Ukraine méridionale, du nord du Caucase et de Transcaucasie (Flerov, 1979).

II-1-1. Bisons du Pléistocène supérieur

Les bisons sont capables de s'adapter à des conditions climatiques et géographiques très variées. Au Quaternaire, leur présence est attestée dans toute l'Eurasie (de l'Espagne à

l'extrémité orientale de la Sibérie), le Moyen Orient, la Bérिंगie et l'Amérique du Nord (jusqu'au Mexique). Ils présentent une grande variabilité intraspécifique caractérisée par des différences morphologiques marquées, en lien étroit avec leur environnement (Brugal, 1983).

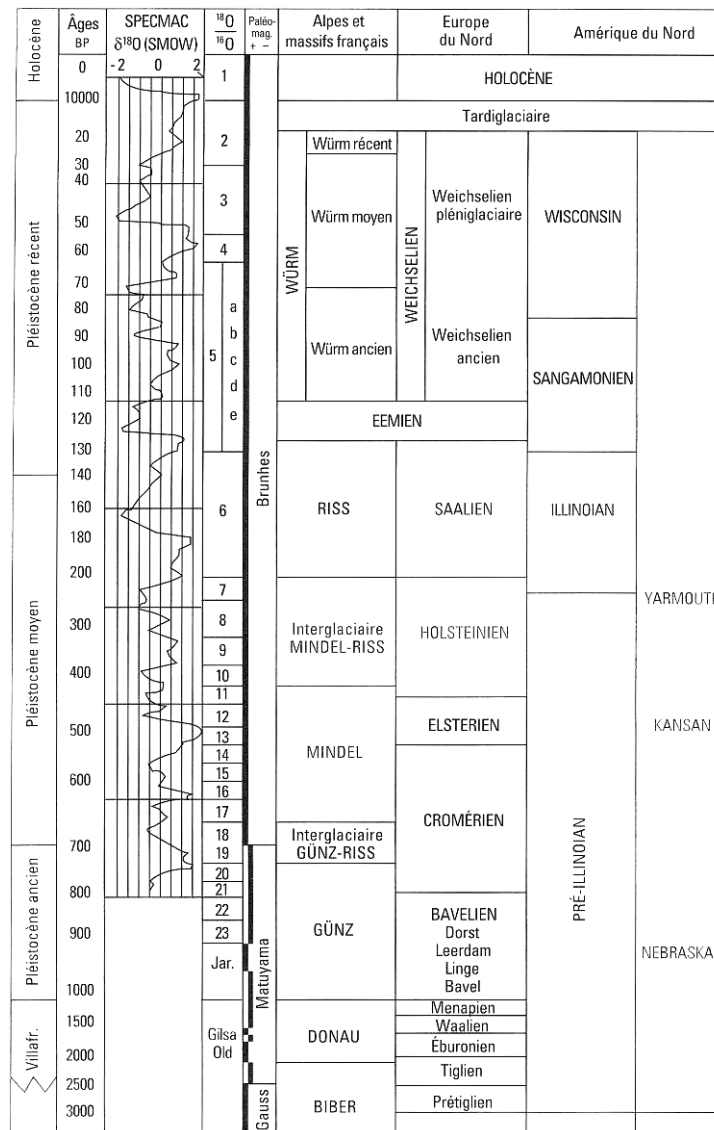


Tableau 5 : Chronostratigraphie simplifiée du Pléistocène d'Europe et d'Amérique du Nord (d'après Vialou et al., 2004).

II-1-1-1. Eurasie

En Eurasie, une espèce forestière, *Bison schoetensacki* (Freudenberg, 1910), se distingue de la lignée du bison des steppes, *Bison priscus* (Bojanus, 1827) dont plusieurs sous-espèces ont

été décrites, comme *Bison priscus priscus* (Bojanus, 1827) et *Bison priscus mediator* (Hilzheimer, 1918). *Bison schoetensacki*, possède en effet, une dentition typique des habitats forestiers, alors que *Bison priscus* est un animal steppique adapté à une végétation beaucoup plus herbacée (Guthrie, 1990 ; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996).

Bison schoetensacki est une forme reconnue du début du Pléistocène inférieur au Pléistocène supérieur. Il est présent sur une grande partie de l'Europe jusque dans le sud de la Sibérie (Kahlke, 1999 ; Guérin *et al.*, 2003). Selon les auteurs, il disparaît soit au Pléistocène moyen ancien (Brugal, 1983, 1992), soit à la fin du Pléistocène (Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996). Comme le remarquent E. Crégut-Bonnoure et C. Guérin (1996) : « *Les rapports phylétiques de schoetensacki avec les autres espèces du genre sont obscurs* ». Selon J.P. Brugal (1992), *B. priscus* immigra en Europe vers la fin du Pléistocène moyen, remplaçant progressivement *B. schoetensacki*. À l'inverse, R.D. Kahlke (1999), considère l'existence d'une filiation entre les deux espèces.

B. priscus était, quant à lui, l'espèce dominante en Eurasie au cours de la majeure partie du Pleistocène. Il est connu à partir du Pléistocène moyen ancien et disparaît au début de l'Holocène (Guthrie, 1990 ; Brugal, 1992 ; Guérin & Valli, 2000). Bien qu'actuellement les bisons ne soient plus associés au Grand Nord, au cours du Pléistocène, ils occupèrent la plus importante aire géographique en zone holarctique observée chez un ongulé (Brugal, 1983). Cette vaste répartition géographique de *B. priscus*, que R.D. Guthrie (1990) nomma *the great Pleistocene Bison belt* (la grande ceinture de bison du Pléistocène), suit l'axe principal de la steppe à mammoth. On le retrouve en effet de l'Angleterre à l'Amérique du Nord, entre les 75^{ème} et 40^{ème} degrés de latitude nord, de l'archipel de Nouvelle-Zemble dans l'océan Arctique russe jusqu'en Espagne et au Caucase (Guthrie, 1990). Relativement ubiquiste, il vivait préférentiellement dans des environnements semi-ouverts et ouverts : au cours des phases glaciaires, ses restes ont été découverts dans la steppe à mammoth (allant de l'Eurasie septentrionale à la Béringie) et durant les interglaciaires, dans les steppes tempérées eurasiennes (*ibid*). Il semble en effet mieux adapté à des environnements de steppe froide aride ou à faible densité forestière, mais il peut également être associé à des couverts forestiers tempérés (Sala, 1986). Bien que *B. priscus* soit commun dans les assemblages fauniques du Pléistocène, il est rarement le taxon dominant.

Bison priscus priscus est connu depuis la fin de l'avant-dernier interglaciaire Holsteinien jusqu'au début de la dernière glaciation (Weichsélien) (cf. Tableau 5). Son habitat très vaste, s'étendait de l'Europe à la Sibérie occidentale, jusqu'au Kazakhstan au sud. Il était contemporain de *B. priscus crassicornis* (Richardson, 1854) connu en Sibérie orientale, en Alaska et au Canada (Flerov, 1979 ; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996 ; Kahlke, 1999).

Bison priscus mediator avait la même répartition géographique que *Bison priscus priscus*. Moins grand et aux proportions plus élancées, il est plus récent que ce dernier. Il est présent en Europe du Saalien au début de l'Holocène (Guérin & Valli, 2000). Comme *B. priscus priscus*, il est généralement associé à des environnements steppiques (Sala, 1986).

Ces deux sous-espèces sont partiellement contemporaines et peuvent être sympatriques (comme à Taubach) (Guérin & Valli, 2000).

II-1-1-2. Amérique du Nord

La phylogénie des bisons américains ne fait pas consensus. Au cours du Pléistocène, des espèces eurasiennes (dont *B. priscus*) se sont périodiquement dispersées en Amérique du Nord via la Béringie. Le genre *Bison* semble être présent en Alaska dès les stades isotopiques 8 à 6 (vers 300–130 000 BP) (McDonald, 1981 ; Shapiro *et al.*, 2004). La colonisation du centre de l'Amérique du Nord est controversée, mais il semble que leur arrivée ait eu lieu à la fin du Pléistocène moyen. Les restes des bisons les plus anciens (bien datés), découverts au sud de l'Inlandsis Laurentidien (en Idaho, dans le Kansas et la Caroline du Sud) sont datés entre 240 000 et 160 000 BP (Webb *et al.*, 2004).

B. latifrons, dont l'origine et la disparition font débat, semble apparaître au cours du dernier interglaciaire (le Sangamonien) et disparaître au début du Wisconsinien (cf. Tableau 5). Il s'agit d'un bison de grande taille, porteur de longues chevilles osseuses pouvant atteindre 2 mètres d'envergure. Il est présent sur la majeure partie non englacée de l'Amérique du Nord, de la Californie à la Floride, mais est plus abondant à l'Est des Rocheuses, entre l'Alberta et le Texas, et dans les bassins inter-montagneux de l'Ouest (Guthrie, 1990).

B. latifrons semble avoir généré au cours du Wisconsinien, une forme plus petite de bison : *B. antiquus*. Il est connu de la Floride à la Californie, et comme *B. latifrons*, est plus abondant sur la

ligne Alberta-Texas (Guthrie, 1990). Cette lignée méridionale (*B. antiquus*) se distingue de la lignée septentrionale (*B. occidentalis* ou *crassicornis*), présente en Sibérie et en Alaska⁵. Ces lignées semblent avoir divergé génétiquement entre 22 et 15 000 BP (Shapiro *et al.*, 2004). Au cours de la dernière période glaciaire, ces deux populations étaient en effet séparées par l'Inlandsis Cordilléro-Laurentidien ; elles semblent s'être dispersées puis mélangées lors de l'ouverture d'un couloir interglaciaire entre les Inlandsis, qui débuta vers 14 000 BP (McDonald, 1981 ; Shapiro *et al.*, 2004). Leur descendant du début de l'Holocène *B. antiquus occidentalis*, apparemment très variable, est connu entre 10 990 et 5 440 BP du Mexique à l'Alaska (McDonald, 1981 ; Meltzer, 2006). Toutefois, d'après M. Wilson *et al.* (2008), les fossiles du début de l'Holocène retrouvés au sud l'Inlandsis Laurentidien, dont la morphologie des chevilles osseuses ressemble à *B. occidentalis*, n'attestent pas d'une hybridation entre *B. antiquus* et *B. occidentalis*, mais correspondraient à une convergence écophénotypique d'un caractère très plastique (la morphologie des chevilles osseuses). Ces spécimens peuvent donc être rapportés à *B. antiquus* et non à *B. antiquus occidentalis*. En effet, après l'ouverture du couloir interglaciaire, les échanges génétiques entre les deux populations pléistocènes ont vraisemblablement été limités par l'établissement rapide de la forêt boréale vers 10 000 BP (Shapiro *et al.*, 2004).

B. occidentalis a longtemps été considéré comme l'ancêtre de *B. bison*. Cependant, comme l'attestent les études biométriques et paléogénétiques, *B. antiquus*, dont la répartition géographique et la population étaient plus grandes, semble avoir joué un rôle plus important, si ce n'est unique, dans l'évolution des bisons modernes (Reynolds *et al.*, 2003 ; Shapiro *et al.*, 2004 ; Wilson *et al.*, 2008).

D'après les données paléogénétiques récentes, il se pourrait que l'ancêtre commun le plus récent des bisons eurasiatiques et américains se situe vers 136 000 BP (Shapiro *et al.*, 2004). En effet, les bisons eurasiatiques semblent se distinguer des autres vers 141–89 000 BP et pourraient être, d'après Shapiro *et al.* (2004), les descendants d'une ou plusieurs vagues de peuplements originaires d'Amérique du Nord. Après cette divergence, des mélanges génétiques ont pu avoir lieu, particulièrement de l'Asie vers l'Amérique du Nord (Figure 16)

⁵ R. D. Guthrie (1990) rapporte les formes *B. antiquus* et *B. occidentalis* à des sous-espèces de *B. priscus*, ce qui est contredit par les données paléogénétiques (Shapiro *et al.*, 2004 ; Wilson *et al.*, 2008).

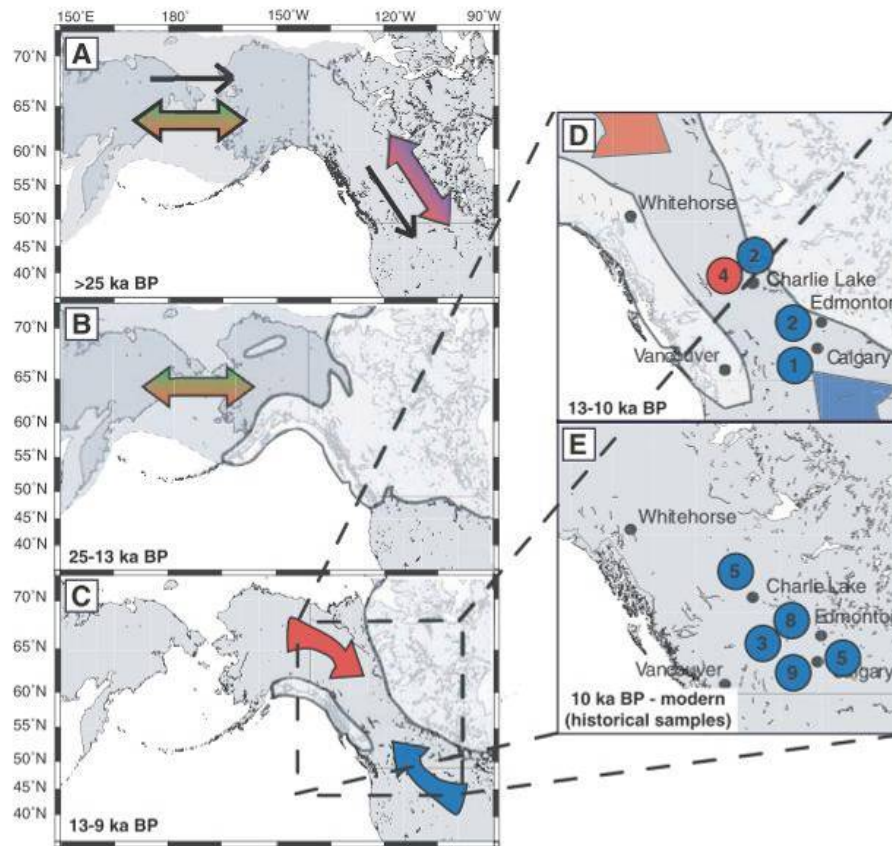


Figure 16 : Répartition et dispersion des bisons au cours du temps, selon les données paléogénétiques (rouge : *B. occidentalis*, bleu : *B. antiquus*) (d'après Shapiro *et al.*, 2004).

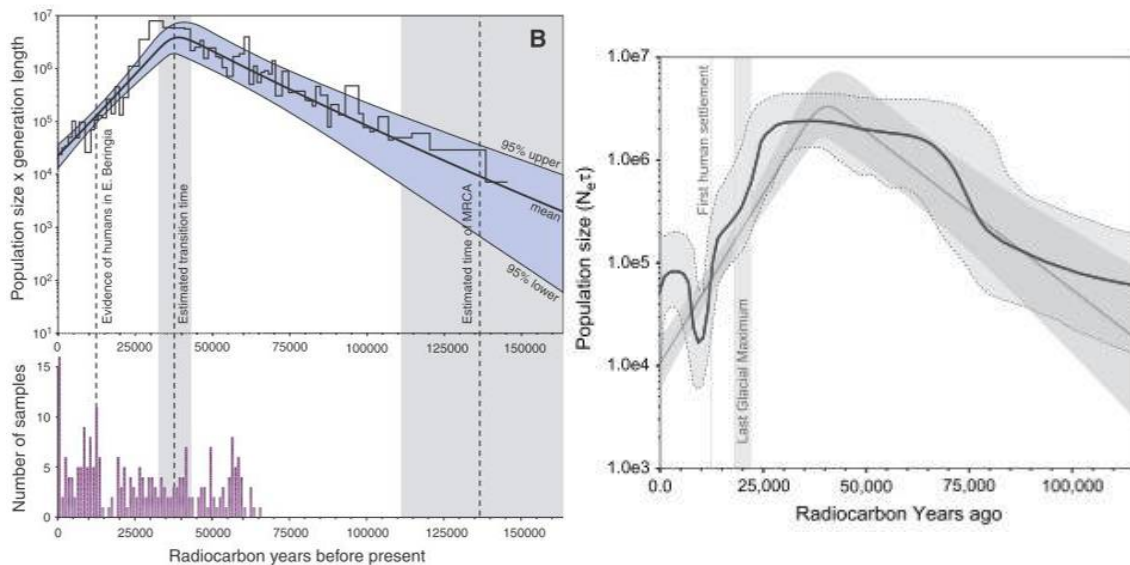


Figure 17 : Évolution de la taille des populations de bisons béringiens et nord-américains à travers le temps, selon les données paléogénétiques (d'après Shapiro *et al.*, 2004 ; Drummond *et al.*, 2005).

Une croissance rapide des populations de bisons béringiens et nord-américains semblent avoir eu lieu entre 75 et 25 000 BP, atteignant un maximum entre 45 et 30 000 BP, avant de subir une période de déclin, débutant avant le LGM⁶ et marquée par une réduction importante des populations vers 10 000 BP (Figure 17). Au début de l'Holocène, une période de croissance commença pour les populations de bisons américains modernes, avant de subir une nouvelle période de déclin, correspondant à la quasi extinction subi par ces populations au cours du XIX^{ème} siècle (Shapiro *et al.*, 2004 ; Drummond *et al.*, 2005). Ainsi, les bisons américains, diminuant de taille, devinrent abondants au cours de l'Holocène (Guthrie, 1990), et particulièrement à l'Holocène récent, lorsque les *jumps* furent opérés à une échelle quasi industrielle (Kehoe, 1978). À la même période en Eurasie, et peut-être plus tôt dans certaines régions, la taille corporelle des bisons diminua également rapidement, mais contrairement à leurs homologues américains, leur nombre et leur extension géographique aussi (Guthrie, 1990 ; Benecke, 2005). Les vestiges les plus récents de bisons sibériens dateraient d'environ 900 après J.C. (Reynolds *et al.*, 2003).

II-1-2. Taxons actuels

Le bison est le plus grand herbivore terrestre d'Europe et d'Amérique du Nord. Actuellement, trois taxons vivent à l'état sauvage: *B. bonasus bonasus* (le bison européen), *B. bison bison* (le bison américain de prairie) et *B. bison athabascaae* (le bison canadien de forêt).

Les plus anciens fossiles connus du bison d'Europe actuel (le *Wisent*), datent du Préboréal et ont été retrouvés en Europe centrale et dans le sud de la Scandinavie (Benecke, 2005). Bien que généralement considéré comme le descendant de *B. priscus* (*ibid*), son origine reste incertaine ; selon les auteurs, il descend soit de *B. priscus*, soit de *B. schoetensacki*, soit encore d'un bison américain.

Les études génétiques récentes montrent que le *Wisent* ne descendrait pas d'un ancêtre unique, mais résulterait d'une hybridation. Elles attestent pour la filiation paternelle, d'une introgression

⁶ Correspondant, d'après B. Shapiro *et al.*, (2004), à une période d'amélioration climatique, marquée par une réduction de la steppe-toundra en faveur d'un couvert forestier, limitant les sources de nourriture et les déplacements des bisons.

de *Bison priscus*, d'un bison américain⁷, et peut-être également de *Bison schoetensacki* au sein d'une population (selon l'ADN mitochondrial) d'aurochs (Verkaar *et al.*, 2004 ; Lenstra *et al.*, 2005). D'après ces auteurs, cette introgression aurait eu lieu à la fin du Pléistocène et au début de l'Holocène (vers 20 à 10 000 BP) créant, après plusieurs générations, une population ayant l'apparence du bison, bien que l'ADN mitochondrial de type *Bos* ait été préservé (Figure 18 et Figure 19).

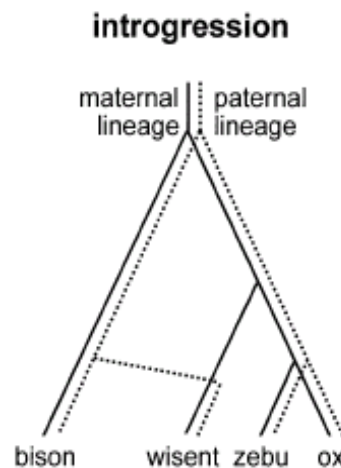


Figure 18 : Hypothèse expliquant la divergence génétique de *B. bison* et *B. bonasus* (Wisent) (d'après Verkaar *et al.*, 2004).

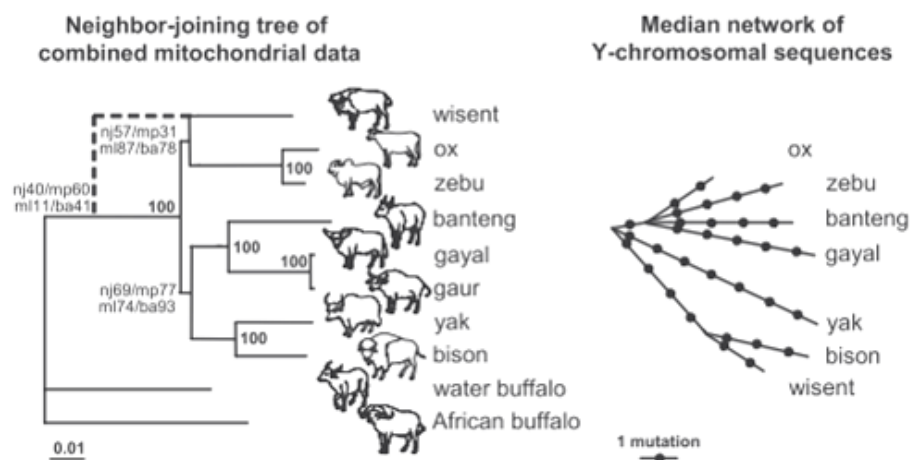


Figure 19 : Arbres phylogénétiques des bovinés selon les données génétiques (d'après Verkaar *et al.*, 2004).

⁷ Nommé *Bison bison* par les auteurs.

La phylogénie des bisons américains n'est pas plus claire que celle des bisons européens. Plusieurs hypothèses ont été proposées, notamment que leur ancêtre direct, considéré comme issu d'une seconde vague de migration venue de l'Ancien Monde (Wilson, 1969), soit *Bison occidentalis*. Celui-ci peuplait la Sibérie occidentale, l'Alaska et le Canada, jusqu'au début de l'Holocène (Kahlke, 1999). K. Flerov (1979) proposa quant à lui, que *B. bison bison* soit issu de *B. bison athabascae*, qui habitait également le nord de la Sibérie au cours du Post-glaciaire. Une autre théorie fut proposée par R.D. Guthrie (1990). D'après cet auteur, les distinctions sous-spécifiques de *B. priscus* n'ont pas de réalité au cours du Pléistocène récent en Eurasie et en Amérique du Nord. L'ensemble des formes observées se rapporteraient alors à *B. priscus*, correspondant à l'ancêtre des bisons américains modernes.

Toutefois, il est plus généralement admis que les bisons américains sont issus de *B. antiquus*, ce qui est confirmé par les découvertes de nouveaux fossiles et les analyses paléogénétiques (Shapiro *et al.*, 2004 ; Wilson *et al.*, 2008 ; Zazula *et al.*, 2009) (*cf. supra*). Celles-ci attestent notamment de différences génétiques marquées entre les populations pléistocènes, confirmant leurs différenciations spécifiques.

L'interfécondité des différents bisons holocènes américains et européens entre eux (Reynolds *et al.*, 2003 ; Verkaar *et al.*, 2004) atteste de leur étroite proximité phylétique et comportementale. Certains auteurs considèrent même que les bisons européens et américains actuels appartiennent à la même espèce (van Zyll de Jong, 1986). Leurs différences morphologiques, physiologiques, génétiques et leurs répartitions géographiques bien distinctes (que nous allons détailler ci-après) confirment cependant leur distinction spécifique (Flerov, 1979 ; Pucek *et al.*, 2002 ; Verkaar *et al.*, 2004).

II-1-2-1. Le bison d'Europe : *B. bonasus*

Durant les périodes historiques, il existait trois sous-espèces de bison en Europe, dont seules deux subsistaient au siècle passé : *B. bonasus bonasus* (le bison de plaine) et *B. bonasus caucasicus*, le bison du Caucase. La troisième sous-espèce, *B. bonasus hungarorum*, des Carpates et de Transylvanie, a disparu vers la fin du XVIII^{ème} siècle (Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996 ;

Rautian *et al.*, 2000). Si *B. bonasus* occupait au cours des temps historiques la majeure partie de l'Europe (incluant le sud de l'Angleterre) et les régions adjacentes de l'Asie (jusqu'au Caucase et à l'Oural) sa répartition actuelle est considérablement réduite (Pucek *et al.*, 2002).

Les deux lignées de bisons européens actuels sont issues d'un groupe de treize individus : douze *B. bonasus bonasus* originaires de la forêt de Bialowieza, des zoos de Berlin, de Budapest et de Pszczyna et un mâle *B. bonasus caucasicus* provenant des montagnes du Caucase. La lignée de plaine (de Bialowieza) correspond aux descendants de sept individus *B. bonasus bonasus* ; la lignée de plaine du Caucase est issue du mélange de onze *B. bonasus bonasus* et d'un individu mâle *B. bonasus caucasicus* (Pucek *et al.*, 2004b). Certains individus ont donc participé génétiquement à la formation de ces deux lignées.

La répartition originelle de *B. bonasus caucasicus* demeure peu connue (Benecke, 2005). Il devait vivre dans les plaines du nord du Caucase⁸, puis a progressivement trouvé refuge en montagne (Yermoloff, 1907). Son dernier représentant sauvage fut abattu dans le Caucase en 1927 (Luenser *et al.*, 2005). Proche de l'extinction, l'un de ses représentants a été croisé avec *B. bonasus bonasus* (*cf. supra*), dont les descendants constituent les représentants actuels de la lignée du Caucase. Dans ces conditions il nous paraît délicat de les différencier sous-spécifiquement. Nous nous référerons donc à cette lignée sous son identification uniquement spécifique : *B. bonasus*.

Une nouvelle sous-espèce a été récemment définie, il s'agit de *B. bonasus montanus*, qui selon G. Rautian *et al.* (2000) correspondrait à l'une des deux lignées de bisons du Caucase. En effet, selon ces auteurs, *B. bonasus caucasicus* correspond à la lignée de plaine de bison du Caucase et *B. bonasus montanus*, à celle de montagne. Cependant, la reconnaissance de ce dernier en tant que sous-espèce de *B. bonasus* ne fait pas l'unanimité (Pucek *et al.*, 2004b) car il serait issu d'un croisement entre bisons européen et américain. Pour cette raison, nous considérons cette distinction sous-spécifique non valide, cette population ne peut d'ailleurs pas être rapportée à *B. bonasus* (*s.s.*) puisqu'il s'agit d'hybrides *B. bonasus* × *B. bison*.

⁸ Peut être également au Moyen-Orient (Uerpman, 1987 *in* Benecke, 2005).

Le comportement des bisons européens est suffisamment bien documenté pour trois populations géographiquement isolées : une correspondant à la lignée de plaine vivant dans la forêt de Bialowieza (Pologne et Biélorussie) et deux populations rapportées à la lignée de plaine du Caucase des réserves de Prioksko-Terrasnyjj et Cejjskijj zakaznik (Russie). Nous nous rapporterons donc aux études éthologiques de celles-ci dans la suite de ce travail.



Figure 20 : *Bison bonasus* mâle (cliché : W. Olech)

Bison bonasus (les deux lignées) possède, par rapport au bison américain de plaine, une morphologie générale plus élancée, avec des membres plus longs, un corps plus allongé, un port de tête plus haut, une bosse thoracique moins prononcée et une croupe plus droite (Figure 20).

À l'état sauvage (ou en semi-liberté), il est aujourd'hui présent dans la partie orientale de son aire de répartition historique : en Pologne, Lituanie, Biélorussie, Russie, Ukraine et au Kirghizstan⁹(Pucek *et al.*, 2004b). La diminution de son ère de répartition semble débuter dès le Moyen Age, du moins en Europe occidentale (Benecke, 2005). Actuellement, il est présent principalement sur le territoire de la forêt primaire de Bialowieza. Au début du XX^{ème} siècle, celle-ci fut le dernier refuge de *B. bonasus bonasus* avant sa quasi-extinction¹⁰ puis sa

⁹ Parfois en dehors de son aire de répartition historique.

¹⁰ Les derniers individus sauvages de *B. bonasus bonasus* furent abattus en 1919 en Pologne (Pucek, 1991 *in* Anderung *et al.*, 2006).

réintroduction (à partir d'individus conservés dans des parcs zoologiques et des réserves) en 1952. La forêt caducifoliée (de type mosaïque) de Bialowieza semble être l'habitat le plus favorable au bison européen, bien que sa grande plasticité lui permette de se nourrir dans des forêts de conifères ou d'autres types d'environnements. Les différents environnements exploités par *B. bonasus* incluent tous des zones ouvertes de type prairies, clairières, prairies de montagne, etc., soit des lieux où la nourriture (de type herbacée) est plus abondante et plus accessibles qu'en forêt (Pucek *et al.*, 2004a).

Les populations actuelles de bison d'Europe présentent une très faible variabilité génétique (Pucek *et al.*, 2004a ; Luenser *et al.*, 2005). En 2000, près de 2 900 individus ont été dénombrés, dont environ 60% vivent en liberté ou en semi-liberté (Pucek *et al.*, 2004a).

B. bonasus a récemment été réintroduit, avec succès, notamment en Ukraine, dans des zones de montagnes (Carpatés) et de forêt-steppe, ainsi que dans les basses terres et dans la région du Caucase. Nous ferons référence à ce taxon comme étant un bison forestier, bien que ce qualificatif ne soit peut-être que partiellement représentatif d'une réalité historique.

II-1-2-2. Les bisons américains : *B. bison bison* et *B. bison athabascae*

La taxinomie des bisons américains a soulevé et soulève encore des controverses quant à la distinction entre deux espèces, sous-espèces ou d'écotypes (*cf.* Flerov, 1970 ; Van Zyll de Yong, 1986 ; Gates *et al.* 2001). Les données génétiques n'attestent pas d'une distinction sous-spécifique (Shapiro *et al.*, 2004). Toutefois, les différences morphologiques et éthologiques confirment, pour de nombreux auteurs, la distinction entre *B. bison bison*, le bison de prairie (incorrectement dénommé *Buffalo*) et *B. bison athabascae*, le bison canadien de forêt (Gates *et al.*, 2001 ; Stephenson *et al.*, 2001 ; Mitchell & Gates, 2002 ; Reynolds *et al.*, 2003). Nous considérerons qu'il s'agit de deux sous-espèces.

Le bison de prairie, B. bison bison

Au cours de l'Holocène, et notamment à la période du contact entre les Premières Nations et les Européens, il existait une grande variété de formes locales de bisons américains. Les

quelques descriptions disponibles attestent de grandes différences avec le bison actuel de prairie (Guthrie, 1990) et quatre formes peuvent être distinguées, dont une seule subsiste.

Historiquement, l'aire de répartition de *B. bison bison* couvrait la majeure partie de l'Amérique du Nord, du centre de l'Alberta et de la Saskatchewan (Canada) au nord du Mexique, et des Rocheuses à la côte Est (Figure 21) (Reynolds *et al.*, 2003 ; COSEPAC, 2004). Il occupait des environnements très divers, notamment des régions montagneuses¹¹ comme celles des Rocheuses (Meagher, 1986 ; Kay & White, 2001). K. Flerov (1979) distingue 4 variantes régionales de l'actuel bison de plaines¹². Historiquement, les bisons de l'Est et du Sud des Etats-Unis étaient plus petits que ceux du centre et du Nord ou des prairies canadiennes (Reynolds *et al.*, 2003). Toutefois, la majorité d'entre eux furent exterminés avant qu'ils n'aient pu être totalement décrits (Guthrie, 1990), et il ne subsiste actuellement que la forme dénommée *B. bison bison*.

Les populations de *B. bison bison* estimées à un peu moins de 30 millions d'individus au moment de l'arrivée des européens (Meagher, 1986 ; Lott, 2002), ne comptaient pas plus de 300 individus à la fin du XIX^{ème} siècle (Roe, 1970 ; Luenser *et al.*, 2005). En 1903, ont été décomptés 1 644 animaux (Garretson 1938, *in* Meagher, 1986), vivant principalement dans des zoos ou des troupeaux privés. Ils survécurent à l'état sauvage dans le *Yellowstone National Park*, au Wyoming (Meagher, 1986). Il en résulte une faible diversité génétique des populations actuelles, bien que celle-ci soit plus importante que pour *B. bonasus* (Luenser *et al.*, 2005).

Bien que les populations actuelles soient estimées à plusieurs centaines de milliers d'individus (entre 600 et 720 000 environ, selon Reynolds *et al.*, 2003), la très grande majorité d'entre eux font partie d'élevages commerciaux, et moins de 5% vivent en liberté, soit moins de 10 troupeaux aux Etats-Unis et 3 au Canada (Boyd, 2003). Leur aire de répartition actuelle étant très fragmentée, les groupes sont isolés les uns des autres (Boyd, 2003).

¹¹ Des populations ont été historiquement observées entre environ 3 000 et 4 000 mètres d'altitude dans le Montana, le Wyoming et le Colorado (Meagher, 1986).

¹² *B. bison bison* des plaines du Sud, *B. bison septentrionalis* des plaines du Nord, *B. bison sylvestris* des forêts de l'Est, et *B. bison oregonus* des montagnes occidentales (Flerov, 1979).

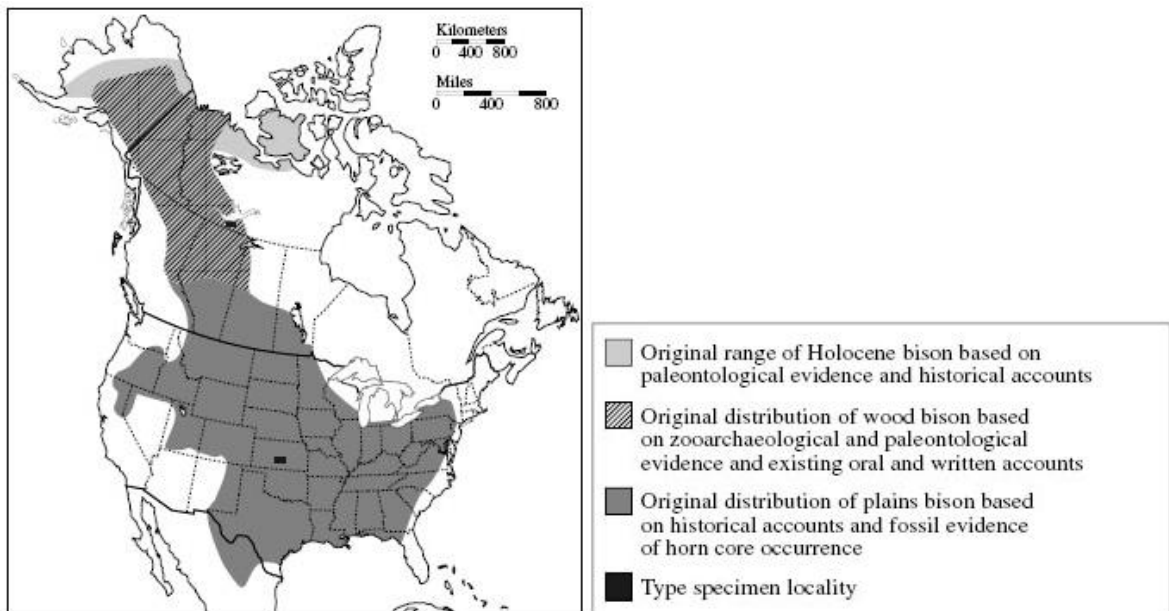


Figure 21 : Répartition originelle de *B. bison bison* et *B. bison athabasca* (d'après Reynolds et al., 2003).

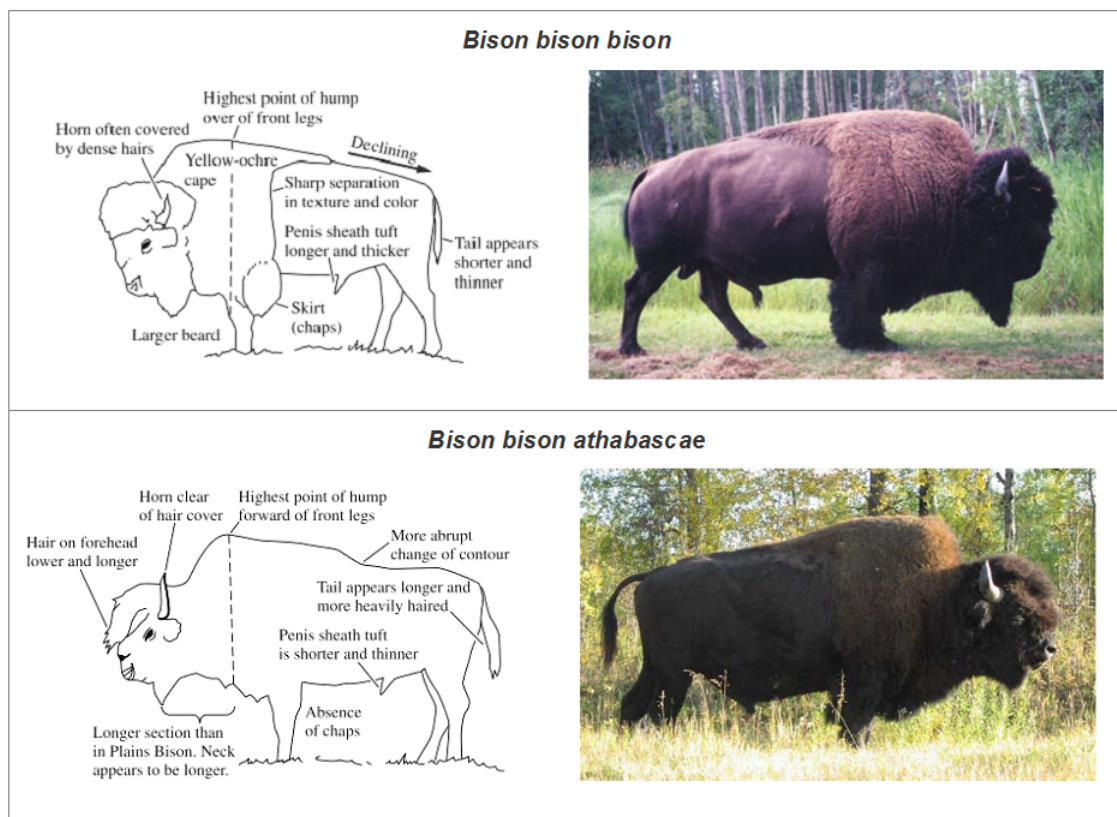


Figure 22 : Principales différences morphologiques de *Bison bison bison* et *Bison bison athabasca* mâles (modifié d'après Reynolds et al., 2003 ; Wilson & Zittlau, 2004).

Le bison canadien de forêt, B. bison athabascae

Comme les bisons de plaines, les bisons canadiens de forêt ont été presque décimés au cours du XIX^{ème} siècle. Estimés à 168 000 individus en 1800, ils ne comptaient plus que 250 à 500 individus environ à la fin du siècle (Gates *et al.*, 2001 ; Stephenson *et al.*, 2001 ; COSEPAC, 2004). Ils survécurent dans une zone au sud du *Great Slave Lake*, dans ce qui est devenu le *Wood Buffalo National Park*, au Canada (Meagher, 1986 ; Gates *et al.*, 2001). En 1999-2000, la population sauvage s'élevait à 5 800 individus environ, auxquels il faut ajouter 1 300 à 1 500 individus vivant en captivité (Gates *et al.*, 2001 ; Stephenson *et al.*, 2001).

Des différences phénotypiques marquées sont observables entre le bison de plaines et le bison de forêt. Ce dernier présente entre autres une hauteur au garrot et un poids plus importants, une bosse thoracique plus marquée et plus carrée, ainsi qu'une robe plus foncée (Figure 22). La distinction entre bisons de plaines et bisons canadiens de forêt, semble être liée à un isolement reproductif des populations au cours des derniers 5 à 10 000 ans, vraisemblablement maintenu grâce à la combinaison de facteurs comportementaux et environnementaux. En particulier, les déplacements saisonniers des bisons de plaines semble avoir assuré la séparation des deux taxons dans leur zone de recouvrement au moment du rut (van Zyll de Jong *et al.*, 1995 ; Stephenson *et al.*, 2001).

Toutefois, entre 1925 et 1928, des bisons de plaines furent introduits dans l'aire de répartition de *B. bison athabascae* dans le *Wood Buffalo National Park*. Certaines populations (particulièrement celles de *Pine Lake*) attestent d'hybridations entre *B. bison bison* et *B. bison athabascae* (van Zyll de Jong *et al.*, 1995). Malgré cela, pour la majorité des troupeaux, les descendants étant morphologiquement distincts des bisons de plaines, il semble que peu d'hybridations aient eu lieu ; la distinction sous-spécifique est donc toujours valide (van Zyll de Jong *et al.*, 1995 ; Gates *et al.*, 2001 ; Stephenson *et al.*, 2001).

Bien qu'ils ne fussent certainement pas aussi nombreux que les bisons de plaines, ils occupèrent à la fin de l'Holocène une vaste partie de la forêt boréale (Gates *et al.*, 2001). En effet, selon la tradition orale des Premières Nations et les données historiques, paléontologiques et archéologiques, *B. bison athabascae* était présent en Alaska, au Yukon, sur la partie occidentale des Territoires du Nord-Ouest, au nord-est de la Colombie Britannique, en Alberta, et au sud-

ouest de la Saskatchewan (Figure 21) (Guthrie, 1990 ; Gates *et al.*, 2001 ; Boyd, 2003 ; Reynolds *et al.*, 2003). Comme pour *B. bonasus* et *B. bison bison*, sa répartition actuelle est très réduite.

II-2. De l'éthologie à la paléoéthologie

Le dogme cartésien, dont s'inspirèrent I. Pavlov et les behavioristes américains pour établir que l'animal est une « machine » répondant à des stimuli environnementaux¹³, ne fut remis en cause par les fondateurs de l'éthologie moderne qu'au cours de la première moitié du XX^{ème} siècle¹⁴. Si le comportement de chaque espèce a longtemps été considéré comme étant largement invariant, les théories éthologiques contemporaines statuent pour une grande complexité et une grande plasticité du comportement animal (Foster & Endler, 1999). Au sein de la psyché animale coexistent des comportements innés (instinctifs) et acquis (appris) ; « *l'individu et son univers propre constituent [...] un système actif, dynamique et relativement autonome, d'où émergent des formes comportementales qui dépendent aussi bien de son « histoire » (phylogénétique, génétique et ontogénétique), que des conditions actuelles (ici et maintenant) [...]* » (Campan, 2008) dans lesquelles il vit. Adhérant à ces conceptions, il nous faut toutefois traiter l'approche paléoéthologique avec les outils dont nous disposons.

Nos hypothèses se fondent sur les principes de l'écologie évolutionniste (ou écologie comportementale) dont l'un des postulats est la tendance vers un équilibre : la sélection naturelle favorisant les caractéristiques comportementales adaptées à l'environnement (physique et biologique) et à l'animal lui-même (Pianka, 2000). L'hypothèse sous-jacente étant que le cycle reproducteur d'un animal, sa taille, ses déplacements, ainsi que la densité et la composition du groupe sont des adaptations à la nourriture disponible, aux ressources en eau, aux prédateurs et commensaux, aux nécessités et aux tolérances de l'animal lui-même. Les stratégies comportementales constituent donc des solutions construites par la phylogenèse pour réussir dans des environnements particuliers (Campan & Scapini, 2002). Autrement dit, au même titre que la morphologie, le comportement d'un taxon est l'expression combinée des effets du génotype et de l'environnement. Il varie géographiquement, puisqu'il est sujet à diverses conditions

¹³ cf. Descartes, R., 2000. *Discours de la méthode*, Paris: Flammarion, 189 p.

¹⁴ Notamment par le courant objectiviste de K. Lorenz ou N. Tinbergen, soutenant l'innéité des comportements.

environnementales, à la sélection naturelle ainsi qu'aux flux et aux dérives génétiques (Foster & Endler, 1999).

La reconstitution du comportement des animaux passés est un processus complexe, particulièrement dans le cas d'espèces éteintes (Burke, 2006 ; Burke *et al.*, 2008). Elle dépend de notre connaissance des populations (phylogénie et éthologie), de leur histoire et des environnements, tant actuels que passés. Comme le souligne A. Burke *et al.* (2008 : 897): « *The behaviour of living populations cannot be directly modelled onto the past since they depend upon a complex combination of historical and environmental factors. If general principles governing the social organisation of a species are identified they can be used to propose broad models for behaviour that can be applied to past populations. Once the social structure of a population is understood it becomes possible to model its spatial distribution in any given environment.* ».

Ce que la paléoéthologie exploite, ce sont les liens existants entre les mammifères et leurs milieux. Le principe d'actualisme, considérant qu'une même espèce conserve dans le temps les mêmes caractéristiques biologiques, permet au Préhistorien d'appliquer les observations zoologiques actuelles aux individus pléistocènes de mêmes espèces ou proches parentes. Les assises théoriques de l'actualisme sont à rechercher dans l'uniformitarisme de Charles Lyell. Ainsi, selon C. Renfrew et P. Bahn (2005 : 277) l'uniformitarisme « [...] *remains fundamental to archaeology, because one of the basic assumptions that always needs to be made is that the behaviour and tolerances of plant and animal species were the same in the past as in the present, and hence knowable [...] if we could not assume that their physical needs, their tolerances and their behavioural responses were the same in the past, and hence predictable, archaeology would simply be impossible.* ».

Les limites de l'actualisme ont longuement été débattues en archéologie. Il n'en reste pas moins un outil indispensable dès lors qu'il est utilisé avec prudence. Qu'il soit appliqué à l'environnement, à l'humain ou à l'animal, n'en change ni les fondements ni les implications.

II-2-1. Éthologie des bisons modernes

Au cours de l'Holocène, les bisons occupèrent la majeure partie de l'Europe et de l'Amérique du Nord. Ils occupent et occupaient donc une grande variété de niches écologiques. Comme d'autres grands herbivores, leur comportement est lié au milieu dans lequel ils évoluent : de l'environnement physique, du type de végétation (qualité, quantité, capacité à se renouveler, rapidité de croissance, *etc.*) et des conditions climatiques locales. Ce sont des ruminants, généralement classés comme pousseurs, ils sont également brouteurs. Ils tirent en effet la majeure partie de leur nourriture de graminées et de plantes herbacées qu'ils trouvent dans les prairies, les clairières ou en forêt claire. De manière générale, les ongulés de petite taille sont solitaires et vivent dans des habitats fermés, alors que les grands ongulés vivent en groupes de taille intermédiaire à grande (> à 50 individus) dans des environnements ouverts (Caro *et al.*, 2004). Ceci est le cas du bison. Mammifère grégaire, il forme des groupes de taille variable. Même si certains de ces représentants semblent affectionner les zones forestières, il faut toutefois considérer que la pression anthropique les a parfois repoussés dans des zones refuges, peu représentatives de la diversité des environnements qu'ils exploitaient originellement.

Les populations de bisons ont toutes frôlé l'extinction à la fin du XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème} siècle. À l'heure actuelle, seuls quelques troupeaux vivent encore de façon totalement sauvage (sans intervention humaine). Aussi, leur comportement a fait pendant longtemps l'objet de « spéculations », fondées principalement sur des descriptions historiques et non sur de réelles observations éthologiques. Ces dernières, développées depuis quelques dizaines d'années seulement, montrent toutes des comportements complexes qu'il est nécessaire d'approfondir. Ainsi, comme les autres artiodactyles de l'Hémisphère nord, les bisons sont des espèces assez plastiques, présentant des adaptations spatiales et temporelles marquées. Ils présentent également un ensemble de caractères communs. Nous détaillons ces différences et ces similitudes ci-dessous.

II-2-1-1. Habitat et alimentation

Notons tout d'abord que le bison des plaines américaines est morphologiquement très bien adapté pour s'alimenter dans des prairies à herbes courtes (Guthrie, 1990 ; COSEPAC, 2004). Il

participe au maintien et au développement de cet écosystème (Truetts, 2003). Ceux de forêt, bien que principalement pousseurs, présentent une morphologie plus souple, notamment un port de tête plus haut, leur permettant l'effeuillage et l'écorçage des arbres jusqu'à une hauteur de deux mètres (Pucek *et al.*, 2002).

Les deux espèces actuelles, *B. bison* et *B. bonasus*, vivent principalement en plaine, bien que des populations vivant en montagne (ou la fréquentant) soient attestées (Yermoloff, 1907 ; Kay & White, 2001). Les trois sous espèces occupent des habitats variés : forêts, prairies, steppes arbustives, etc. Lorsqu'ils vivent en forêt, ils trouvent leur principale nourriture dans des zones ouvertes : prairies et prés (secs ou humides), clairières, zones arbustives, alpages. D'après Z. Pucek, *et al.* (2002), toutes les populations européennes de bisons occupent des territoires incluant à parts égales des zones forestières et ouvertes. Il a été démontré que, du fait de la présence d'herbacées et de carex, les populations de la forêt de Bialowieza passent plus de temps dans les zones déboisées (Kuijper *et al.*, 2009).

En effet, ces animaux, physiologiquement bien adaptés aux basses températures (Guthrie, 1990 ; Stephenson *et al.*, 2001), sont principalement des pousseurs, mais également des brouteurs. Leur régime alimentaire se compose majoritairement de graminées et de carex, et dans une moindre mesure, de ligneux (écorces et feuilles d'arbres et d'arbustes)¹⁵. Par leur action sur leur environnement, les bisons participent au maintien de l'habitat et de la biodiversité des régions qu'ils occupent. Ils contribuent, à la préservation de zones ouvertes ou semi-ouvertes en forêt et au maintien d'une végétation basse (de type *shortgrass*), notamment en plaine (Mitchell & Gates, 2002 ; COSEPAC, 2004).

Les bisons peuvent se contenter d'une nourriture de mauvaise qualité nutritive¹⁶ et sont donc plus rarement en compétition avec d'autres ongulés. Ils utilisent une niche écologique non utilisée par les autres herbivores ; les compétitions interspécifiques pour les ressources sont donc faibles¹⁷

¹⁵ « *It is apparent that where grasses and sedges are available in the habitat, they are selectively grazed by bison, and where they are sparse, browse may be substituted* » (Reynolds *et al.*, 2003).

¹⁶ Ils peuvent consommer une nourriture plus riche en fibre et plus faible en protéine, en comparaison avec le boeuf domestique.

¹⁷ Le cerf est considéré comme l'unique compétiteur potentiel du bison européen ; il en est de même de l'orignal et du caribou pour le bison canadien de forêt ; mais des travaux récents ont montré que ces cervidés sont en réalité plus

(Larter & Gates, 1991 ; Fischer & Gates, 2005). En hiver, à la différence de la plupart des autres ongulés qui grattent la neige avec leurs sabots pour atteindre le fourrage, les bisons utilisent leurs têtes massives pour balayer la neige et obtenir leur nourriture (Guthrie, 1990 ; Reynolds *et al.*, 2003 ; Chen & Morley, 2005). Ils ne semblent toutefois pas tolérer une couverture neigeuse de plus de 40 cm d'épaisseur (Vereshchagin & Baryshnikov, 1989).

La superficie exploitée par le bison dépend de nombreux facteurs biotiques et abiotiques : productivité, qualité et répartition du fourrage sur le territoire, présence de source d'eau et d'abris, épaisseur de neige en hiver¹⁸, mais également taille du groupe, interactions sociales, âge et sexe des individus, prédation. Ainsi, plus la nourriture est dispersée, plus le territoire exploité sera vaste. De même, si l'individu est un dominé (*cf. supra*) ou un mâle, il exploitera une plus grande superficie (Larter & Gates, 1994 ; Fortin *et al.*, 2003 ; COSEPAC, 2004).

Il semble en effet que pour tous les taxons, les mâles sont les individus qui parcourent les plus vastes distances, principalement à la saison du rut lorsqu'ils rejoignent les groupes mixtes (*cf. supra*). Ainsi, A. Bouguin (1983) note que « *les bisons [européens] de plaines sont en général sédentaires, l'exception concernant des taureaux qui quittent la forêt et peuvent alors parcourir de grandes distances [jusqu'à 350 km]. [...] La tendance des mâles à se déplacer, en petits groupes ou seuls, sur de longues distances semble favorable, par le brassage génétique qui en résulte, à la vitalité de l'espèce* » (Bouguin, 1983).

Les groupes mixtes vivant en forêt, exploitent un territoire moyen de 20 à 70 km² (40-45 km² en moyenne)¹⁹, se réduisant à moins de 10 km² en hiver (Krasinska *et al.*, 2000 ; COSEPAC, 2004).

II-2-1-2. Comportement social

Les bisons sont des animaux grégaires. La majeure partie de l'année, les populations de bisons européens et américains forment deux groupes distincts : les troupeaux mixtes (femelles et jeunes) et les groupes de mâles ou les mâles solitaires²⁰ (Figure 23).

en complémentarité qu'en compétitivité avec les bisons (Pucek *et al.*, 2002 ; Reynolds *et al.*, 2003 ; Fischer & Gates, 2005).

¹⁸ Voir à ce sujet R. Guthrie (1990) ainsi que Z. Pucek, *et al.* (2002).

¹⁹ Une densité maximale de 0,5 à 0,8 bison au km² a été observée chez *B. bison athabasca* (Larter & Gates, 1990).

Les groupes mixtes (ou groupes matriarcaux) se composent de bisons, de veaux, de jeunes âgées de 2 à 3 ans et, occasionnellement, de mâles adultes. Ce ne sont pas des groupes familiaux, leur taille et leur structure changent au cours de l'année pour des raisons comportementales (rut, naissances) ou environnementales (qualité et quantité de la nourriture, enneigement, etc.) (Bamforth, 1988 ; Pucek *et al.*, 2002 ; Reynolds *et al.*, 2003). Les groupements sociaux sont donc instables. La taille des troupeaux mixtes semble corrélée avec l'habitat, les plus grands groupes étant associés à des habitats ouverts (Reynolds *et al.*, 2003).

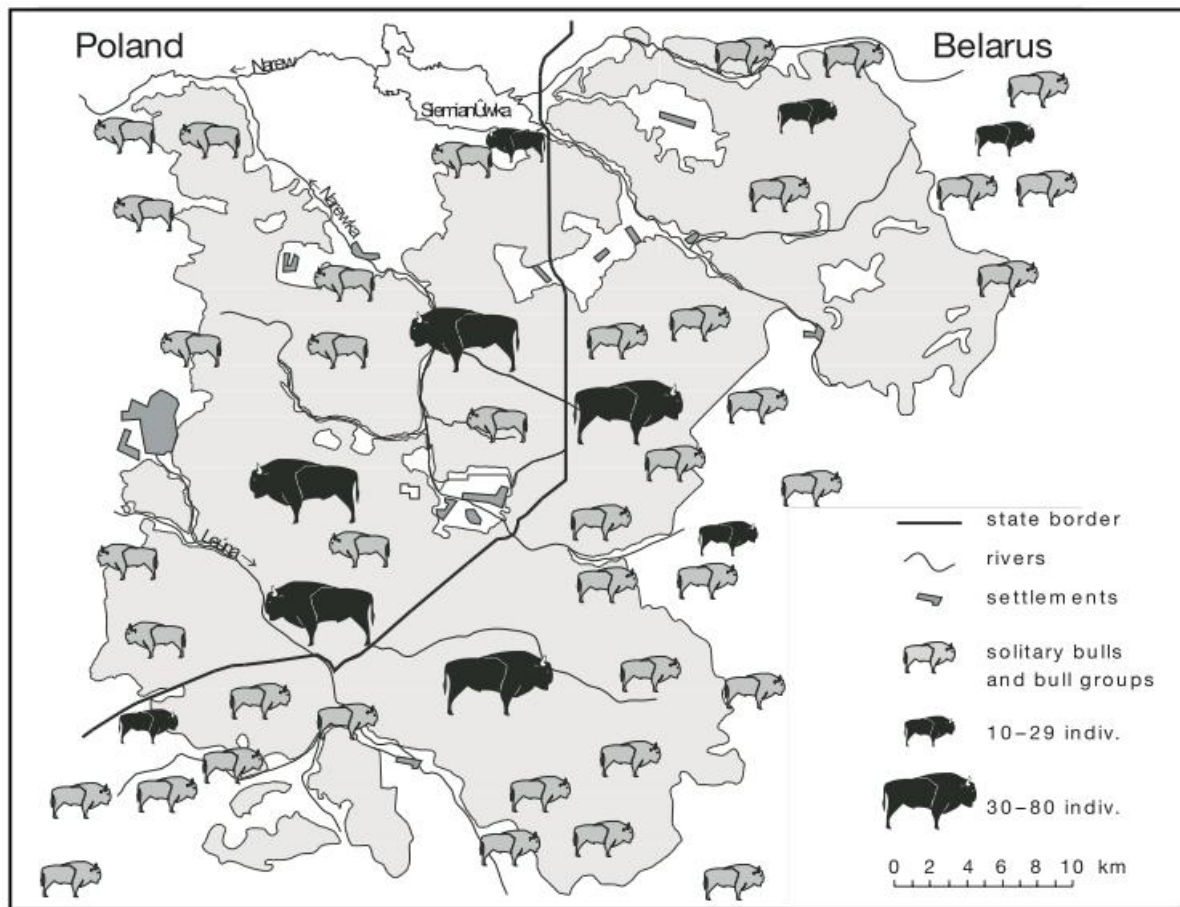


Figure 23 : Répartition (en 1998) des troupeaux mixtes et des mâles *B. bonasus* dans la forêt de Bialowieza (d'après Pucek *et al.* 2004).

²⁰ Plus de 60% des mâles de *B. bonasus bonasus* sont solitaires (Krasinska & Krasinski, 1995).

Les mâles sont solitaires ou forment de petits groupes. Ils rejoignent les troupes mixtes au moment du rut, rarement en dehors de cette période (Bamforth, 1988 ; Pucek *et al.*, 2002). Ceci leur permet de ne pas être en compétition directe avec les membres du troupeau (Guthrie, 1990). Les mâles utilisent également des zones plus favorables que les groupes mixtes. Ce qui tend à prouver que ceux-ci se séparent des troupes mixtes du fait de leurs plus grands besoins nutritifs (Mooring *et al.*, 2005) liés au fort dimorphisme sexuel.

La structure sociale des groupes est régie par une hiérarchie linéaire de dominance. La dominance est établie en fonction de l'âge ou du poids des individus. Pour les femelles, la dominance en fonction de l'âge semble prépondérante. En effet, les femelles âgées de quatre ans domineront celles de trois ans qui domineront elles-mêmes celles de deux ans. Certaines études montrent que la dominance est corrélée avec le poids et l'âge pour les mâles adultes, alors que d'autres ne montrent aucune corrélation de ce genre. Ces rapports dominant-dominé débutent dès les premières semaines de vie de l'individu et se manifestent majoritairement par intimidation, rarement de manière réellement agressive (Reynolds *et al.*, 2003).

La structure des groupes est fluide et dynamique : le statut hiérarchique des individus est relativement fluctuant au cours de l'année (notamment selon l'état physique des individus) et des échanges d'individus s'opèrent fréquemment entre les troupes. En effet, il n'existe pas de contrôle des territoires, ceux-ci se recouvrent régulièrement²¹ (Krasinska *et al.*, 2000 ; Reynolds *et al.*, 2003).

Taille du troupeau

La taille moyenne des groupes mixtes de *B. bonasus bonasus* est de huit à treize individus (Pucek *et al.*, 2002), celle de *B. bison athabascae*, de onze à vingt (Fuller, 1960 in Reynolds *et al.*, 2003). Nous ne possédons pas de données sur le nombre moyen d'animaux composants les troupes mixtes de *B. bison bison*. H. Reynolds *et al.* (2003) rapportent que la taille des groupes de ce taxon varie actuellement entre une dizaine (en forêt) et 200 individus (en plaine). Globalement, les bisons de forêt forment de plus petits troupes que les bisons vivant en milieu

²¹ J. Mitchell et C. Gates (2002) notent que « *The wood bison's affinity for relatively small, widely dispersed graminoid habitat patches, likely means that they existed as a metapopulation consisting of many connected sub-populations scattered widely throughout northern Alberta* ».

ouvert. Dans un environnement ouvert, le territoire exploité et la taille des groupes mixtes dépendent de la productivité végétale (Bamforth, 1988 ; Reynolds *et al.*, 2003).

Selon différentes observations éthologiques récentes, la taille des groupes de *B. bison bison* au moment de la reproduction, varie entre 11 et 480 individus (Reynolds *et al.*, 2003). Contrairement à *B. bison bison*, *B. bison athabascae* ne forme pas de grands troupeaux au moment du rut, au contraire, la taille des troupeaux se réduit. Cela peut résulter de systèmes d'accouplements différents entre les deux sous-espèces (Reynolds *et al.*, 2003), mais dépend surtout de la productivité du milieu : les environnements ouverts permettant, de par la grande quantité de fourrage disponible, des regroupements de troupeaux de taille plus importante. De tels types de regroupements saisonniers ne semblent pas non plus avoir lieu chez *B. bonasus bonasus*²².

De plus, selon certains auteurs, au moment du rut, les bisons canadiens de forêt présentent des caractéristiques comportementales différentes de celles de bisons de plaine (Wilson *et al.*, 2002). Les petits groupes de bisons canadiens de forêt peuvent alors être plus facilement contrôlés par quelques mâles dominants, et semblent se distinguer du système hiérarchique du bison des plaines²³ (Wilson *et al.*, 2002 ; Reynolds *et al.*, 2003 ; COSEPAC, 2004). Le mâle dominant change souvent au cours de la saison du rut (Reynolds *et al.*, 2003), et des comportements agressifs semblent plus fréquents lorsqu'un mâle tente d'intégrer un troupeau dans lequel un mâle dominant est déjà présent (Wilson *et al.*, 2002 ; Wilson & Zittlau, 2004).

Reproduction

À l'état sauvage, l'espérance de vie d'un bison actuel est d'une vingtaine d'année pour une femelle, et d'une quinzaine d'année pour un mâle (Mitchell & Gates, 2002 ; Pucek *et al.*, 2002). Les femelles sont sexuellement matures vers l'âge de deux ans, pouvant donner naissance à leur premier veau à l'âge de trois ans²⁴ (Pucek *et al.*, 2002 ; Reynolds *et al.*, 2003). Le temps de

²² Des agrégations hivernales sont souvent mentionnées pour ce taxon, mais n'attestent pas d'une réalité comportementale puisqu'elles se forment autour des zones où un supplément alimentaire leur est distribué.

²³ Selon certains auteurs, le système social des bisons de forêt se rapprocherait alors du type « harem » (Wilson *et al.*, 2002 ; Reynolds *et al.*, 2003 ; Wilson & Zittlau, 2004). Compte tenu des définitions multiples de ce groupe social (Linklater, 2000), nous rapportons son utilisation avec circonspection.

²⁴ Toutefois, une première mise-bas peut avoir lieu dès l'âge de deux ans, parfois même à un an (COSEPAC, 2004).

gestation est variable, il dure entre 260 et 300 jours (Bamforth, 1988 ; Berger, 1992 ; Mitchell & Gates, 2002 ; Pucek *et al.*, 2002 ; COSEPAC, 2004). Les mâles sont également sexuellement matures au cours de leur troisième année²⁵. Les jeunes âgés de quatre à six ans ne participent cependant pas à la reproduction, car les mâles plus âgés ne leur permettent pas de couvrir les femelles, particulièrement au début de la saison du rut (Mitchell & Gates, 2002 ; Pucek *et al.*, 2002). La possibilité pour les mâles de se reproduire est fonction de leur rang dans la hiérarchie.

Les bissonnes peuvent avoir plusieurs chaleurs par saison, les premières apparaissant à la fin de l'été. Si la fécondation n'a pas eu lieu, d'autres chaleurs se déclencheront jusqu'à la fin de l'automne. Comme de nombreux grands herbivores, les naissances ont principalement lieu au printemps. Ainsi, chez *B. bonasus*, le rut a lieu d'août à octobre et les naissances de mai à juillet. On notera cependant que des mises bas tardives peuvent se dérouler jusqu'en octobre (Pucek *et al.*, 2002). Pour *B. bison athabasca*, la plupart des naissances ont lieu entre mai et juin, (Mitchell & Gates, 2002). Pour *B. bison bison* le rut a lieu de juin à octobre et la mise bas est généralement située entre les mois d'avril et de juin. Là encore, des naissances peuvent cependant avoir lieu jusque fin août, voire en novembre (COSEPAC, 2004). Ces variations semblent être liées principalement à la localisation des groupes : « *Temporal variability in onset and duration of the rut may be related to variation in climate, photoperiod, habitat, population density, and genetic expression. [...] The rutting season varies in length depending on herd location. [...] Calving season in northern bison occurs about 2 weeks later than in more southern herds, a phenomenon likely related to variations in climate and photoperiod between regions* » (Reynolds *et al.*, 2003 p. 1025-1027).

Dans un habitat fermé, les femelles tendent à se séparer du troupeau pendant quelques jours pour mettre bas à l'abri dans la végétation (ceci a été observé pour les trois taxons). Au contraire, dans un habitat ouvert, le vêlage a lieu au sein du troupeau mixte. Cette différence comportementale est interprétée, dans les deux cas (couvert végétal ou membres du troupeaux), comme une forme de protection contre les prédateurs (Pucek *et al.*, 2002 ; Reynolds *et al.*, 2003).

²⁵ Ils doivent alors quitter les groupes mixtes, mais ne rejoignent les troupeaux de mâles qu'à l'âge de six ans (COSEPAC, 2004).

II-2-1-3. Migrer ou ne pas migrer ?

Certains auteurs avaient initialement proposé que *B. bison athabascae*, comme *B. bison bison*, devait réaliser des migrations saisonnières, notamment vers le sud en hiver (van Zyll de Jong, 1986). Les études récentes montrent au contraire que ce premier, comme *B. bonasus bonasus*, est relativement sédentaire (Mitchell & Gates, 2002). Un comportement non-migrateur, associé à une certaine fidélité territoriale et ce, tant pour les groupes de mâles que de femelles, a effectivement été observée chez *B. bonasus bonasus* (Krasinska & Krasinski, 1995). Notons toutefois que le caractère migrateur de *B. bison bison* fait débat depuis plusieurs dizaines d'années. En effet, ce taxon dont la répartition est aujourd'hui très fractionnée et dont seuls quelques troupeaux vivent actuellement de façon totalement sauvage²⁶ (*i.e.* sans intervention humaine), ne permet pas d'observer des déplacements de grande amplitude, et l'on s'est longtemps référé aux seules données historiques pour tenter de restituer leurs déplacements, ce qui n'est pas sans poser problème (cf. Roe, 1970).

Les migrations impliquent chez les mammifères un aller-retour entre deux zones environnementales distinctes. Elles peuvent être longitudinales ou altitudinales dans les régions montagneuses, comme cela est le cas pour certaines populations du parc de Yellowstone (Plumb *et al.*, 2009). Dans ce cas, il s'agit de « migration partielle », puisque seule une partie des populations migre (Hobson & Norris, 2008). Les migrations sont réalisées si elles sont nécessaires pour la reproduction ou la survie (MacArthur, 1972 *in* Gates, 2005). Il faut différencier les migrations *s.s.*, des dispersions qui impliquent un déplacement d'individus en dehors de leur territoire habituel, mais sans retour, du moins, dans le court terme. Ce phénomène, également observé à Yellowstone ou au Mackenzie Bison Sanctuary (Gates & Lartet, 1990), est lié à l'augmentation de la taille des populations, réduisant la nourriture disponible et nécessitant la recherche de nouvelles zones exploitables, particulièrement en hiver quand les ressources sont réduites (Hobson & Norris, 2008). En outre, à Yellowstone, plus la densité de population devient importante et plus le nombre de bisons migrants augmente. Comme pour les dispersions, cela est lié à la disponibilité limitée de la nourriture pendant l'hiver, notamment à la couverture neigeuse, réduisant les zones exploitables et augmentant le temps de recherche de nourriture (*ibid*).

²⁶ D. P. Boyd (2003), a dénombré au sein des *conservation herds* uniquement trois troupeaux (689 individus), vivant sur le territoire originel de l'espèce, en liberté et sans intervention humaine, qu'il considère comme les seuls troupeaux vivants sous des conditions totalement naturelles.

II-2-1-4. Modes de défense et types de prédation

H. Reynolds *et al.* (2003) notent que les loups tuent des bisons essentiellement au cours de l'hiver, lorsqu'ils sont plus vulnérables du fait des mauvaises conditions induites par la saison, des blessures, ou de leur âge. En terme d'*optimal foraging* (ou approvisionnement optimal) en cette saison, ils représentent une plus grande quantité de ressource par unité dépensée, que des proies de taille plus petite. Les loups tuent préférentiellement des veaux ou des individus âgés, même s'ils peuvent éventuellement tuer des mâles adultes (Reynolds *et al.*, 2003).

T. Caro *et al.* (2004) ont relevé trois types de réactions face aux prédateurs de la part des bisons nord-américain (de plaine et de forêt) : le relèvement de la queue (signal d'alerte pour le groupe), le regroupement et également l'attaque (d'un animal seul). Plusieurs observations actuelles de bisons défendant leurs veaux de l'attaque de loups sont également rapportées par H. Reynolds *et al.* (2003). Des groupes ont également été observés fuyant les attaques de ces prédateurs. Ces comportements correspondent aux tactiques présentées par Caro *et al.* (2004) pour de nombreux ongulés de grande taille.

Historiquement, de nombreuses techniques de chasse sont rapportées, par exemple, la chasse à la lance ou, dans le Caucase, la chasse à l'affût aux sources salées (Hainard 1972 *in* Bouguin, 1983). Selon Heptner et Naumov (1966, *in* Bouguin, 1983), les bisons mâles étaient particulièrement difficiles à tuer « avec les fusils dont disposaient les populations du Caucase et on trouvait souvent des balles anciennes dans le corps de ceux qui étaient abattus ». Selon A. Yermoloff (1907), des captures pouvaient être également réalisées dans les zones marécageuses de la forêt où le bison se déplaçait avec difficulté. Enfin, la chasse au fusil avec rabattage préalable des animaux dans un enclos est rapportée par Bouguin (1983).

L'utilisation de corrals, de ravins, de dunes de sable paraboliques, d'accumulation de neige et de précipices naturels (*jumps*) est également ethnohistoriquement et archéologiquement attestée dans les Grandes Plaines américaines (Kehoe, 1973a ; Verbicky-Todd, 1984 ; Frison, 2004). Les bisons étaient progressivement dirigés (à pied ou à cheval) vers ces pièges où ils étaient alors abattus. La technique du *jump*, a été précisément décrite par G. Frison (1991) : des *drive lanes* permettaient de diriger lentement les troupeaux vers une position prédéterminée où ils étaient obligés de former un groupe compact à proximité du précipice. À cet endroit, les *drive lanes*

formaient un virage de presque 90°. Le virage était important, la stratégie étant de garder le précipice hors de la vue des bisons jusqu'au dernier moment. Après le virage, les chasseurs changeaient de tactique : ils effrayaient alors le troupeau pour que les animaux courent à une vitesse importante. Les animaux devaient toutefois rester en formation serrée et se diriger exactement dans la bonne direction, car une faible déviation dans l'approche du précipice pouvait entraîner les animaux vers une forte pente au lieu d'un à-pic. Cette technique nécessitait des troupes de grande taille, notamment pour créer l'effet de masse nécessaire pour faire tomber latéralement certains individus, poussés par leurs congénères dans le précipice lors de la débandade.

Des *drive lanes* étaient également utilisés pour diriger les troupes vers des variantes de *jumps*, *i.e.* associant une pente à un corral (Figure 24). Toutefois, la quantité d'animaux impliquée devaient alors être (comme pour les autres types de pièges) plus réduites que pour les *jumps* (Frison, 1991). En effet, selon G. Frison (1991 : 218-219) « [...] *the large herd could not be handled in a small corral or trap and the small herd could not be stampeded over a bluff* ».

Notons que, dans le Montana, le dernier corral connu a été réalisé en 1852 par un groupe de chasseurs Pieds-Noirs près de Choteau. Les Pieds-Noirs continuèrent à utiliser des *bison drive* au Canada jusqu'en 1872 selon Weasel Tail, qui détailla l'évènement à John Ewers, sans que le lieu exact ne puisse être identifié (Kehoe, 1973b)

Pour faire venir le troupeau vers le piège, le camouflage, le déguisement, l'imitation d'un veau en détresse ou d'une antilope, pouvaient être pratiqués afin de susciter la curiosité du bison de tête (Kehoe, 1973b ; Verbicky-Todd, 1984 ; Barsh & Marlor, 2003). Ceci était également utilisé par les chasseurs lors de chasses à l'approche, comme celle peinte par G. Catlin, représentant deux chasseurs recouverts de peaux de loup, s'approchant d'un troupeau de bisons (Figure 25).

Les Premières Nations du Nouveau Monde disposaient toutefois au moment de la période historique (à partir du XVII^{ème} voir, seulement au début du XVIII^{ème} siècle) de chevaux et de fusils. Ces éléments leurs donnèrent un avantage cynégétique certain (notamment en terme de capacité de recherche, de poursuite puis de transport) et leurs permirent de développer des stratégies impossibles aux périodes précédentes, notamment des abattages pendant la période du rut (Reeves, 1990 ; Speth, 1997 ; Brink, 2004).

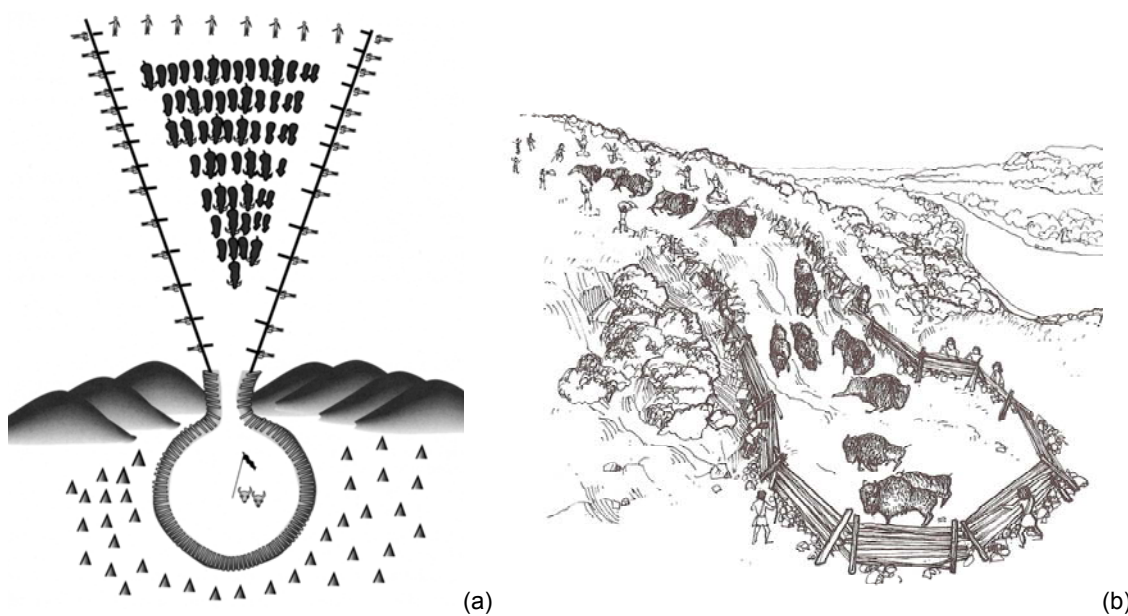


Figure 24 : Représentation schématique (a) et artistique (b) du mode d'utilisation d'une variante de *jump* (d'après Badertscher *et al.*, 1987 ; dessin de Denig 1929 in Stanford, 1999).



Figure 25 : Chasse à l'approche par les Premières Nations dans les Grandes Plaines nord-américaines (G. Catlin, 1844).

II-2-1-5. Unité et spécificités comportementales

Les grandes tendances présentées précédemment peuvent être rattachées à un comportement de type *species-specific* (Burke, 2006 ; Burke *et al.*, 2008). Toutefois, nous avons également montré que des variabilités intra et interspécifiques sont attestées inter et intrarégionalement²⁷. Le comportement des bisons qui dépend, entre autres, de nombreux facteurs environnementaux, peut être variable (territoire exploité, déplacements, etc.). Il apparaît en effet qu'au sein de ce comportement général, deux grands « types » peuvent être distingués. Il s'agit en quelque sorte d'une dichotomie entre bisons de milieux ouverts et bisons de milieux fermés (*cf.* Bamforth, 1988 ; Guthrie, 1990). Le comportement de *B. bonasus* et *B. bison athabascae* se distingue effectivement de celui de *B. bison bison* sur plusieurs points. Cependant, lorsque ce dernier occupe des milieux forestiers, son comportement peut alors se rapprocher de celui des bisons forestiers.

Il semble donc que l'environnement soit l'un des facteurs majeurs influençant le comportement des bisons. Cette composante doit donc être prise en considération lors des reconstitutions paléoéthologiques.

II-2-2. Application à la paléoéthologie

Différentes méthodes ont été proposées pour restituer le comportement des espèces disparues. À partir des ossements, nous pouvons par exemple déterminer l'âge et le sexe des animaux abattus. Toutefois, pour comprendre si une population archéologique représente un troupeau entier ou seulement une partie de celui-ci (non-sélection *vs* sélection), il nous faut un modèle représentant la structure d'un troupeau vivant, qui découle généralement des observations éthologiques sur les populations actuelles équivalentes. Cependant, la structure des populations des ongulés est tellement variable qu'il ne peut exister de troupeau « type » que l'on pourrait utiliser comme modèle en archéologie (Collier & White, 1976 *in* Martin, 2000). La structure des populations et leurs comportements varient en effet en fonction de la saison et du lieu considéré. Ces deux variables doivent donc être prises en compte lors de l'interprétation paléoéthologique. La documentation moderne nous informe sur la saison de mise-bas et de migration, ainsi que sur

²⁷ Voir à ce sujet, les nombreuses remarques de Reynolds *et al.* (2003).

les groupements sociaux d'une population dans un contexte géologique, géographique ou climatique particulier. Ces données ont été considérées comme applicables aux temps préhistoriques (Martin, 2000 ; Kooyman *et al.*, 2006 ; Burke *et al.*, 2008) et sont utilisées lors des interprétations archéologiques afin de déduire les modes de sélection des proies.

De plus, c'est également à partir de la morphologie (liée à l'histoire évolutive d'une lignée), de la répartition d'un taxon et de son association avec d'autres mammifères, que l'on reconstruit les comportements d'une espèce fossile (Bignon, 2003, 2005 ; Liouville, 2008). Les découvertes de mammifères « momifiés » dans le permafrost, comme le *Bison priscus* nommé *Blue Babe*, des mines de *Pearl Creek* en Alaska (Guthrie, 1990), constituent une source précieuse d'informations, tant sur leur régime alimentaire (contenu stomacal, résidus piégés dans les *infundibulum*, etc.), leurs morphologies générales (robe, poils, tissus adipeux, etc.), leurs adaptations aux conditions climatiques et écologiques locales, que leurs modes de défense face aux prédateurs, etc. Ces données exceptionnelles font malheureusement défaut dans des régions plus méridionales.

L'étude de la saisonnalité, sur une échelle régionale et une période de temps relativement restreinte, peut également informer sur la nature et l'étendue des déplacements (Fontana, 2000 ; Peck, 2001). En outre, la taille corporelle, le dimorphisme sexuel et le sex-ratio peuvent mettre en évidence certaines particularités comportementales (Berger *et al.*, 2001). La reconstitution des régimes alimentaires et des chaînes trophiques, développées depuis quelques années par les analyses des isotopes stables du collagène, nous informe non seulement sur les paléoenvironnements, mais également sur les rapports et les interactions des espèces contemporaines (Péan, 2001 ; Bocherens & Drucker, 2007). Leurs régimes alimentaires (globaux ou saisonniers) peuvent aussi être connus via l'analyse des usures dentaires et de la morphologie des cuspides (Widga, 2006b, 2006a ; Rivals *et al.*, 2007 ; Rivals *et al.*, 2009), ou par l'analyse des variations intra-individuelles des teneurs en isotopes stables de la composante minérale de l'émail dentaire (bioapatite) (Widga, 2006a ; Bocherens & Drucker, 2007). Cette dernière méthode d'analyse permet d'identifier, les comportements alimentaires mais également les déplacements des animaux lors des années de croissance du tissu étudié, les périodes d'abattage des individus et la structure des populations, à une résolution temporelle très fine (Hoppe *et al.*, 1999 ; Hoppe, 2004).

Toutes ces méthodes, qu'elles soient morphologiques ou moléculaires, se doivent de comparer les données fossiles avec les données des environnements et des populations modernes qui leurs sont les plus proches. Comme le souligne R. D. Kahlke (1999), il est nécessaire de mener des études pluridisciplinaires basées sur un actualisme attentif et critique permettant une connexion entre les résultats des études sur les fossiles et les observations modernes. **La clé de notre compréhension des comportements animaux pléistocènes, réside donc dans notre connaissance des milieux et des populations animales tant actuels que passés.** Le degré de définition du contexte écologique dans lequel évoluaient les populations fossiles est un composant essentiel de toute reconstitution paléoéthologique. Lorsque ce contexte est connu, il peut toutefois s'agir d'un environnement n'ayant aucun équivalent actuel, comme cela est le cas de la « steppe à mammoth », ce qui semble rendre d'autant plus délicates les reconstitutions proposées. En outre, les variabilités comportementales devaient certainement être plus importantes que ce qui est actuellement connu. Ceci est attesté notamment par les analyses biogéochimiques qui révèlent la présence de mastodontes migrants et de mammoths plus sédentaires en Floride, *i.e.* des comportements bien différents des schémas classiques (Hoppe *et al.*, 1999).

II-2-2-1. Restitution des paléocomportements des bisons

Les bisons fossiles sont morphologiquement similaires aux bisons modernes. Les liens phylétiques de ces derniers avec les taxons fossiles européens nous permettent de les considérer comme étant de très bons référentiels pour la restitution des paléocomportements. À partir des discussions précédentes sur le comportement des bisons actuels, il nous est possible de dresser les grandes lignes directrices du comportement supposé des bisons pléistocènes européens.

Ainsi, comme les bisons actuels, les taxons pléistocènes devaient former des groupes de taille variable selon l'environnement physique et les conditions climatiques. Nous proposons deux grands types de comportements, selon l'environnement local : l'un caractéristique de milieux ouverts de type prairie-steppe, ou en mosaïque, l'autre particulier aux environnements plus fermés, de type forestiers. Une distinction selon la productivité en nourriture du milieu a également été réalisée, puisque celle-ci influe directement sur certains aspects comportementaux (*cf.* Bamforth, 1988 ; Guthrie, 1990)(*cf.* Bamforth, 1988 ; Guthrie, 1990).

Les populations pléistocènes présentent un important dimorphisme sexuel : les mâles devaient donc vivre à l'écart des femelles la majeure partie de l'année et rejoindre les groupes mixtes au moment du rut. La distinction entre groupes mixtes et groupes de mâles ou mâles solitaires peut être appliquée à l'ensemble des populations pléistocènes, qu'elles vivent en forêt ou en milieu ouvert.

Les bisons vivant dans des environnements fermés, devaient présenter la particularité de ne pas migrer et de constituer des groupes de taille relativement petite. En effet, ces bisons vivant dans des environnements où les zones de pâturage étaient dispersées, devaient constituer des regroupements (groupes mixtes) d'une dizaine à une vingtaine d'individus en moyenne. Les territoires exploités devaient être relativement restreints, particulièrement en hiver, lorsque la couverture neigeuse limitait leur mobilité. En cette saison, leurs déplacements, très limités, étaient hautement prédictibles. Le reste de l'année, les déplacements fréquents des troupeaux entre les différentes zones de pâture devenaient moins prévisibles pour les chasseurs.

Dans un environnement ouvert de type plaine (prairie, steppe, etc.), la taille des groupes mixtes devait être très variable, car dépendante de la production de nourriture (Bamforth, 1988). Dans un environnement où la nourriture était abondante, les troupeaux mixtes pouvaient regrouper plusieurs dizaines à quelques centaines d'individus. Les territoires exploités par ces groupes devaient être vastes, mais leurs déplacements quotidiens limités. Ces groupes présentaient donc un comportement relativement prédictible au cours de l'année. Lorsque la production de nourriture était faible, la densité de population était également faible, les troupeaux étaient plus petits (quelques dizaines d'individus), se déplaçaient plus loin et plus souvent, et les territoires exploités étaient plus grands (Bamforth, 1988). De tels groupes présentaient un comportement moins prédictible pour les chasseurs paléolithiques.

Dans les deux types d'environnements (fermé et ouvert), la saison du rut avait probablement lieu entre la fin de l'été et le début de l'automne, et les naissances au printemps. En forêt, la taille des groupes ne devait pas changer fondamentalement pendant la saison du rut. Par contre, dans les habitats ouverts riches en ressources alimentaires, des regroupements de plusieurs troupeaux pouvaient avoir lieu. Des migrations sont alors envisageables, permettant aux grands troupeaux de se regrouper dans de nouveaux pâturages. Ces rassemblements devaient toutefois être plus restreints dans des environnements où les ressources étaient moins abondantes.

Les déplacements quotidiens des troupeaux mixtes ou des groupes de mâles devaient être réalisés entre les zones de pâture et les sources d'eau. Ces déplacements étaient alors certainement très prédictibles pour les chasseurs paléolithiques.

Dans des habitats arides ou aux saisons très marquées, impliquant un épuisement progressif des ressources locales, des déplacements saisonniers devaient être réalisés entre les zones exploitées pendant l'hiver et les territoires estivaux. La distance les séparant dépendait des conditions écologiques locales. Selon C. van Zyll de Jong (1986), les déplacements saisonniers sont réguliers et tendent à rester stables tant que des changements climatiques ou environnementaux majeurs ne viennent les perturber. Toutefois, D. Bamforth (1988) considère que des changements de faible amplitude (annuels) peuvent perturber cette régularité.

II-2-2-2. Modes de défense et incidences sur les activités cynégétiques paléolithiques

R. Guthrie (1990) propose que les bisons pléistocènes, qui côtoyaient de grands carnivores tels l'hyène et le lion en Europe, devaient plutôt répondre par la défense que par la fuite face aux prédateurs humains et non-humains. Si l'on se réfère au comportement des bisons actuels, l'attaque n'a lieu que sous des conditions particulières : animal isolé ou effrayé²⁸ et défense des veaux (*cf. supra*). Le regroupement et la fuite constituent le principal mode de défense. Il nous semble donc très probable que les bisons pléistocènes réagissaient majoritairement de la sorte aux attaques des prédateurs (humains et carnivores).

D'après M. Patou-Mathis (1996), la prédation anthropique se réalise selon trois étapes : « repérer, approcher ou attirer [ou diriger], tuer ou piéger, le gibier ». L'activité cynégétique est liée à la notion de territoire et implique « une accumulation d'informations diverses d'ordre écologique, éthologique, technique, culturel » (*ibid*)(Patou-Mathis, 1996). Pour que la chasse soit fructueuse, le chasseur doit donc développer des stratégies lui permettant de s'adapter au comportement de chaque proie. Pour un même taxon, nous avons montré précédemment que ce comportement peut varier selon la saison et le milieu considéré. Différentes stratégies cynégétiques ont donc pu répondre à cette variabilité.

²⁸ Selon G. Frison (1991 & 2004), lorsqu'il est contraint, le bison peut être imprévisible et dangereux. Il peut en effet charger ses agresseurs s'il est effrayé.

Dans les **milieux de type forestier**, la taille et la répartition des groupes de bisons devait être très variable la majeure partie de l'année. De ce fait, les stratégies cynégétiques devaient être basées sur les aléas des « rencontres », plutôt que sur des chasses collectives planifiées (Binford, 1980). Toutefois, en hiver, la neige pouvait considérablement réduire les déplacements des bisons. La taille des territoires exploités pouvait alors être plus limitée que le reste de l'année. Il est alors possible, que des chasses organisées aient pu être pratiquées.

Les observations modernes montrent que lorsque les troupeaux mixtes, même de petite taille, sont poursuivis par des prédateurs, les individus restent relativement groupés. En **milieu ouvert**, le rabattage et le piégeage des groupes mixtes devaient, de ce fait, être possibles la majeure partie de l'année. En effet, selon G. Frison (2004), les nombreux sites préhistoriques (et protohistoriques) d'abattage de bisons découverts dans les Grandes Plaines américaines (utilisant des pièges artificiels ou naturels comme les gorges étroites, les dunes de sable paraboliques, *etc.*) attestent d'une grande « maniabilité » des troupeaux. Il devait s'agir de **petits groupes d'une dizaine à une quinzaine d'individus**, puisqu'au delà il est très difficile pour des chasseurs à pied de contenir le troupeau (*cf. supra*). De tels modes de chasses, par rabattage dans un piège topographique ont pu être pratiqués par les préhistoriques de l'Ancien Monde²⁹.

Selon G. Frison (1991) le piégeage dans des zones marécageuses est peu efficace pour le bison. C'est une méthode toutefois attestée historiquement en Europe (Bouguin, 1983) mais aussi archéologiquement en Amérique du Nord (Landals, 1990) et donc envisageable pour les périodes préhistoriques³⁰, **en milieu ouvert ou forestier**. Un piégeage dans des accumulations épaisses de neige est également probable.

De plus, comme les autres mammifères, les bisons établissent rapidement de véritables chemins dans la végétation ou la neige, facilement reconnaissables par l'Homme. Ces « passées » sont les voies les plus directes et les plus praticables, entre différentes aires de pâture ou d'abreuvement (Reynolds *et al.*, 2003). La chasse à l'affût près de ces lieux de passages ou à proximité de points

²⁹ Par contre, les *jumps* (*cf. supra*) particulièrement utilisés par les populations de la préhistoire récente (et de la période historique) des Plaines septentrionales nord-américaines, ne semble pas avoir été utilisée au cours de la préhistoire européenne.

³⁰ Lors de périodes climatiques froides, « l'amplitude de débâcle printanière devait être plus grande que dans les zones périglaciaires actuelles. Les environnements de plaines devaient donc être propices à la formation de milieux humides bourbeux, formant des pièges naturels où pouvaient s'enliser les grands mammifères » (Péan, 2001).

d'eau (principalement en été) est donc également probable en milieux ouverts ou forestiers. La poursuite et l'approche sont également envisageables.

Ainsi, le comportement du bison a dû permettre aux chasseurs paléolithiques d'utiliser une grande variété de stratégies de chasse permettant de se procurer de la viande de bison à différentes périodes de l'année (Kranokutsky, 1996).

II-3. Conclusions

Les distinctions spécifiques et sous-spécifiques des grands bovidés pléistocènes sont souvent délicates à partir du matériel archéologique, généralement fragmentaire. Nous avons considéré une distinction comportementale selon l'habitat, qui peut être appliquée aux différents taxons paléolithiques, indépendamment de leur identification taxinomique.

Nous avons montré que le bison peut présenter un comportement prévisible ou au contraire imprévisible, selon le milieu et la saison considérée. En fonction de ces paramètres, il nous a été possible d'examiner les différentes stratégies cynégétiques ayant pu être développées par les chasseurs-cueilleurs paléolithiques pour acquérir cet animal. Ce type de modèle, fondé sur des données éthologiques actuelles est indispensable pour permettre des reconstitutions des stratégies cynégétiques passées. Il correspond toutefois à un modèle global. Son application à des associations fauniques devra considérer une connaissance détaillée de la paléotopographie, du paléoclimat et de la paléovégétation locale (Burke, 2006) ainsi qu'une restitution des éléments qui nous permettent d'appréhender en détail la paléobiologie des populations étudiées ; notamment au travers de la restitution des comportements alimentaires, des déplacements ou des structures de population.

Chapitre III.

Étude isotopique :

ce qui a été consommé, plus quelques pour mille...

III-1. Les ossements : horloges géochimiques individuelles

La composition chimique des tissus organiques varie selon des facteurs environnementaux (*s.l.*) et nutritionnels. Les concentrations en isotopes stables de la partie minérale (un phosphate de calcium nommé bioapatite) et organique (le collagène) de l'os et des dents varient également en fonction de ces facteurs. Depuis les années 1970, l'étude des teneurs en isotopes stables des ossements de mammifères quaternaires s'est généralisée. Ces analyses nous informent sur les paléoenvironnements et la paléobiologie des corpus étudiés (Bocherens & Drucker, 2007 ; Koch, 2007). Plus récemment, les études des variations isotopiques intra-individuelles des dents des grands herbivores sont devenues essentielles pour la restitution des paléo-régimes alimentaires (Gadbury *et al.*, 2000 ; Balasse, 2002, 2003 ; Widga, 2006a). Enfin, les différents tissus osseux ne se formant pas au même moment dans la vie de l'animal, leur analyse combinée est également informative de leur histoire individuelle (Balasse *et al.*, 1999).

III-1-1. Diversité des tissus osseux, des enregistrements isotopiques et de leur durée d'intégration

L'os et la dentine sont des tissus conjonctifs minéralisés dont la matrice organique, représentant respectivement 30 et 22% environ de leurs masses, est composée à 90% de collagène. Ces tissus possèdent également une phase minérale, la bioapatite, correspondant à 70 et 78% de leurs masses. L'émail dentaire est un tissu épithélial plus fortement minéralisé que l'os et la dentine. Sa phase inorganique correspond à 99% de sa masse et contrairement à l'os et la dentine, sa matrice organique (1% de la masse) ne contient pas de collagène (Figure 26) (Hare, 1980 ; Boskey & Posner, 1984).

Les différentes fractions des tissus osseux sont synthétisées à partir de différents composants de l'alimentation et ne contiennent pas les mêmes éléments (Figure 26). Par exemple, les abondances isotopiques du carbone et de l'azote du collagène informent essentiellement sur les parts protéiques de l'alimentation alors que les teneurs isotopiques en carbone de la bioapatite

informent sur l'alimentation globale de l'individu (Bocherens, 1999 ; Ambrose & Krigebaum, 2003).

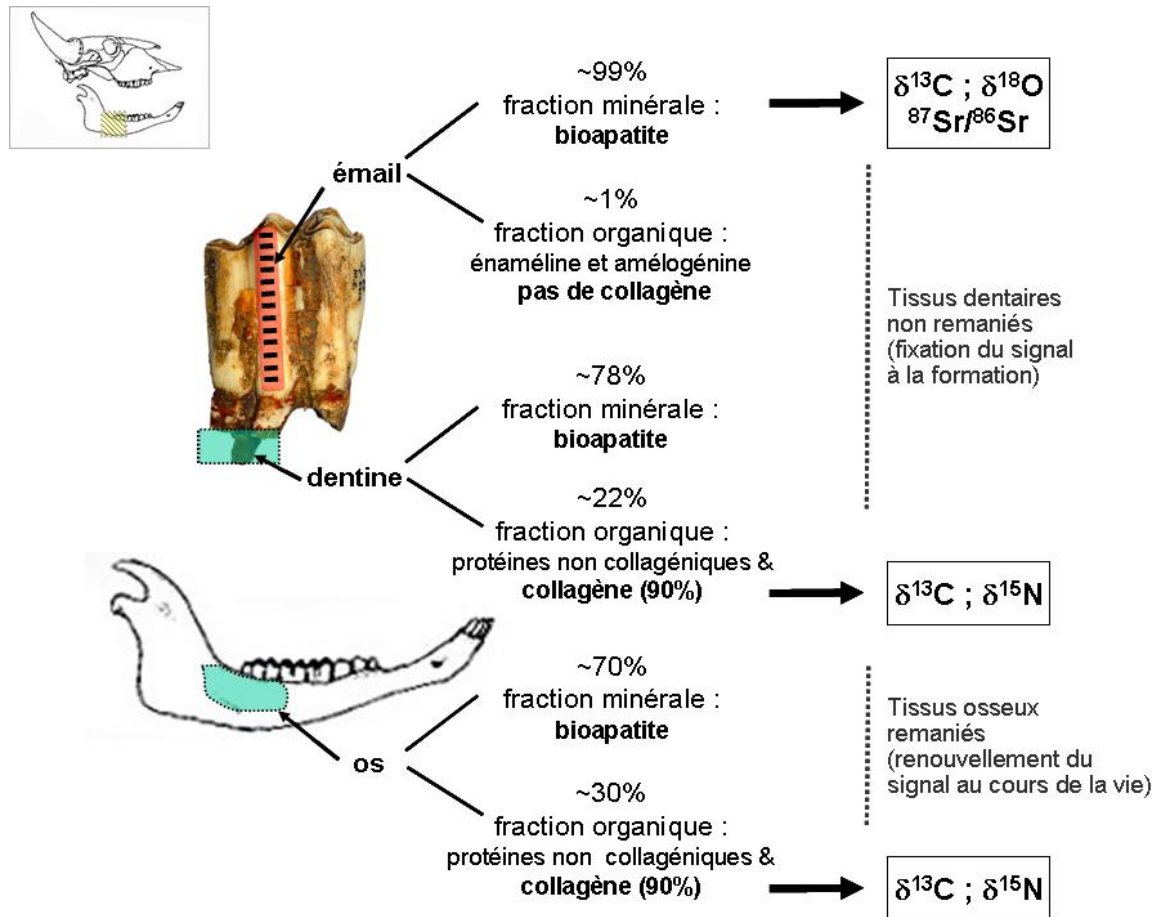


Figure 26 : Modes de prélèvement, constitution des tissus osseux et éléments analysés (prélèvement séquentiel pour l'émail indiqué en rouge et « global », pour la dentine et l'os, en vert).

De plus, contrairement à l'os qui se remodèle au cours de la vie de l'individu et dont les valeurs isotopiques reflètent les dernières années de vie, l'émail dentaire et la dentine se forment pendant une période limitée de la vie de l'individu³¹. Une fois formés, ils ne se remodelent pas et conservent donc l'enregistrement de la composition isotopique de l'alimentation et de l'eau ingérée pendant la durée de croissance de la dent. La dentine se forme en effet par accréation, les

³¹ À l'exception des rongeurs et des lagomorphes dont les dents sont à croissance continue, ou des chevaux, qui possèdent des dents à croissance prolongée.

racines des dents ont une croissance centripète qui s'arrête lorsque la cavité pulpaire est « mature ». Les dépôts de dentine³² se forment sur un laps de temps variable (quotidien à annuel) et sont peu remodelés après leur dépôt (Koch, 2007).

L'émail se forme également par accréation, chez le bison, il se biominéralise quotidiennement et se dépose progressivement de l'extrémité occlusale de la dent vers le collet, selon un angle quasi parallèle à l'axe principal de la dent (Figure 27) (Gadbury *et al.*, 2000 ; Hillson, 2005). La durée de minéralisation varie selon les dents et les taxons considérés entre environ 6 mois et un peu plus de 2 ans (Kohn, 2004 ; Balasse & Ambrose, 2005 ; Hillson, 2005 ; Hoppe, 2006). L'âge auquel débute la formation d'une dent et sa durée de développement varient également selon le développement physiologique de l'individu, et selon des facteurs biologiques et environnementaux tels que le sexe, la taille, la condition physique, et l'alimentation (Hillson, 2005).

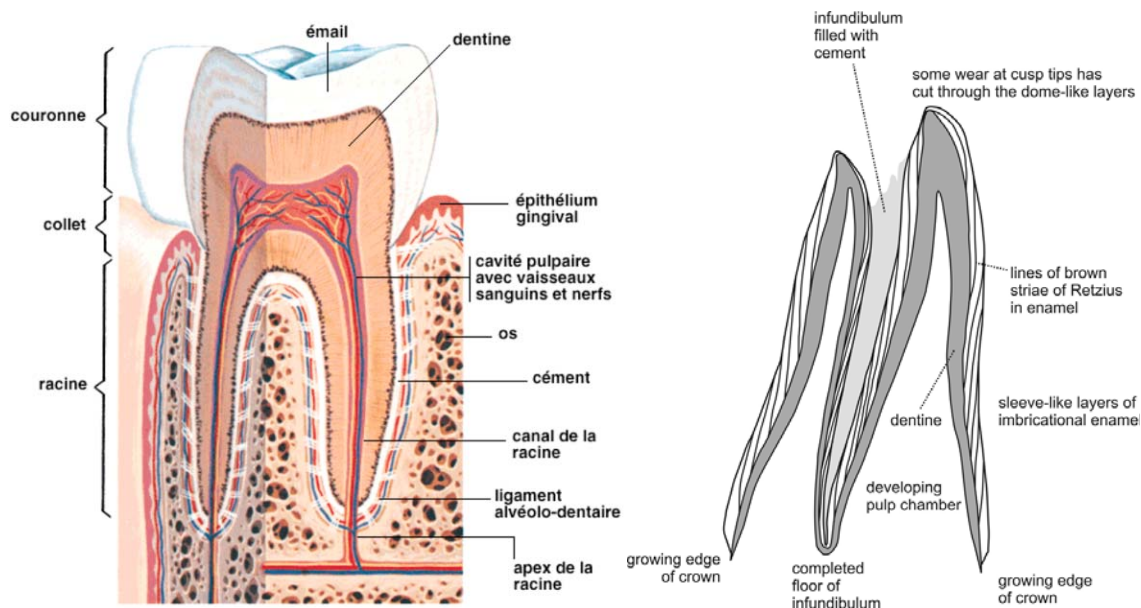


Figure 27 : Structure d'une dent humaine et coupe transversale de la couronne d'une dent de boviné montrant le mode de dépôt en feuillets de l'émail (modifiés d'après : webodonto.u-clermont1.fr/Documents/pdf/fiche-asstes19.pdf et Hillson, 2005)

³² La dentine est recouverte par un tissu de structure très proche de l'os, le cément, faisant la liaison entre les racines dentaires et l'alvéole des hémimandibules ou des hémimaxillaires chez les mammifères.

Le temps de maturation de l'émail dentaire, *i.e.* le temps de minéralisation de l'émail en un certain point de la couronne, peut varier de quelques semaines à quelques mois (Higgins & MacFadden, 2004). Pour le bison, le taux de minéralisation de l'émail semble être de 40 à 50 mm par an avec un temps de maturation (estimé à partir de *Bos taurus*) de 6 mois environ (Fricke & O'Neil, 1996 ; Balasse, 2002 ; Kohn, 2004). L'enregistrement isotopique d'un échantillon d'émail représente donc une valeur moyenne du signal originel, qui est donc atténué. Malgré cela, les variations intra-individuelles du signal enregistré restent suffisamment contrastées et significatives (Passey & Cerling, 2002).

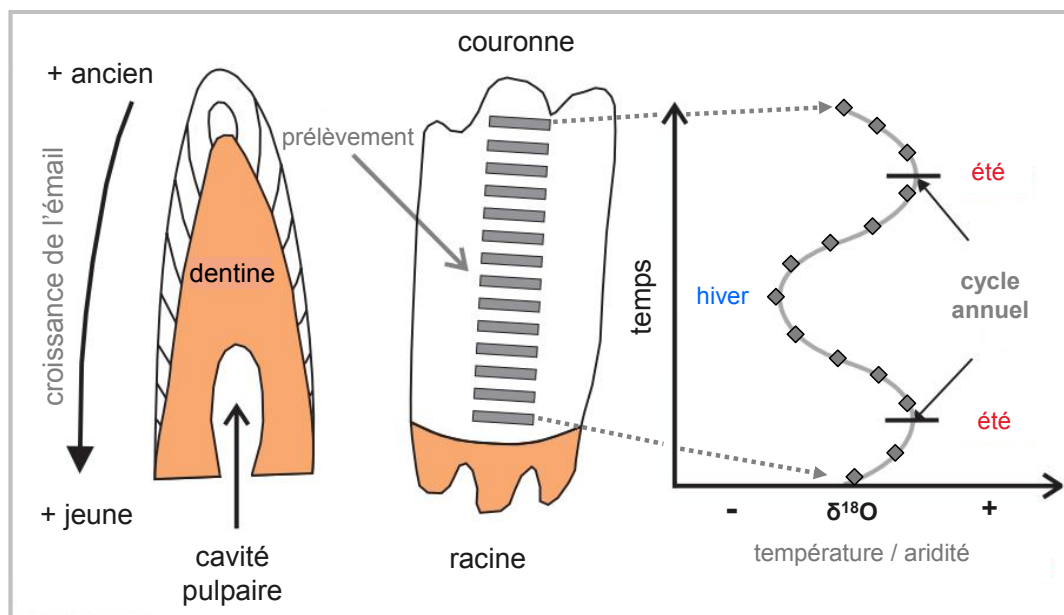


Figure 28 : Mode de prélèvement des couronnes dentaires et signal isotopique mesuré (modifié d'après Tütken *et al.*, 2008).

Nous avons procédé à un échantillonnage séquentiel de l'émail suivant la croissance de la dent. Ces multiples macro-échantillonnages, réalisés le long de la couronne, permettent de restituer cet enregistrement chronologique (Figure 28), à l'exception de la perte d'émail due à l'usure de la couronne (Balasse, 2003 ; Balasse & Ambrose, 2005 ; Fenner, 2007). L'enregistrement isotopique obtenu est toutefois en léger décalage avec l'enregistrement de l'animal vivant, lui-même légèrement décalé et atténué par rapport au signal environnemental originel (Figure 29).

Pour les grands bovidés l'atténuation est estimée à 50 à 70 % par rapport au signal d'origine³³ (Kohn, 2004).

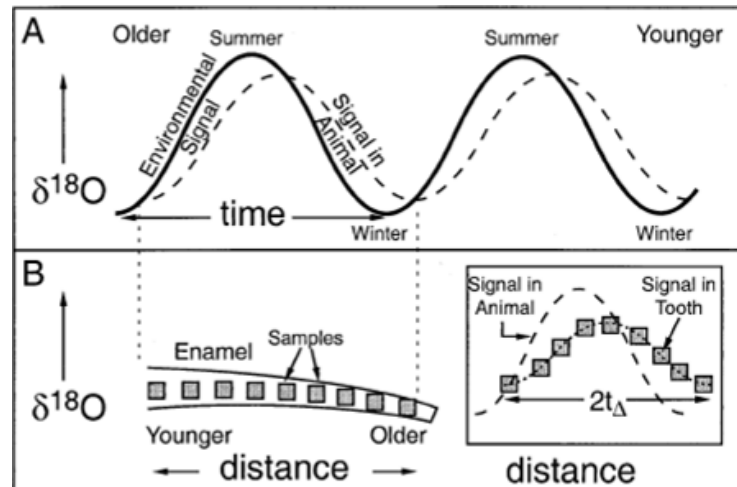


Figure 29 : Diagrammes schématiques des variations saisonnières de $\delta^{18}\text{O}$ et de son signal décalé et atténué enregistré dans l'émail dentaire (A) ainsi que selon un échantillonnage séquentiel (B) (d'après Kohn, 2004).

III-1-2. Tissus osseux et enregistrements isotopiques : potentiels et limites diagénétiques

Les altérations géochimiques dues aux processus diagénétiques (altérations chimiques ou précipitations de minéraux) ont longtemps été discutées pour les différents tissus osseux (par ex. Kohn *et al.*, 1999 ; Lee-Thorp & Sponheimer, 2003). Ceux-ci ne présentent pas les mêmes potentiels de conservation isotopique. La structure cristalline et compacte de l'émail dentaire rend ce tissu pratiquement imperméable aux altérations diagénétiques, protégeant ainsi la bioapatite des agents taphonomiques (Fenner, 2007). Il constitue donc un bon matériel pour des analyses isotopiques.

La structure plus poreuse de l'os rend ce tissu plus perméable aux altérations diagénétiques. La dentine dont la structure ressemble à celle de l'os, présente quand à elle, une porosité intermédiaire entre émail et os (Koch, 2007). Il a notamment été démontré que les teneurs

³³ Une conservation parfaite des variations saisonnières par le signal enregistré dans l'émail dentaire correspondant à une atténuation de 0% (Kohn, 2004).

isotopiques en strontium (Sr) préservées dans la dentine ou l'os sont généralement d'origine diagenétiques, alors que l'émail dentaire préserve les teneurs originales (Hoppe, 2000 ; Lee-Thorp & Sponheimer, 2003). Nous avons donc uniquement utilisé l'émail dentaire comme base d'étude des teneurs en strontium.

Les méthodes de purification ainsi que de contrôle des compositions isotopiques permettent d'assurer ou d'infirmer l'intégrité des résultats obtenus (*cf.* Ambrose, 1990 ; Bocherens *et al.*, 1991 ; Krueger, 1991 ; Lee-Thorp & van der Merwe, 1991 ; Bocherens, 1999 et 2000). Les signatures isotopiques du collagène et de la bioapatite fossiles sont considérées valides lorsqu'elles sont chimiquement similaires à celles de tissus frais. Ainsi, un collagène fossile est considéré fiable lorsqu'il présente un rapport C/N atomique compris entre 2,9 et 3,6 (DeNiro, 1985). En moyenne, les quantités de carbone et d'azote de collagènes extraits d'os frais sont respectivement de 36-42 % et 12-16 % environ. Les collagènes extraits d'ossements fossiles présentant entre 8 et 36 % de carbone et entre 3 et 12 % d'azote, ont certainement été mélangés à des sels inorganiques (Ambrose, 1990). Pour la bioapatite, l'indépendance entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ est un bon indicateur de l'absence de (re)précipitation diagenétique (Koch, 2007). De plus, si les écarts isotopiques des différents tissus sont similaires entre les individus fossiles et actuels d'un même groupe, le signal enregistré est alors considéré comme valide (Bocherens, 1999 ; 2000).

III-1-3. Diversité des tissus osseux et des signaux comme approche paléobiologique

Le prélèvement de différents tissus osseux (émail, dentine, os) appartenant aux mêmes individus, permet d'approcher la variabilité intrasquelettique et interindividuelle des signatures isotopiques. Du fait du type de formation de ces différents tissus, cela peut mettre en évidence d'éventuels changements alimentaires ou environnementaux entre les différents stades de vie d'un individu (Lee-Thorp & Sponheimer, 2003). Une approche combinée permet donc de restituer une image paléobiologique plus complète.

III-2. Principes théoriques

Du fait des différences de masse de leurs noyaux, les isotopes d'un même élément se distinguent par de faibles différences de comportements lors des réactions chimiques. Il en résulte alors une réaction préférentielle pour l'un ou l'autre isotope d'un même élément. Aussi la concentration de l'isotope ne sera pas la même dans le produit de la réaction que dans le réactif de départ, un processus nommé fractionnement isotopique. Le fractionnement isotopique est donc le résultat d'une réaction chimique ou d'un processus changeant le ratio isotopique de la source ou du réactif, du fait de la mince différence chimique induite par les différences de masses atomiques (Hoefs, 1980). C'est cet enrichissement ou appauvrissement isotopique qui est mesuré par spectrométrie de masse isotopique, en comparaison avec des standards internationaux.

Les rapports isotopiques sont calculés selon les proportions d'isotopes rares (ou lourds) et abondants (ou légers) présents (Tableau 6). Par exemple, l'isotope stable le plus commun de l'oxygène est ^{16}O , avec 8 protons et 8 neutrons dans le nucléus. Il existe deux isotopes plus lourds ^{17}O avec 9 neutrons et ^{18}O avec 10 neutrons. Ce dernier est plus abondant que ^{17}O . La composition isotopique est généralement exprimée par la notation relative δ ou par le rapport lui-même, comme cela est le cas pour le strontium : $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. Ainsi pour l'oxygène, puisque ^{18}O est l'isotope lourd et ^{16}O l'isotope léger, les valeurs isotopiques sont calculées selon la formule :

$$\delta^{18}\text{O} = \left[\left(\frac{^{18}\text{O}/^{16}\text{O}_{\text{échantillon}}}{^{18}\text{O}/^{16}\text{O}_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

Élément	Ratio isotopique	Proportion naturelle (%)	Standard	Matériel d'étude	Information
Carbone	$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	$^{12}\text{C} = 98,89$ $^{13}\text{C} = 1,11$	Carbone du carbonate marin <i>Pee Dee Belemnite</i> (PDB)	Bioapatite & collagène (os, dentine, émail)	Alimentation, habitat
Azote	$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	$^{14}\text{N} = 99,63$ $^{15}\text{N} = 0,37$	Air (N_2 atmosphérique)	Collagène (os, dentine)	Alimentation, habitat
Oxygène	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	$^{16}\text{O} = 99,755$ $^{17}\text{O} = 0,039$ $^{18}\text{O} = 0,206$	Oxygène de l'eau océanique : <i>Standard Mean Ocean Water</i> (SMOW)	Bioapatite (émail)	Alimentation, habitat, déplacements
Strontium	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	$^{84}\text{Sr} = 0,56$ $^{86}\text{Sr} = 9,8$ $^{87}\text{Sr} = 7,00$ $^{88}\text{Sr} = 82,58$	Ratio naturel	Bioapatite (émail)	Habitat, déplacements

Tableau 6 : Rapports isotopiques mesurés dans cette étude (modifié d'après Koch, 2007).

III-2-1. Composition isotopique en carbone ($\delta^{13}\text{C}$)

La composition isotopique en carbone de la fraction organique (collagène) et minérale de l'os et des dents (bioapatite) est directement liée à l'alimentation. Plus précisément, le $\delta^{13}\text{C}$ des tissus osseux est directement lié à celui des plantes, qui forment la base de la chaîne alimentaire. Le fractionnement isotopique des plantes par rapport à leur source de carbone dépend de plusieurs paramètres : la physiologie de la plante, la source de carbone inorganique et les conditions environnementales (Figure 31).

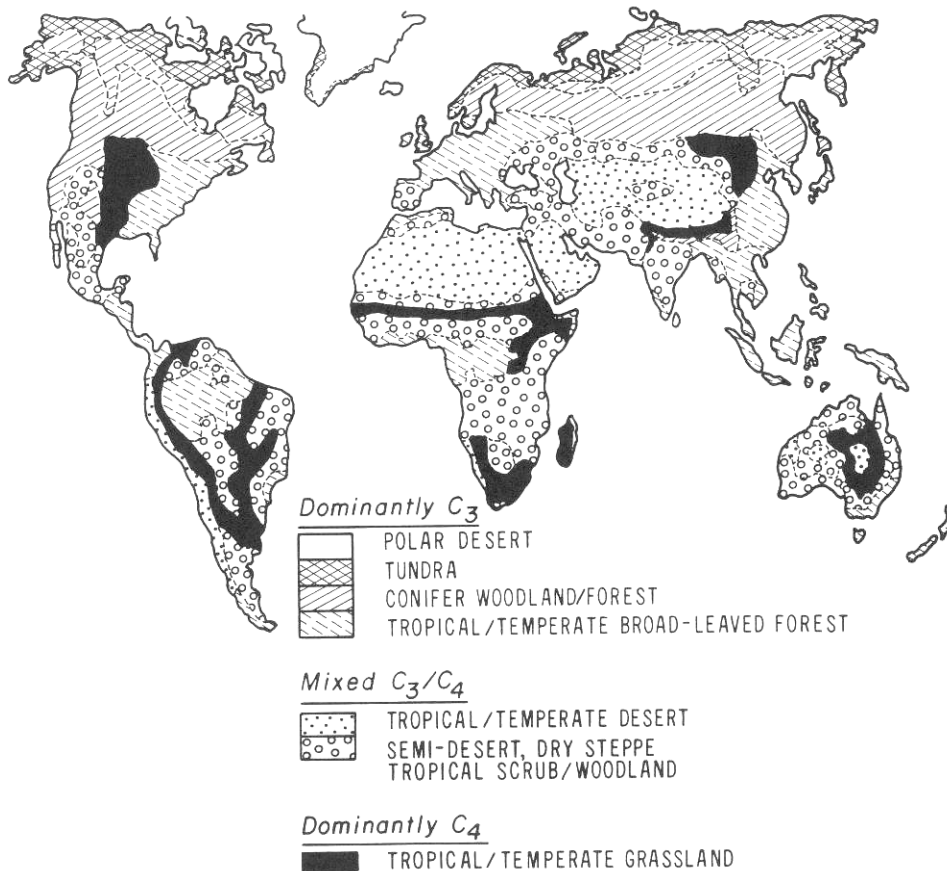


Figure 30 : Répartition actuelle des écosystèmes à plantes à photosynthèse en C_3 , en C_4 et en C_3/C_4 (d'après Cerling & Quade, 1993).

Les teneurs $\delta^{13}\text{C}$ sont généralement plus élevées dans les écosystèmes marins que terrestres, avec un enrichissement de 7‰ du $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 de l'eau comparativement au CO_2 atmosphérique. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ permettent ainsi de distinguer la consommation de plantes marines ou terrestres.

Dans ce cas, il est également possible de différencier la consommation de plantes à photosynthèse en C_3 et en C_4 . La majorité des plantes terrestres ont une photosynthèse en C_3 , avec des valeurs moyennes de $\delta^{13}C$ de -27‰ . Les plantes à photosynthèse en C_4 sont absentes ou très peu présentes dans des environnements de haute altitude, les régions septentrionales et l'Europe (Figure 30). Leurs valeurs de $\delta^{13}C$ s'élèvent en moyenne à $-12,5\text{‰}$ (Deines, 1980 ; Tieszen, 1991 ; Vogel, 1993).

De plus, dans des environnements où seules des plantes à photosynthèse en C_3 sont présentes, il est possible de distinguer la consommation de celles qui se développent dans un environnement ouvert de celles qui se développent sous canopée au sein de la même espèce herbivore (Rodière *et al.*, 1996 ; Drucker *et al.*, 2003 ; Drucker *et al.*, 2008).

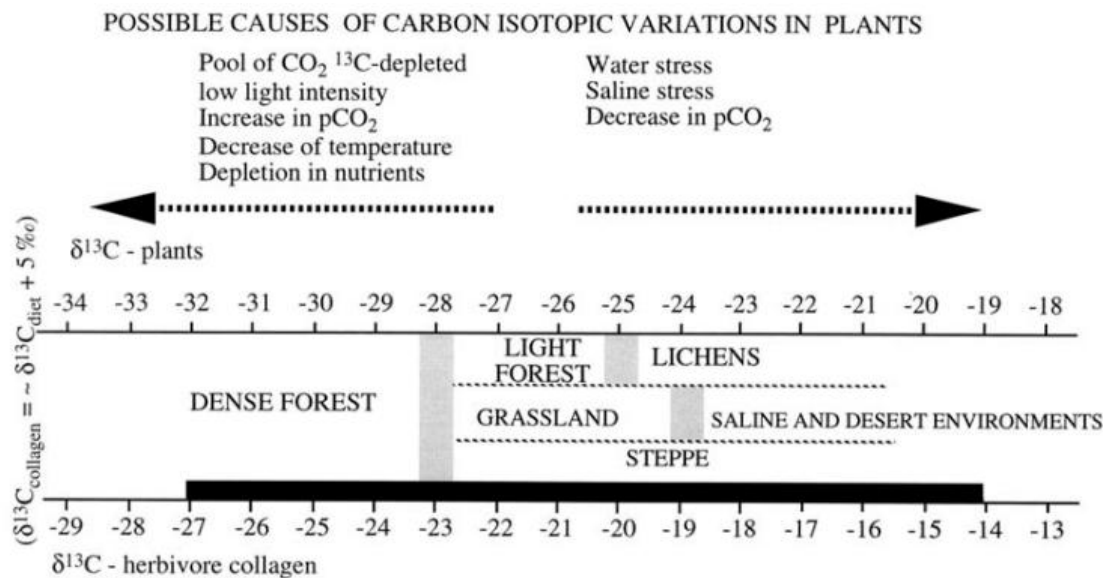


Figure 31 : Gamme et principales causes de variations des valeurs de $\delta^{13}C$ des plantes et du collagène des herbivores mesurées dans des environnements modernes arctiques, tempérés et steppeques (d'après Bocherens, 2003).

En effet, la photosynthèse des végétaux qui se développent sous un couvert forestier est influencée par l'action conjointe du recyclage du carbone atmosphérique dans une ambiance confinée, du gradient de concentration en CO_2 atmosphérique et de l'atténuation de l'intensité lumineuse, ce qui se traduit par un $\delta^{13}C$ relativement bas (Broadmeadow & Griffiths, 1993 ; Heaton, 1999) (Figure 31). En outre, les lichens sont sensiblement enrichis en ^{13}C par rapport aux

autres plantes en C₃ (Figure 31), élevant significativement les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des rennes qui en consomment, par rapports à celui des autres espèces herbivores vivant dans le même environnement (Fizet *et al.*, 1995 ; Galimov, 2000). Pour de grands herbivores consommateurs de plantes en C₃ l'enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ par rapport à la nourriture consommée est évalué à environ +5‰ pour le collagène et à +14,1‰ pour la bioapatite (Rodière *et al.*, 1996 ; Cerling & Harris, 1999 ; Bocherens & Drucker, 2007). De plus, il semble que les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ du collagène dépendent principalement des teneurs en carbone des protéines ingérées, alors que les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ de la bioapatite reflètent l'ensemble des ratios isotopiques du carbone de la nourriture (Ambrose & Krigbaum, 2003).

Ainsi, une analyse du $\delta^{13}\text{C}$ des différentes fractions des tissus osseux, permet de caractériser le type de plante consommé par les herbivores ainsi que le type d'environnement dans lequel ils se sont nourris. Sur émail dentaire, elle permet également de mettre en évidence d'éventuels changements de l'alimentation au cours de la formation de la dent (Bocherens *et al.*, 2001 ; Balasse & Ambrose, 2005 ; Bocherens & Drucker, 2007).

III-2-2. Composition isotopique en oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)

La composition isotopique en oxygène de la bioapatite est liée à celle de l'eau ingérée via trois sources principales : l'O₂ atmosphérique (respiration), l'eau liquide (boisson) et l'oxygène inclus dans la nourriture (H₂O contenue dans les aliments et H₂O libérée lors de la dégradation des nutriments). Sa teneur peut varier selon les précipitations, dont les teneurs en $\delta^{18}\text{O}$ sont elles-mêmes fonction de paramètres climatiques et géographiques. Aussi, la composition isotopique en oxygène de l'eau météorique varie dans l'espace et dans le temps (Luz *et al.*, 1984 ; Bryant *et al.*, 1996). En effet, du fait de la perte de ^{18}O lors de la condensation de l'eau atmosphérique, la teneur relative en $\delta^{18}\text{O}$ baisse lorsque l'altitude augmente. Les variations des teneurs en $\delta^{18}\text{O}$ de la bioapatite permettent ainsi de détecter une mobilité altitudinale (Balasse & Ambrose, 2005). De plus, sous un climat tempéré à froid, les valeurs continentales de $\delta^{18}\text{O}$ sont dépendantes des températures, avec des valeurs plus positives de $\delta^{18}\text{O}$ lorsque les températures sont plus hautes et inversement (Craig, 1961 ; Dansgaard, 1964 ; Yurtsever & Gat, 1981 ; Rozanski *et al.*, 1993 ;

Fricke & O'Neil, 1999). Une autre source de variation des teneurs en $\delta^{18}\text{O}$ ingéré, est le type de source d'eau. Chaque source d'eau (lac, rivière, mare, etc.) ayant une teneur en $\delta^{18}\text{O}$ potentiellement différente en fonction de son bilan hydrique (apport/évaporation) (Epstein & Mayeda, 1953 ; Kendall & Coplen, 2001 ; Darling *et al.*, 2003). L'eau contenue dans les plantes ingérées constitue également un facteur de variation des teneurs en $\delta^{18}\text{O}$ de la bioapatite.

La variation des teneurs en $\delta^{18}\text{O}$ au sein de l'émail dentaire informe sur la saisonnalité ainsi que sur d'éventuels changements climatiques ou déplacements (Fricke et O'Neil, 1996 ; Hoppe, 2006 ; Widga, 2006). La multiplicité des facteurs influant sur les teneurs en $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau ingérée peut parfois rendre difficile l'interprétation de ces données en terme de mobilité (*cf.* Balasse & Ambrose, 2005). Par contre, lorsque les variations saisonnières sont enregistrées, il est possible d'estimer le temps de minéralisation de l'émail. Les variations intradentaires des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ peuvent également informer sur la saisonnalité des naissances (Figure 32) ou la saison d'abattage des individus dont les couronnes dentaires sont en cours de minéralisation (Bryant *et al.*, 1996 ; Balasse, 2002 ; Balasse *et al.*, 2003).

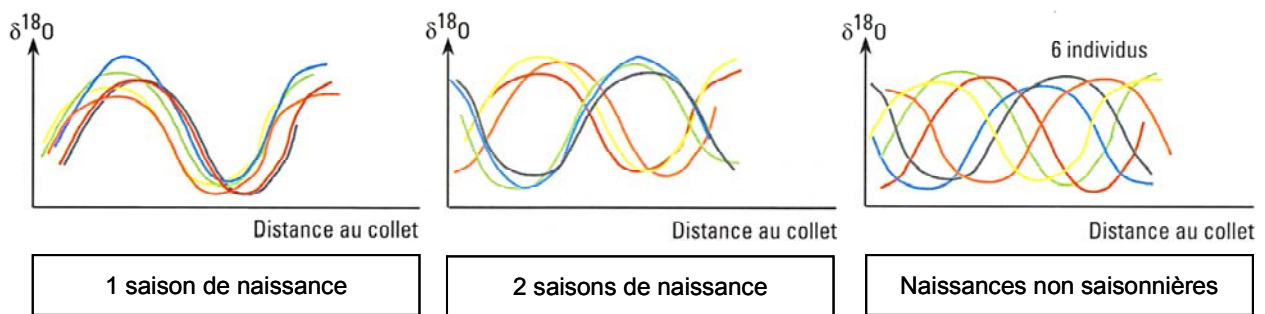


Figure 32 : Saisonnalité des naissances enregistrées dans les variations intradentaires de $\delta^{18}\text{O}$ (modifié d'après Balasse, 2004).

Au sein d'une population de grands herbivores les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont relativement homogènes. Aussi, il a été proposé que pour une espèce en un lieu donné, si l'écart type des valeurs individuelles moyennes est supérieur à 2‰, cela peut indiquer un mélange (temporel ou spatial) d'individus (Koch *et al.*, 2004).

III-2-3. Composition isotopique en azote ($\delta^{15}\text{N}$)

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des herbivores dépendent des signatures isotopiques des plantes ingérées. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des plantes dépendent, quant à elles, de la source d'azote utilisée (azote du sol et azote atmosphérique), de la forme chimique et de leur mécanisme d'assimilation.

L'azote atmosphérique a une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ de 0‰. Les teneurs en ^{15}N du sol dépendent des conditions environnementales avec des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ qui varient entre -5 et +8‰. Le fractionnement entre la source d'azote et les plantes est pratiquement nul. Les sources d'azote minéral terrestres sont moins riches en ^{15}N que les sources marines, de ce fait, les plantes terrestres se caractérisent par des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus basses que celles de milieu marin. De plus, dans les environnements terrestres, l'aridité, l'acidité des sols ou le métabolisme des animaux eux-mêmes, peut être une cause de l'augmentation de leurs teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ (Ambrose, 1991 ; Gröcke *et al.*, 1997 ; Bocherens, 1999).

L'azote, généralement mesuré dans le collagène osseux, présente une signature isotopique enrichie de +3 à +5‰ par rapport au $\delta^{15}\text{N}$ de la nourriture (Bocherens & Drucker, 2003). Pour les herbivores terrestres, la gamme de $\delta^{15}\text{N}$ est généralement comprise entre 2 et 7‰, elle varie toutefois en fonction des conditions environnementales, notamment de l'aridité (Bocherens, 1999).

Les valeurs isotopiques de ^{13}C , ^{18}O et ^{15}N ne sont pas uniquement dépendantes du climat et de l'alimentation, elles sont aussi fonction de certains facteurs métaboliques de l'individu. Il peut s'agir d'un stress environnemental (une sécheresse par exemple) ou physiologique (sevrage ou femelle gravide) pouvant se traduire dans les enregistrements isotopiques (Balasse *et al.*, 1999 ; Higgins & MacFadden, 2004). Les migrations peuvent également être marquées dans l'enregistrement isotopique. Les déplacements d'une région à une autre peuvent montrer des changements d'exploitation des ressources alimentaires et des précipitations enregistrées (Higgins & MacFadden, 2004 ; Wassenaar, 2008).

III-2-4. Composition isotopique en strontium ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$)

Contrairement aux isotopes légers (comme l'azote, le carbone ou l'oxygène), le strontium présente généralement peu ou pas de fractionnement isotopique entre la source et le tissu analysé (Wassenaar, 2008). Du fait de la faible différence de masse des deux isotopes stables du strontium utilisés, ^{87}Sr et ^{86}Sr , aucun fractionnement mesurable du ratio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ne survient au cours des processus de sédimentation ou d'érosion, ni durant la fixation métabolique ou la minéralisation des tissus des plantes et des animaux (Tütken *et al.*, 2006). Le ratio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ des tissus osseux reflète la composition du strontium biologiquement disponible qui dépend généralement de la composition chimique du sol sur lequel un animal vit³⁴. En effet, il reflète le ratio consommé via l'alimentation (et dans une moindre mesure de l'eau ingérée), qui dépend de la surface géologique sur laquelle vit le dernier élément de la chaîne alimentaire. Aussi, la composition isotopique en strontium de l'émail dentaire des herbivores dépend de la région géographique dans laquelle la nourriture et l'eau furent consommées pendant la période de formation de la dent (Fenner, 2007).

Les différents types de roches peuvent présenter un ratio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ différent. Les valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ des minéraux rocheux varient en fonction de leurs teneurs en Rb/Sr et de leur âge géologique. Le rubidium (^{87}Rb) se transforme en effet en strontium (^{87}Sr) avec une demi-vie de 48 milliards d'années (Pollard *et al.*, 2007). Les formations géologiques très anciennes (> 100 million d'années) avec un ratio Rb/Sr originel très haut ont donc des teneurs en ^{87}Sr très élevées. A l'opposé, les formations plus récentes (< 1-10 million d'années) dont le ratio Rb/Sr originel est plus faible présentent un ratio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ moindre (Price *et al.*, 2002). Le ratio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ des zones côtières peut également être différent de celui des zones terrestres.

Le ratio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ varie généralement entre 0,700 et 0,750. Les roches volcaniques de la fin du Cénozoïque ont généralement un ratio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ inférieur à 0,706. Les roches basaltiques qui ont un ratio Rb/Sr initial faible, montrent des valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ inférieures à 0,704. Compte tenu de l'erreur analytique des mesures de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ($\pm 0,00001$), ces différences qui peuvent sembler faibles sont en réalité importantes (Price *et al.*, 2002).

³⁴ Le ratio mesuré dans les tissus osseux n'est pas directement corrélé au type de sol ou à la lithologie de la roche mère mais reflète « [...] a more complex interplay of bedrock composition, age, and presence of erosional debris [...] » (Fenner & Frost, 2009).

Les isotopes du strontium constituent donc des marqueurs géologiques, et de ce fait géographiques, au sein des squelettes archéologiques (Bentley & Knipper, 2005 ; Pollard *et al.*, 2007). Il a été observé que pour des espèces dont la taille du territoire exploité est restreint (souris, lapin, écureuils, cochons) les variations intrapopulationnelles des valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ présentent un écart type ne dépassant pas 0,0003. Les plus grands écart-types sont atteints par les taxons exploitant des territoires plus vastes et de ce fait géologiquement plus diversifiés (rhinocéros, éléphants, oiseaux, saumons), avec des valeurs variant entre 0,0006 et 0,009 (Bentley, 2006).

Les mesures de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ des os et des dents de mammifères terrestres peuvent donc nous informer sur les différents environnements isotopiques exploités (Sealy *et al.*, 1991). Couplé à l'analyse des variations de $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail dentaire, les variations des valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ peuvent informer sur l'étendue du territoire exploité, les déplacements saisonniers des herbivores ou d'éventuelles migrations si le paysage est géologiquement diversifié (Hoppe, 2004 ; Bentley & Knipper, 2005 ; Britton *et al.*, 2009).

III-3. Méthodes d'étude

III-3-1. Échantillonnage

Pour le bison, nous avons uniquement échantillonné les troisièmes molaires inférieures, car celles-ci présentent plusieurs avantages. Tout d'abord, chez les grands bovidés, elles se forment tardivement au cours de l'ontogenèse, postérieurement au sevrage : la croissance de la M_3 débutant vers 9-10 mois et le sevrage ayant lieu vers 6-8 mois chez *B. bison* (Gadbury *et al.*, 2000 ; Higgins & MacFadden, 2004 ; Niven *et al.*, 2004). L'enregistrement isotopique inclus dans l'émail dentaire et la dentine des M_3 ne traduit donc pas la consommation du lait maternel. Ensuite, contrairement aux prémolaires, qui se forment elles aussi après le sevrage, elles présentent une couronne haute qui facilite l'échantillonnage en série. Enfin, ces dents sont très aisément différenciables des autres molaires (M_1 et M_2), ce qui n'est pas toujours le cas des troisièmes molaires supérieures.

Afin de ne pas prélever deux fois le même individu, seules des M₃ droites ont été analysées. Nous avons préférentiellement prélevé les échantillons d'émail sur l'hypoconide, dans la zone où l'épaisseur d'émail est la plus importante. Les prélèvements de dentine ont été réalisés préférentiellement sur la racine mésiale. Enfin, des fragments de mandibules (corps ou base de la branche montante) associées à ces dents ont également été échantillonnés (Tableau 3, p. 32).

L'intérêt de prélever différents tissus osseux d'un même individu est que ceux-ci enregistrent des signatures isotopiques à différents moments de la vie de l'individu (*cf. supra*) : la période de croissance de l'émail est de 15-18 mois environ pour les M₃ de bisons modernes et de plusieurs mois à plusieurs années pour la dentine des racines³⁵ et l'os, ce dernier se remodelant au cours de la vie de l'individu.

Nous avons également réalisé un prélèvement de dentine sur une seconde prémolaire inférieure gauche de cheval, provenant du campement (Tableau 3). Chez les chevaux actuels, les prémolaires débutent également leur formation quelques mois après le sevrage (Hoppe *et al.*, 2004). Compte tenu de la mauvaise conservation de l'émail dentaire de cette dent, nous n'avons pas réalisé de prélèvements sur l'émail mais seulement sur la racine.

III-3-2. Protocole des analyses isotopiques

Les couronnes dentaires ont d'abord été nettoyées mécaniquement afin d'enlever les tissus non utilisables car potentiellement altérés du point de vue isotopique (cément ou émail altéré), ainsi que les résidus de colle ou de sédiment. Les prélèvements d'échantillons d'émail dentaire ont été réalisés par fraisage avec une pointe diamantée. Nous avons prélevé 8 à 23 échantillons selon les dents, avec une moyenne de 14 prélèvements par dent. 9 à 13 mg de poudre d'émail ont été prélevés tous les 3 mm, sur toute la hauteur de la couronne (Figure 28, p. 80) en évitant soigneusement les inclusions ou les fissures. La position des prélèvements a été mesurée en millimètres par rapport au collet.

³⁵ Les racines des M₃ se forment entre 24 et 38 mois après la naissance chez *Bison bison* (Niven *et al.*, 2004).

Chaque échantillon d'émail a subi deux étapes de traitement chimique, l'une pour éliminer les éléments organiques (NaOCl à 2,5% pendant 20 heures), la suivante pour éliminer les possibles contaminations carbonatées (acide acétique à 1 M pendant 24 heures) (Lee-Thorp & van der Merwe, 1991). Les poudres furent minutieusement rincées trois fois à l'eau distillée après chaque traitement chimique. Après séchage en four à 50° C, 1,8 à 2 mg de poudre traitée ont été prélevés. Les teneurs en isotopes stables du carbone et de l'oxygène de la fraction carbonatée ont alors été mesurées sur un spectromètre de masse isotopique Finnigan MAT 252 connecté à un système automatique de purification du CO₂ (Gasbench II) issu de la réaction de l'échantillon avec de l'acide phosphorique à température contrôlée (70° C). Les ratios isotopiques ont été calibrés selon le NBS 18 ($\delta^{13}\text{C} = -5,00\text{‰}$ et $\delta^{18}\text{O} = -22,96\text{‰}$ V-PDB) et le NBS 19 ($\delta^{13}\text{C} = 1,95\text{‰}$, $\delta^{18}\text{O} = -2,20\text{‰}$ V-PDB). Pour $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$, la reproductibilité externe est supérieure à $\pm 0,1\text{‰}$. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ obtenues sont exprimées selon le standard V-PDB (Pee-Dee Belemnite). Les valeurs obtenues de $\delta^{18}\text{O}$ en V-PDB ont été converties en V-SMOW (Standard Mean Ocean Water), en tenant compte de l'enrichissement consécutif à l'utilisation des énergies fossiles, selon la formule : $\delta^{18}\text{O}(\text{SMOW}) = [\delta^{18}\text{O}(\text{PDB}) \times 1,03086] + 30,86$.

Une fois les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ réalisées, des échantillons ont été choisis pour les analyses de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. Ce choix fut réalisé pour chaque molaire sur les pics (saisonniers) des courbes de valeurs de $\delta^{18}\text{O}$. En moyenne, 3 échantillons ont été analysés par dent.

La préparation pour les analyses isotopiques de strontium a été effectuée dans un laboratoire stérile. 1 à 9 mg de poudre d'émail préalablement traitée pour l'analyse des isotopes stables ont été dilués dans une solution 500 μl d'acide nitrique concentrée (HNO₃ à 68 %) et placés dans un four d'évaporation avec filtration d'air, à 100°C. Une fois les échantillons secs, une seconde dissolution dans 3M de HNO₃ a été effectuée. Le strontium a été séparé des autres éléments (notamment du rubidium dont la masse atomique est équivalente à celle du ^{87}Sr) selon une procédure standard d'extraction, dans des colonnes remplies de résine (Sr-Spec, 50-100 μm , EIChroM Industries), puis collecté (Horwitz *et al.*, 1992).

Après séchage à 100° C, les échantillons de strontium ont été placés sur des filaments de tungstène préconditionnés, avec 1 μl de HNO₃ et 1 μl d'activateur Ta-HF. Les compositions isotopes du strontium ont été mesurées avec un spectromètre de masse à ionisation thermique (TIMS) Finnigan MAT 262. Les ratios isotopiques ont été mesurés avec une précision $\leq 10 \times 10^{-6}$.

Les ratios $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ont été corrigés par le spectromètre selon le ratio naturel de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 8,375209$, puis calibrés selon la valeur référence du NBS 987 ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 0,710248$). Au cours de la période de mesures (janvier à juin 2008), le NBS 987 a donné une moyenne de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 0,710245 \pm 0,000008$ (N = 18), l'incertitude se situe donc à la cinquième décimale.

Le prélèvement des échantillons de dentine et d'os a été réalisé par sciage lorsque cela fut nécessaire. Le traitement des prélèvements a suivi le protocole standard d'extraction et de purification du collagène (Bocherens *et al.*, 1997).

III-3-3. Méthodes d'analyses statistiques

Afin de vérifier si les valeurs obtenues reflétaient une cohorte isotopiquement homogène ou différents groupes isotopiques, les résultats ont nécessité l'utilisation de tests statistiques. Lorsque la taille de l'échantillon est trop petite ou lorsque les tests de normalité sont négatifs, l'utilisation de tests non paramétriques est recommandée. Ceci est généralement le cas des données géochimiques. Aussi, même lorsque les tests de normalité étaient positifs, nous avons privilégié les tests non-paramétriques, puisque le nombre d'échantillons considérés est toujours relativement faible. Nous avons utilisé la corrélation de rangs de Spearman, qui permet d'évaluer l'existence de liens éventuels entre deux séries quantitatives issues de deux variables qualifiant les mêmes individus (Chenorkian, 1996). Nous avons également utilisé le test U de Mann-Withney, qui permet de comparer deux échantillons issus d'une même population avec pour hypothèse H_0 que les valeurs de la variable ne diffèrent pas significativement. Pour une comparaison statistique non paramétrique de plus de deux groupes d'échantillons, le test de Kruskal-Wallis a été appliqué. L'hypothèse H_0 est alors que la répartition des observations ne diffère pas significativement entre elles (Chenorkian, 1996).

Précisons également que, sauf mention contraire, nous avons testé les variables au seuil de 0,05. De plus, le résultat a été considéré comme significatif lorsque $0,01 < P \leq 0,05$; très significatif lorsque $0,001 < P \leq 0,005$ et hautement significatif lorsque $P < 0,001$.

III-4. Résultats obtenus pour les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{15}\text{N}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ du collagène et de la bioapatite

La comparaison de l'histoire isotopique de différents individus d'une cohorte fossile peut mettre en évidence certains aspects de l'histoire paléobiologique de celle-ci. Par exemple, entre les différents tissus prélevés ou pour chaque stade de développement de la couronne dentaire, les individus peuvent montrer des similitudes ou de légères différences de leurs enregistrements isotopiques. Théoriquement, un individu qui présente des valeurs particulières pour un élément (comparativement aux autres individus), présentera également des valeurs distinctes des autres éléments. Par exemple, un bison ayant migré entre deux régions isotopiquement différenciées au cours de la formation de sa couronne, présentera des variations de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ différentes d'un bison n'ayant pas réalisé de tels déplacements. Un comportement migrateur réduit en effet significativement le signal saisonnier de $\delta^{18}\text{O}$ puisque les migrations s'opèrent des régions plus « chaudes » en hiver (dont les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont plus élevées) vers des régions plus « fraîches » en été (dont les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont plus faibles), soit à l'inverse du gradient saisonnier du $\delta^{18}\text{O}$ environnemental (Bryant *et al.*, 1996). Ainsi, **lorsque les variations intra-individuelles de $\delta^{18}\text{O}$ (et peut-être également du $\delta^{13}\text{C}$) sont faibles et que les variations en strontium sont notables, des déplacements entre des régions isotopiquement différenciées sont attestés. À l'opposé, des individus ne réalisant pas de déplacements de grande ampleur montrent des variations saisonnières des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ et des ratios $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ stables** (Britton *et al.*, 2009).

De plus, les membres d'un même troupeau vont présenter des ratios $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ homogènes, si le territoire exploité par le groupe est bien délimité. **Des individus présentant des valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ différentes de l'ensemble des autres individus, peuvent indiquer un mélange de différentes populations au sein d'un assemblage faunique.** Si le ratio $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ est uniforme et que les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ ne le sont pas, alors l'assemblage peut correspondre à un mélange d'individus provenant de la même région (Hoppe, 2004 ; Fenner, 2008). Ces observations doivent toutefois tenir compte d'une part, de la variabilité comportementale existant entre mâles et femelles, mais également de l'âge des individus considérés puisqu'un troupeau peut changer de territoire ou un individu de troupeau (*cf.* Chap. II).

Aussi, afin de comparer les enregistrements analysés, les individus ont été classés selon les stades d'usure et les hauteurs de couronnes et, lorsque cela était possible, les stades d'éruption ont également été pris en compte (selon les méthodes détaillées dans le chapitre IV) (Annexe 1). En effet, si les naissances sont saisonnières et puisque l'émail ne se remodèle pas, deux individus de même âge appartenant à un même troupeau, présenteront théoriquement des variations très similaires de leurs enregistrements isotopiques. Si au contraire des individus de même âge présentent des variations isotopiques différentes, cela peut indiquer soit une différence temporelle (ils n'ont pas vécu au même moment), soit une différence spatiale (ils n'ont pas vécu sur le même territoire). Pour le bison, cela est particulièrement informatif pour les jeunes adultes, car chez les populations actuelles, les individus ne changent pas de troupeau ou ne quittent pas les groupes mixtes (pour les jeunes mâles), avant qu'ils ne soient sexuellement mûres (*cf.* Chap. II).

Nous avons distingué six grands groupes d'âge, détaillés dans le Tableau 7. Étant donné que pour la majorité des individus, les estimations obtenues sont basées sur des dents isolées, les indications en âges calendaires proposées dans le Tableau 7 ne sont qu'indicatives.

	Âge estimé	Groupes d'âge	Individus
Jeunes	1 à 2 ans	A	Amv-20
Jeunes adultes	2 à 6 ans	B	Amv-19, 21, 22 et 23
		C	Amv-1, 2, 4, 11, 16 et 25
Adultes	6 à 12/15 ans	D	Amv-5, 6, 7, 9, 12, 13, 14, 17, 18 et 24
		E	Amv-3, 15 et 26
Adultes âgés	> 12/15 ans	F	-

Tableau 7 : Détail des groupes d'âges des individus considérés dans l'étude isotopique (*cf.* Annexe 1 pour le détail des estimations d'âge).

Notons que l'individu Amv-8, dont la partie supérieure de la couronne est fracturée, n'a pu être assigné à une classe d'âge. De plus, à la base de la couronne d'Amv-6 un fragment d'émail est absent sur l'hypoconide, il manque donc une partie de cet enregistrement.

III-4-1. Indications taphonomiques

La diagenèse entraîne une perte quantitative et qualitative des phases organiques et minérales des ossements. L'ampleur de ces altérations dépend de différents paramètres intrinsèques et extrinsèques, comme le stade de développement des ossements, leur densité, leur degré de fragmentation, l'âge et le mode de dépôt des vestiges, la nature et les caractéristiques chimiques des sédiments encaissants, les infiltrations, etc. En préambule à toute étude isotopique, il est donc nécessaire de vérifier que la matière conservée est suffisante, mais également que celle-ci a conservé ses caractéristiques biochimiques initiales.

III-4-1-1. Conservations des surfaces osseuses

L'état de surface des ossements provenant du campement et du *bone bed* est très différent. Dans les deux « zones » du *bone bed*, les vestiges osseux sont globalement très bien conservés, les surfaces sont généralement peu altérées et de couleur brune. À l'opposé, ceux provenant du campement ont subi diverses altérations diagénétiques et sont de couleur plus claire. Aussi, lors de la réalisation des prélèvements d'email par exemple, une faible épaisseur de tissus a dû être enlevée avant échantillonnage des dents provenant du *bone bed*, alors que pour les dents provenant du campement, les surfaces ont dû être nettoyées plus en profondeur avant de réaliser les prélèvements.

III-4-1-2. Quantité de collagène conservé

Le collagène constitue 90% de la matière organique de l'os et de la dentine. Les proportions de collagène dans l'os frais sont d'environ 200 mg/g d'os, avec en moyenne $4,4 \pm 0,5\%$ d'azote (Bocherens *et al.*, 1995). La quantité d'azote des ossements archéologiques dépend directement de la quantité de matière organique préservée. Ainsi, par comparaison, il est possible d'estimer les teneurs en collagène résiduelles des ossements à partir de leurs teneurs en azote (Bocherens *et al.*, 2005).

Les teneurs en carbone et en azote des poudres d'os et de dentine des échantillons d'Amvrosievka témoignent d'une perte de matière biologique. Ils présentent un pourcentage de carbone compris

entre 4,7 et 10,2% et un pourcentage d'azote compris entre 0,7 et 2,7% (contre %C = 12 à 15% et %N = 4,4% en moyenne dans la dentine et l'os frais). Les teneurs en azote restent cependant relativement élevées et témoignent de la conservation d'une bonne quantité de collagène. Les proportions de collagène sont en effet relativement importantes, avec un rendement d'extraction moyen de 70,3 mg/g pour l'os et de 59,4 mg/g pour la dentine (Tableau 8). Bien qu'en moyenne, l'os et la dentine contiennent les mêmes proportions d'azote, lorsque l'on compare les proportions du collagène de l'os et de la dentine provenant du même individu, la majeure partie (N = 11) présente une proportion plus importante de collagène dans l'os.

III-4-1-3. Qualité du collagène et de la bioapatite conservés

L'os et la dentine non contaminés sont caractérisés par une relation constante entre les quantités d'azote et de carbone qu'ils contiennent, selon l'équation : $\%C = (2,7 \times \%N) + 1,4$ (Drucker, 2001). Dans les spécimens d'os et de dentine d'Amvrosievka, les quantités d'azote et de carbone s'organisent selon une droite de régressions statistiquement significative ($R^2 = 0,940$ avec $P = 2 \times 10^{-7}$, pour $N = 39$) (Figure 33).

Seul un échantillon de collagène extrait de l'os de la mandibule de l'individu Amv-20 présente un ratio C/N atomique élevé (3,8), indiquant une mauvaise conservation de ce spécimen. Pour l'ensemble des autres échantillons, le rapport C/N est compris entre 2,9 et 3,4 soit, dans les limites de validité du ratio (2,9 – 3,6) (Figure 34) (DeNiro, 1985).

Les quantités moyennes de carbone et d'azote du collagène d'ossements frais sont, selon les études, respectivement de 36 – 42% et 12 – 16%. Les résidus d'extractions contenant 8% de carbone et 3% d'azote sont altérés isotopiquement (Ambrose, 1998). Pour ceux présentant des valeurs intermédiaires (pourcentage de carbone compris entre 8 et 36%, et d'azote entre 3 et 12%), la présence de sels inorganiques est possible (Figure 34) (Ambrose, 1990 ; Drucker, 2001). La plupart des collagènes extraits des ossements d'Amvrosievka sont caractérisés par des quantités de carbone et d'azote similaires à celles d'os frais non altérés (Figure 34, Tableau 8). Ils ont donc conservé leur intégrité géochimique.

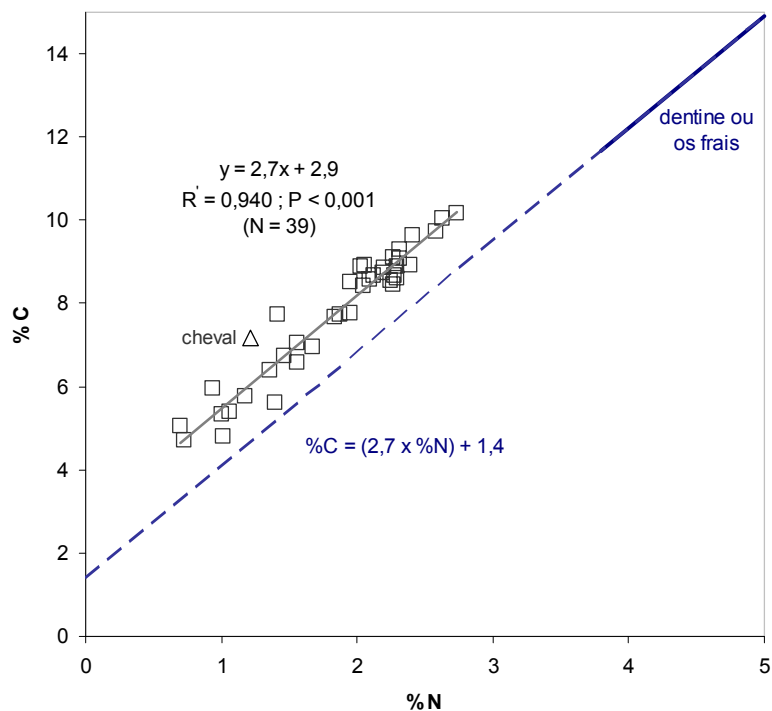


Figure 33 : Quantités de carbone et d'azote (en pourcentages) mesurées sur les échantillons d'os et de dentine.

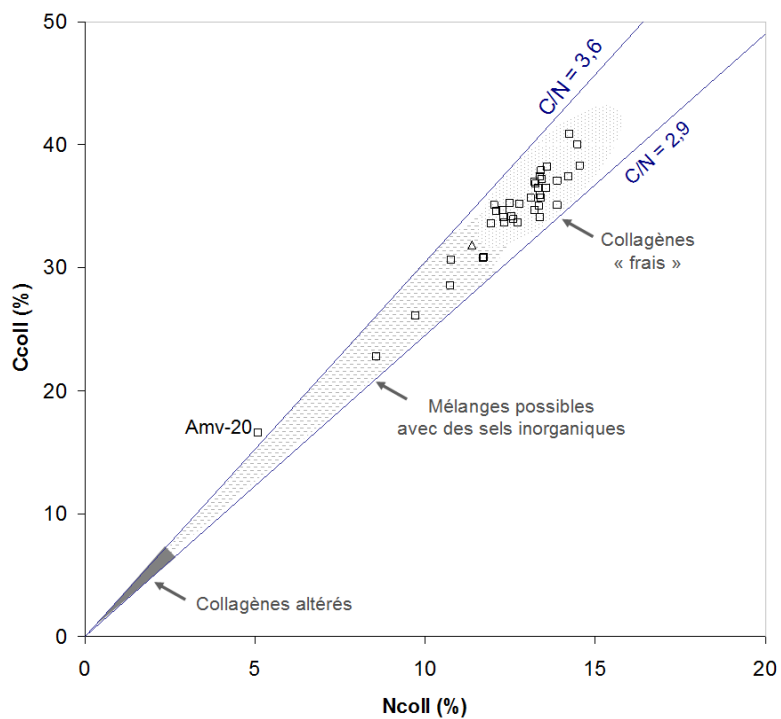


Figure 34 : Pourcentages de carbone et d'azote des collagènes extraits de la dentine et de l'os (N = 39) (le triangle correspond au cheval).

Certains échantillons de collagène présentent des quantités de carbone et d'azote inférieures à celles mesurées sur des collagènes « frais », qui pourraient attester de la présence de sels minéraux dans les résidus d'extraction. Toutefois les rapports atomiques C/N restent compris entre 2,9 et 3,6, à l'exception de l'échantillon Amv-20 (Figure 34) qui ne sera pas pris en compte dans nos analyses des signatures isotopiques (ses valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont présentées entre parenthèses dans le Tableau 8).

La différence entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des carbonates de la bioapatite des dents et des collagènes ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{carb-coll(d)}}$) s'échelonne entre 8,8 et 10,0‰ avec une moyenne de 9,5‰ (Tableau 8). Ces valeurs sont similaires à celles généralement observées pour les grands herbivores modernes et pléistocènes (Bocherens *et al.*, 1995 ; Bocherens, 2000) et correspondent aux différences de fractionnement entre collagène et apatite (*cf.* § III-2-1).

Site	N° lab.	Taxon	total		collagène				total		collagène				$\Delta^{13}\text{C-d-os}$		$\Delta^{15}\text{N-d-os}$		Apatite		$\Delta^{13}\text{C}_{\text{carb-coll(d)}}$			
			C (%)	N (%)	Cos (%)	Nos (%)	C/Nos	Rend. (mg/g)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{os}}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}_{\text{os}}$ (‰)	C (%)	N (%)	Cd (%)	Nd (%)	C/Nd	Rend. (mg/g)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{d}}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}_{\text{d}}$ (‰)	$\Delta^{13}\text{C-d-os}$	$\Delta^{15}\text{N-d-os}$		$\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}_{\text{carb}}$ (‰)	
dents	Amv-1	Bison	5,4	1,1	30,6	10,8	3,3	48,0	-19,7	6,6	6,4	1,4	34,1	13,4	3,0	49,8	-19,7	8,2	0,0	1,6	-10,1	18,7	9,6	
	Amv-2	"								8,4	2,0	35,1	13,9	2,9	67,9	-19,5	7,3			-10,0	18,1	9,5		
	Amv-3	"	6,7	1,5	35,6	13,4	3,1	53,4	-19,3	8,1	5,3	1,0	30,9	11,7	3,1	44,5	-19,3	7,8	0,0	-0,3	-9,6	17,8	9,7	
	Amv-4	"									4,7	0,7	22,8	8,6	3,1	25,4	-19,9	5,8			-10,3	17,8	9,6	
	Amv-5	"	7,8	2,0	33,6	12,3	3,2	64,0	-18,9	6,1	4,8	1,0	33,9	12,6	3,1	36,4	-19,5	6,3	-0,6	0,2	-10,1	16,4	9,4	
	Amv-6	"	7,0	1,7	35,9	13,4	3,1	75,4	-19,3	7,1	8,9	2,3	37,4	14,2	3,1	75,5	-19,7	7,0	-0,3	0,0	-10,0	18,2	9,7	
	Amv-7	"	8,6	2,3	38,3	14,6	3,1	105,3	-19,3	6,7	9,1	2,3	36,5	13,6	3,1	74,2	-19,5	7,6	-0,2	0,9	-10,1	17,1	9,4	
	Amv-8	"									8,6	2,1	36,8	13,3	3,2	54,3	-19,1	8,2			-9,3	19,1	9,8	
	Amv-9	"	8,9	2,1	35,1	12,8	3,2	86,1	-19,3	7,1	8,5	2,2	38,2	13,6	3,3	80,5	-19,2	7,3	0,1	0,2	-9,7	17,3	9,6	
	Amv-11	"	5,8	1,2	37,0	13,2	3,3	49,2	-19,1	7,0	7,7	1,8	37,2	13,4	3,2	74,6	-18,9	7,9	0,1	0,9	-9,8	19,0	9,1	
	Amv-12	"									9,1	2,3	35,0	13,4	3,1	59,9	-18,9	6,7			-10,0	18,5	8,8	
	Amv-13	"	7,7	1,4	34,2	12,5	3,2	38,5	-19,1	6,1	8,9	2,4	34,7	13,2	3,1	74,9	-19,4	6,9	-0,3	0,8	-9,6	18,5	9,8	
	Amv-14	"	9,7	2,6	36,5	13,3	3,2	95,2	-19,4	6,8	8,5	2,0	34,7	12,3	3,3	60,4	-19,4	8,1	-0,1	1,3	(-9,7)	(16,4)	(9,7)	
	Amv-15	"	8,9	2,0	26,1	9,7	3,1	79,2	-19,4	5,9	8,9	2,2	34,1	12,3	3,2	62,2	-19,3	8,0	0,1	2,1	-9,8	18,7	9,5	
	Amv-16	"	8,5	2,3	34,6	12,1	3,3	95,1	-19,5	7,6	9,3	2,3	37,4	13,4	3,3	84,6	-19,9	8,7	-0,3	1,1	-10,1	16,8	9,7	
	Amv-17	"									8,7	2,2	40,9	14,3	3,3	77,6	-19,1	7,3			-9,7	17,8	9,4	
	Amv-20	"	5,1	0,7	16,6	5,1	3,8	28,7	(-20,3)	(4,7)											-9,6	19,6		
	Amv-21	"	6,6	1,6	33,7	12,7	3,1	56,8	-19,4	7,6	7,1	1,6	30,8	11,7	3,1	49,8	-19,1	7,8	0,2	0,3	-9,6	20,5	9,5	
	Amv-22	"									9,6	2,4	37,9	13,4	3,3	74,2	-18,9	7,0			-9,3	20,8	9,6	
	Amv-23	"																			-9,2	19,6		
	Amv-24	"	10,0	2,6	33,6	11,9	3,3	68,1	-19,1	6,8	8,7	2,3	37,1	13,9	3,1	56,7	-19,0	7,7	0,1	0,9	-9,4	18,5	9,6	
	Amv-25	"	5,6	1,4	35,0	12,0	3,4	93,8	-19,4	7,3	10,2	2,7	40,0	14,5	3,2	81,7	-19,5	6,6	-0,1	-0,8	-9,7	17,8	9,9	
	Amv-26	"	8,7	2,1	35,2	12,5	3,3	88,1	-19,3	7,5	7,7	1,9	35,7	13,1	3,2	46,4	-19,4	6,6	-0,1	-1,0	-9,3	20,3	10,0	
	Camp.	Amv-18	"								5,9	0,9	28,6	10,8	3,1	25,2	-18,9	7,6			-9,9	16,8	9,0	
		Amv-19	"																		-10,1	18,2		
		Amv-27	Cheval								7,2	1,2	31,8	11,4	3,3	29,0	-19,7	4,5						
Moyenne																					-9,8	18,4		
Minimum																						-10,3	16,4	
Maximum																						-9,2	20,8	
Gamme																						1,1	4,4	
Écart à la moyenne																						0,3	0,9	
Écart type																						0,3	1,2	

Tableau 8 : Résultats des analyses isotopiques sur collagène de l'os et de la dentine (d) ainsi que sur les carbonates (carb) de la bioapatite de l'émail dentaire (les calculs ne tiennent pas compte des valeurs entre parenthèses dont l'intégrité géochimique n'est pas assurée).

Les résultats obtenus sur l'émail dentaire des 25 M₃ échantillonnées sont particulièrement concluants. L'émail n'a pas été significativement modifié depuis la mort des animaux, la teneur en carbonate est conforme à celle d'émail frais et les variations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont similaires à celles attendues pour l'enregistrement de fluctuations saisonnières sur des molaires de grands bovidés.

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ modernes enregistrées à Rostov, à une centaine de kilomètres au sud-est d'Amvrosievka (altitude moyenne de 130 mètres) par la station météorologique de l'IAEA-WMO³⁶, montrent une amplitude de 6,5‰ entre les valeurs hivernales et estivales (Fricke & O'Neil, 1999). Les variations intra-individuelles de $\delta^{18}\text{O}$ des bisons d'Amvrosievka oscillent périodiquement avec une amplitude (*cf.* Figure 42, p. 117) de 1,2 à 3,9‰ entre les valeurs extrêmes. Compte tenu de l'atténuation engendrée par la formation et la nature de l'émail dentaire (*cf.* § III-1-1), les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ se rapportent donc bien à des variations saisonnières locales, les valeurs les plus positives de $\delta^{18}\text{O}$ caractérisant des températures plus élevées et/ou une aridité plus marquée (*i.e.* l'été) et inversement (Figure 35).

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ sont corrélées ($R' = 0,271$; $P < 0,001$; $N = 324$), ce qui pourrait indiquer la présence de réprécipitations diagénétiques (Lee-Thorp & van der Merwe, 1991). Cependant, dans le cas des prélèvements de bioapatite d'Amvrosievka, ceci semble plus refléter un effet conjoint de changements climatiques et alimentaires (Figure 35).

³⁶ International Atomic Energy Agency – World Meteorological Organization

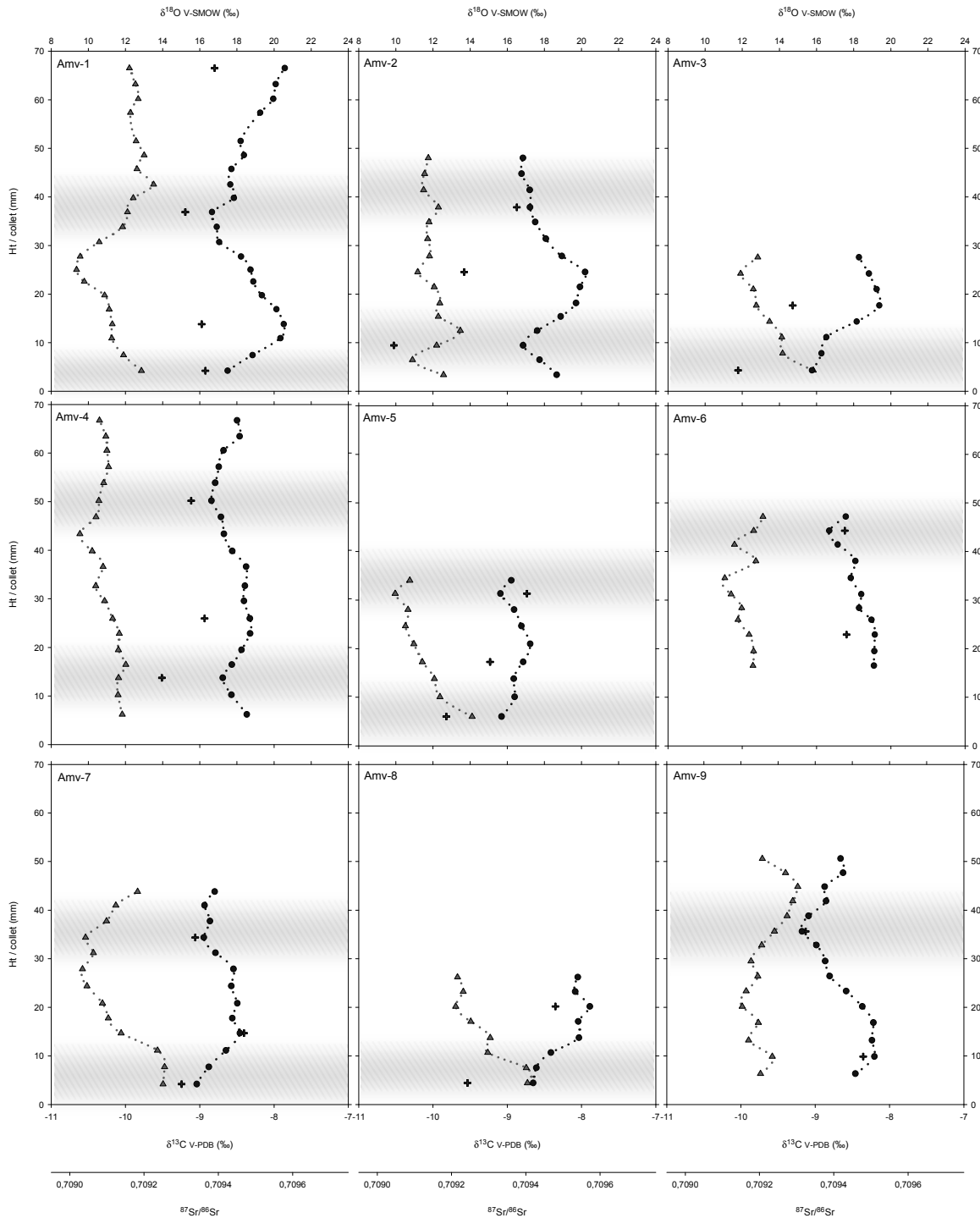


Figure 35 : Variations intra-individuelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (ronds bleus), $\delta^{13}\text{C}$ (triangles verts) et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (croix rouges) des échantillons d'émail dentaire, selon leur localisation par rapport au collet (Ht / collet). Les zones ombrées correspondent aux valeurs faibles de $\delta^{18}\text{O}$, soit aux saisons froides. La chronologie des enregistrements se lit de haut (plus ancien) en bas (plus récent).

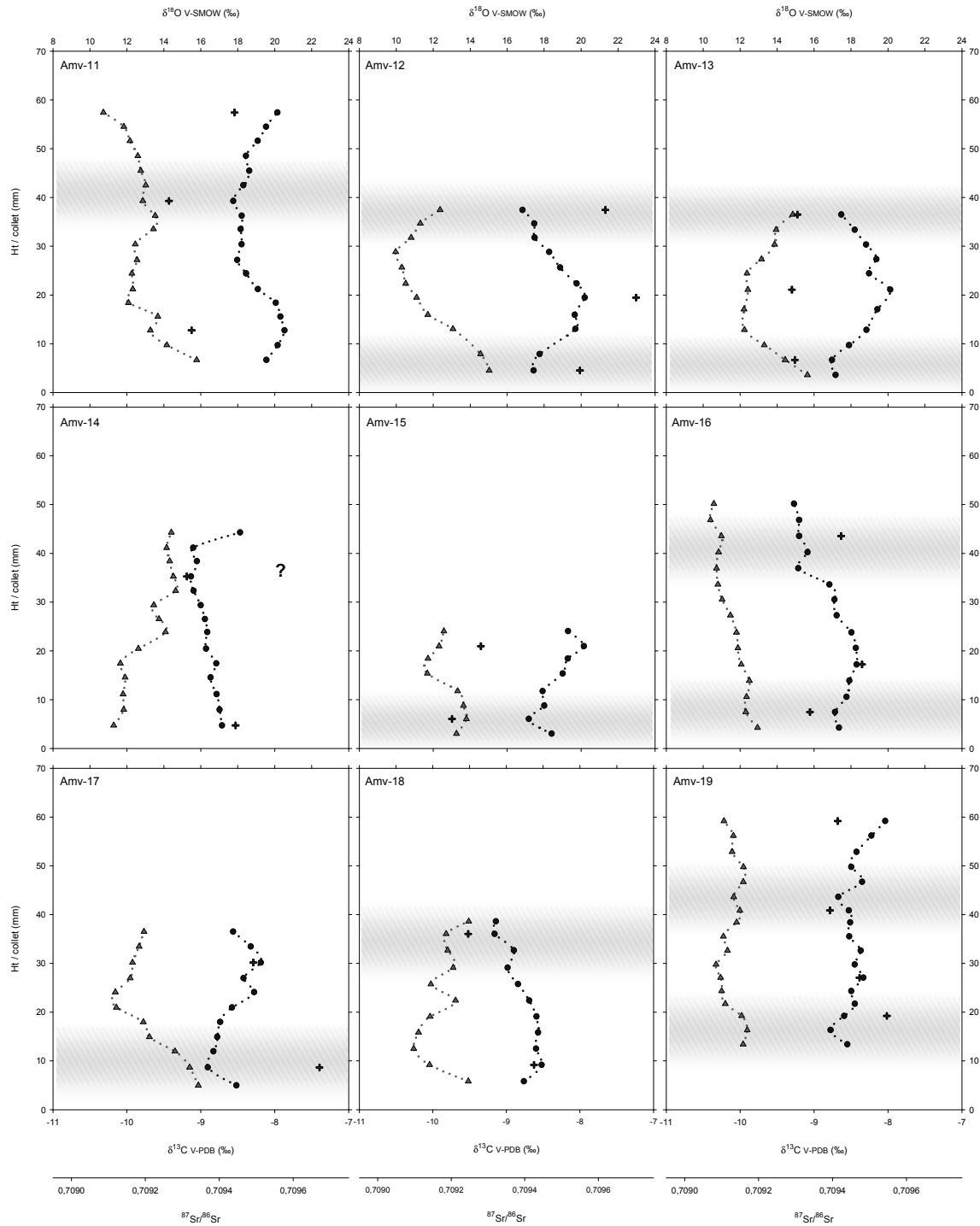


Figure 35 (suite) : Variations intra-individuelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (ronds bleus), $\delta^{13}\text{C}$ (triangles verts) et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (croix rouges) des échantillons d'émail dentaire, selon leur localisation par rapport au collet (Ht / collet). Les zones ombrées correspondent aux valeurs faibles de $\delta^{18}\text{O}$, soit aux saisons froides. La chronologie des enregistrements se lit de haut (plus ancien) en bas (plus récent).

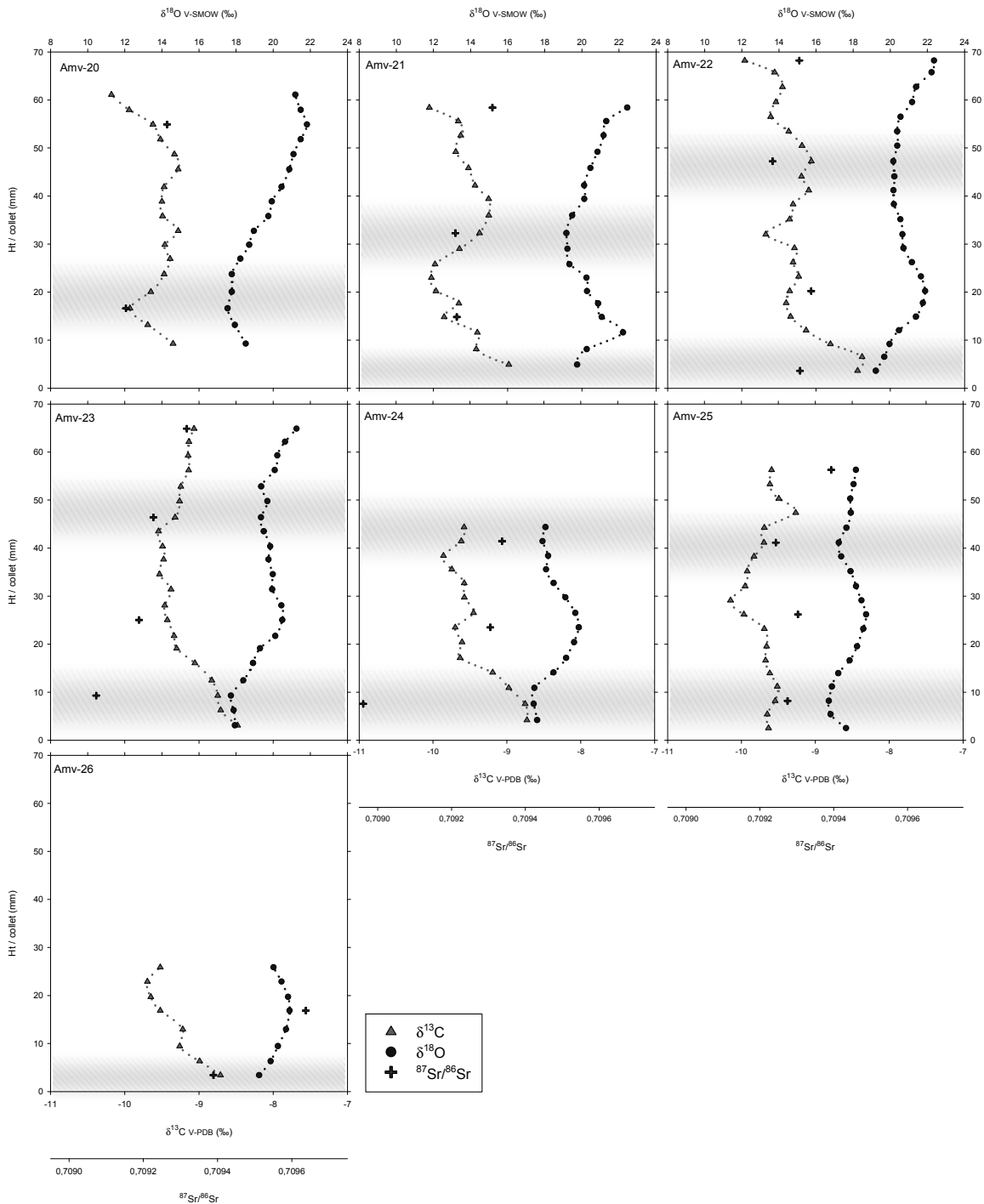


Figure 35 (suite et fin) : Variations intra-individuelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (ronds bleus), $\delta^{13}\text{C}$ (triangles verts) et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (croix rouges) des échantillons d'émail dentaire, selon leur localisation par rapport au collet (Ht / collet). Les zones ombrées correspondent aux valeurs faibles de $\delta^{18}\text{O}$, soit aux saisons froides. La chronologie des enregistrements se lit de haut (plus ancien) en bas (plus récent).

La dent Amv-14 montre toutefois peu de variations de $\delta^{18}\text{O}$ et sa courbe, non sinusoïdale, se distingue nettement de celles des autres individus prélevés (Figure 35). L'émail présente des microfissures sur toute la hauteur de la couronne, qui n'ont pu être évitées lors des prélèvements. Il est donc possible de rapporter cette différence d'enregistrement isotopique à des altérations diagénétiques ; les valeurs obtenues pour ce spécimen n'ont donc pas été considérées dans les discussions. L'ensemble des autres enregistrements des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ présentent des courbes clairement sinusoïdales (Figure 35). Une interprétation paléobiologique de ces résultats est donc possible.

Notons que l'individu dont la couronne est en formation (Amv-20) présente également une courbe sinusoïdale des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (Figure 35). Pour les populations modernes, il a été observé que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ d'émail en cours de minéralisation se distinguent de celles dont l'émail est totalement minéralisé (Hoppe, 2006). Comparativement aux autres spécimens, la gamme de valeurs de Amv-20 est plus importante (4,3‰) (Tableau 9). Le schéma de variation biogénique est donc préservé dans la cohorte fossile attestant là encore de la bonne conservation des signatures isotopiques. L'individu Amv-20 a été traité séparément des individus dont l'émail est mature et ses valeurs sont présentées en italique dans le Tableau 9.

Notons qu'Amv-19, 21 et 23 semblent également présenter un émail en cours de minéralisation à la base de la couronne. Toutefois, leur développement est plus avancé comparativement à Amv-20 et ces trois spécimens présentent la même variabilité isotopique observée pour des dents totalement « matures » (Tableau 9). Contrairement à Amv-20, ces individus sont donc considérés avec les autres spécimens.

Les ratios $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ mesurés sur la bioapatite s'échelonnent entre 0,70896 et 0,70970 avec une moyenne de 0,70934. Considérant un degré de précision à la cinquième décimale, la gamme des valeurs est relativement peu importante puisqu'elle atteint 0,00074. Les mesures sont toutes supérieures à 0,7085, le ratio actuel moyen des eaux du Don (Major *et al.*, 2006) et au ratio moyen des sédiments lacustres de la mer Noire de la fin du dernier Maximum Glaciaire (0,7088) (Ryan *et al.*, 2003). Les abondances isotopiques en Sr sont proches des valeurs attendues pour des formations carbonatées carbonifères et cénozoïques, majoritaires dans l'environnement proche du site, et dont les ratios doivent être inférieurs à 0,7092 (McArthur *et al.*, 2001). Les

ratios $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de la bioapatite correspondent donc aux gammes de valeurs attendues pour le Strontium biologiquement disponible dans la région.

Site	N° lab.	Groupe d'âge	Lobe prélevé	N	%CaCO ₃		δ ¹³ C V-PDB (‰)				δ ¹⁸ O V-SMOW (‰)				$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$				
					Moy		Moy	Min	Max	Gamme	Moy	Min	Max	Gamme	N	Moy	Min	Max	Gamme
bone bed	Amv-1	C	Ento	21	5,2	-10,1	-10,7	-9,6	1,0	18,7	16,7	20,6	3,9	4	0,70936	0,70931	0,70939	0,00008	
	Amv-2	C	Hypo	15	4,0	-10,0	-10,3	-9,6	0,6	18,1	16,8	20,2	3,4	3	0,70922	0,70905	0,70938	0,00033	
	Amv-3	E	Hypo	8	4,7	-9,6	-10,0	-9,0	1,0	17,8	15,8	19,4	3,6	2	0,70921	0,70914	0,70929	0,00015	
	Amv-4	C	Hypo	19	4,9	-10,3	-10,6	-10,0	0,6	17,8	16,6	18,7	2,1	3	0,70931	0,70925	0,70936	0,00011	
	Amv-5	D	Hypo	9	4,6	-10,1	-10,5	-9,5	1,0	16,4	15,6	17,2	1,6	3	0,70930	0,70919	0,70940	0,00022	
	Amv-6	D	Hypo	11	4,0	-10,0	-10,2	-9,7	0,5	18,2	16,7	19,1	2,5	2	0,70943	0,70943	0,70943	0,00000	
	Amv-7	D	Hypo	13	4,2	-10,1	-10,6	-9,5	1,1	17,1	15,8	18,2	2,3	3	0,70937	0,70930	0,70947	0,00017	
	Amv-8	?	Hypo	8	4,8	-9,3	-9,7	-8,7	1,0	19,1	17,4	20,4	3,1	2	0,70936	0,70924	0,70948	0,00024	
	Amv-9	D	Hypo	15	4,3	-9,7	-10,0	-9,2	0,7	17,3	15,3	19,2	3,9	2	0,70940	0,70932	0,70948	0,00016	
	Amv-11	C	Hypo	18	4,8	-9,8	-10,3	-9,1	1,3	19,0	17,8	20,5	2,8	3	0,70934	0,70926	0,70944	0,00018	
	Amv-12	D	Hypo	11	5,5	-10,0	-10,5	-9,2	1,3	18,5	16,8	20,2	3,4	3	0,70962	0,70955	0,70970	0,00015	
	Amv-13	D	Hypo	11	4,8	-9,6	-9,9	-9,1	0,9	18,5	17,0	20,1	3,2	3	0,70930	0,70929	0,70931	0,00001	
	Amv-14	D	Hypo	14	4,7	(-9,7)	(-10,2)	(-9,3)	(0,8)	(16,4)	(15,5)	(18,1)	(2,6)	2	(0,70938)	(0,70931)	(0,70944)	(0,00013)	
	Amv-15	E	Hypo	8	4,9	-9,8	-10,1	-9,6	0,5	18,7	17,2	20,2	3,0	2	0,70924	0,70920	0,70928	0,00008	
	Amv-16	C	Hypo	15	4,8	-10,1	-10,4	-9,8	0,6	16,8	14,9	18,3	3,4	3	0,70941	0,70934	0,70948	0,00014	
	Amv-17	D	Hypo	11	4,8	-9,7	-10,2	-9,0	1,1	17,8	16,4	19,2	2,9	2	0,70958	0,70949	0,70967	0,00018	
	Amv-20	A	Méta	17	4,8	-9,6	-10,2	-9,3	0,9	19,6	17,5	21,8	4,3	2	0,70921	0,70915	0,70926	0,00011	
	Amv-21	B	Hypo	18	4,6	-9,6	-10,1	-9,0	1,1	20,5	19,2	22,4	3,3	3	0,70924	0,70921	0,70931	0,00010	
	Amv-22	B	Hypo	23	4,1	-9,3	-10,0	-8,4	1,6	20,8	19,2	22,4	3,1	4	0,70930	0,70923	0,70934	0,00010	
	Amv-23	B	Hypo	21	4,6	-9,2	-9,5	-8,5	1,1	19,6	17,7	21,3	3,5	4	0,70920	0,70907	0,70932	0,00024	
	Amv-24	D	Hypo	14	4,7	-9,4	-9,9	-8,7	1,1	18,5	17,5	19,9	2,4	3	0,70920	0,70896	0,70934	0,00038	
	Amv-25	C	Hypo	19	4,6	-9,7	-10,1	-9,3	0,9	17,8	16,7	18,8	2,0	4	0,70930	0,70924	0,70939	0,00015	
	Amv-26	E	Hypo	8	5,0	-9,3	-9,7	-8,7	1,0	20,3	19,2	20,9	1,6	2	0,70951	0,70939	0,70964	0,00025	
	Camp.	Amv-18	D	Hypo	11	4,9	-9,9	-10,3	-9,5	0,7	16,8	15,4	17,9	2,6	2	0,70934	0,70925	0,70943	0,00018
		Amv-19	B	Hypo	17	4,8	-10,1	-10,3	-9,9	0,4	18,2	16,9	19,8	3,0	4	0,70946	0,70939	0,70955	0,00015

Tableau 9 : Résultats simplifiés des mesures isotopiques sur émail dentaire.

Ainsi, à l'exception des échantillons de bioapatite de Amv-14 et de collagène de Amv-20, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{15}\text{N}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ obtenues sur les mandibules et les dents échantillonnées permettent des interprétations paléobiologiques de ces résultats.

III-4-2. Indications paléobiologiques à partir des résultats comparés collagènes / carbonates

La valeur de $\delta^{13}\text{C}$ du collagène du cheval est de -19,7‰. Celles des bisons sont relativement homogènes, elles s'échelonnent entre -19,7 et -18,9‰, avec une moyenne de -19,3‰ (Tableau 8, p. 99). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail sont également relativement peu variables, s'échelonnant entre -10,7 et -8,4‰ avec une moyenne de -9,8‰ (Tableau 9). Ces teneurs sont comparables à celles publiées pour de grands herbivores pléistocènes, notamment

aux valeurs de $^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ publiées par R. Hedges *et al.* (1996) et K. Larson *et al.* (2001) pour des bisons d'Amvrosievka et d'Anetovka (Annexe 2).

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du collagène de l'os ($\delta^{13}\text{C}_{\text{os}}$) des bisons s'échelonnent sur une gamme de 0,8‰ ; celles du collagène des dents ($\delta^{13}\text{C}_{\text{d}}$) sur 1,0‰. Au sein d'un groupe de grands herbivores actuel, les variations interindividuelles pouvant atteindre 3,3‰³⁷ (Rodière *et al.*, 1996), les gammes de valeurs des bisons d'Amvrosievka s'insèrent donc dans celles d'une population naturelle. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de l'os s'échelonnent entre 5,9 et 8,1‰ (gamme $\delta^{15}\text{N}_{\text{os}} = 2,2\text{‰}$). Elles sont relativement plus variables pour la dentine : entre 5,8 et 8,7‰ (gamme $\delta^{15}\text{N}_{\text{d}} = 2,9\text{‰}$). Dans l'os comme dans la dentine, l'écart entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ est plus faible que celui des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$. Cette tendance, observée pour d'autres cohortes fossiles, peut être liée au fait que le $\delta^{13}\text{C}$ reflète la spécificité alimentaire de chaque espèce et le $\delta^{15}\text{N}$ les conditions environnementales (Drucker, 2001).

La valeur de $\delta^{13}\text{C}_{\text{d}}$ du cheval est proche des valeurs les plus basses de $\delta^{13}\text{C}_{\text{d}}$ des bisons (Figure 36). Les périssodactyles présentent généralement des valeurs plus faibles en $\delta^{13}\text{C}$ par rapport aux ruminants, ce qui pourrait être lié au fort taux de méthane produit lors de la digestion pour ces derniers (Palmqvist *et al.*, 2008). La valeur de $\delta^{15}\text{N}_{\text{d}}$ (4,5‰) du cheval se distingue clairement de celles des bisons. Elle correspond aux valeurs observées pour le collagène osseux des chevaux de Milovice G ($\delta^{15}\text{N}$ compris entre 3,0 et 4,8‰), dont les valeurs basses reflèteraient un régime alimentaire à faible teneur protéique (Péan, 2001), comparativement aux bisons dont les valeurs hautes de $\delta^{15}\text{N}$ reflètent un régime alimentaire à plus forte teneur en protéines. Toutefois, cette différence peut également être d'origine métabolique, puisque le bison assimile plus efficacement que les autres ongulés des aliments à forte teneur en fibre et à faible teneur en protéines. En effet, la fermentation des aliments est accrue grâce au recyclage de l'urine dans le rumen, améliorant ainsi la digestion et recyclant plus efficacement l'azote (COSEPAC, 2004).

³⁷ Les valeurs publiées pour les variations interindividuelles de bisons canadiens de forêt du centre de la Saskatchewan montrent une gamme de variation de 3,1‰ (Drucker *et al.*, 2008).

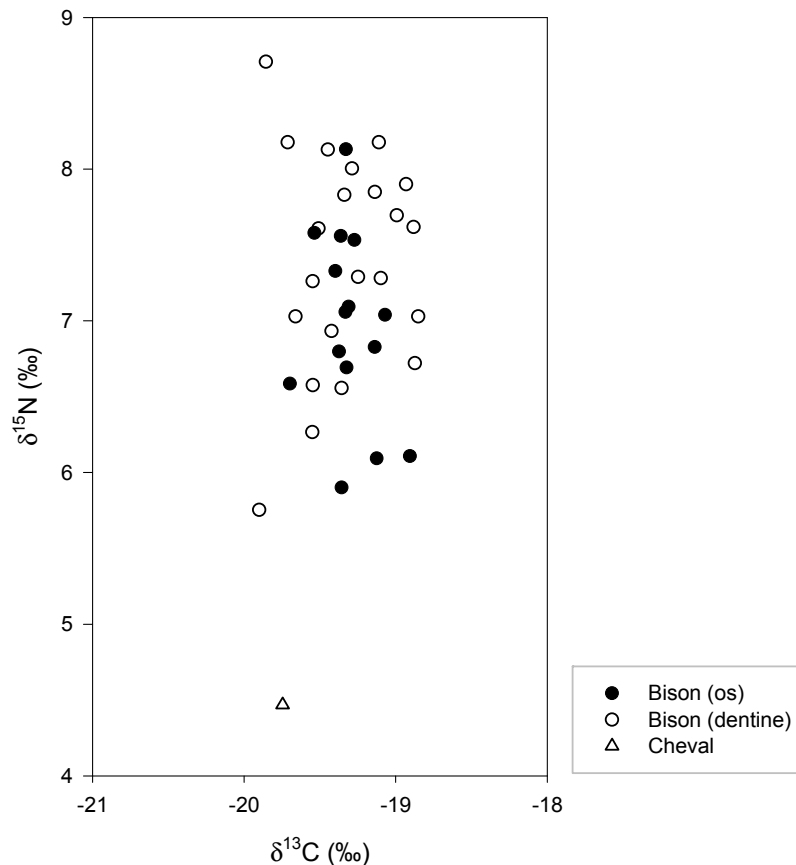


Figure 36 : Comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes osseux et dentaires des bisons et du cheval d'Amvrosievka.

Les écarts intra-individuels des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des bisons sont importants ($\Delta^{15}\text{N}_{\text{d-os}}$ entre -1,0 et +2,1‰) (Figure 37). En tenant compte de la marge d'erreur induite par l'extraction, la majorité des dents (N = 13 sur 15) présentent un enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ du collagène dentaire comparativement au collagène osseux ($\delta^{15}\text{N}_{\text{d}} \geq \delta^{15}\text{N}_{\text{os}}$) (Tableau 8, p. 99 ; Figure 37). Il a été proposé pour d'autres taxons que cela puisse refléter une modification du niveau trophique liée au sevrage (Bocherens *et al.*, 1991 ; Bocherens *et al.*, 1994 ; Bocherens *et al.*, 1995 ; Fizet & Lange-Badré, 1995 ; Fizet *et al.*, 1995 ; Bocherens *et al.*, 1997 ; Drucker *et al.*, 1999). Pour tous les individus considérés dans notre étude, la formation des dents prélevées (M₃) débute, contrairement à l'os, après le sevrage. Aussi devrait-on obtenir, au moins pour les individus les plus jeunes, des valeurs de $\delta^{15}\text{N}_{\text{d}} \leq \delta^{15}\text{N}_{\text{os}}$. Ce n'est pas le cas, ces différences ne sont d'ailleurs pas corrélées avec l'âge des individus ($R^2 = -0,182$; $P = 0,5$; $N = 15$). Le sevrage ne semble donc pas expliquer ces différences, pour les bisons d'Amvrosievka, à moins que celui-ci n'ait été plus

long. Considérant que le sevrage a généralement lieu vers 6-8 mois et que les racines des M₃ se forment entre 24 et 38 mois après la naissance chez le bison américain moderne (Niven *et al.*, 2004) cette hypothèse apparaît donc peu probable. Il est alors possible que les enregistrements distincts entre os et dentine soient liés à la chronologie différente de formation de ces deux types de tissu qui, dans le cas des bisons d'Amvrosievka, aurait coïncidé avec des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ différentes dans l'alimentation. Ceci permettrait d'expliquer également les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène dentaire, plus faibles que celles de l'os pour deux individus (Amv-25 et 26) (Tableau 8, Figure 37).

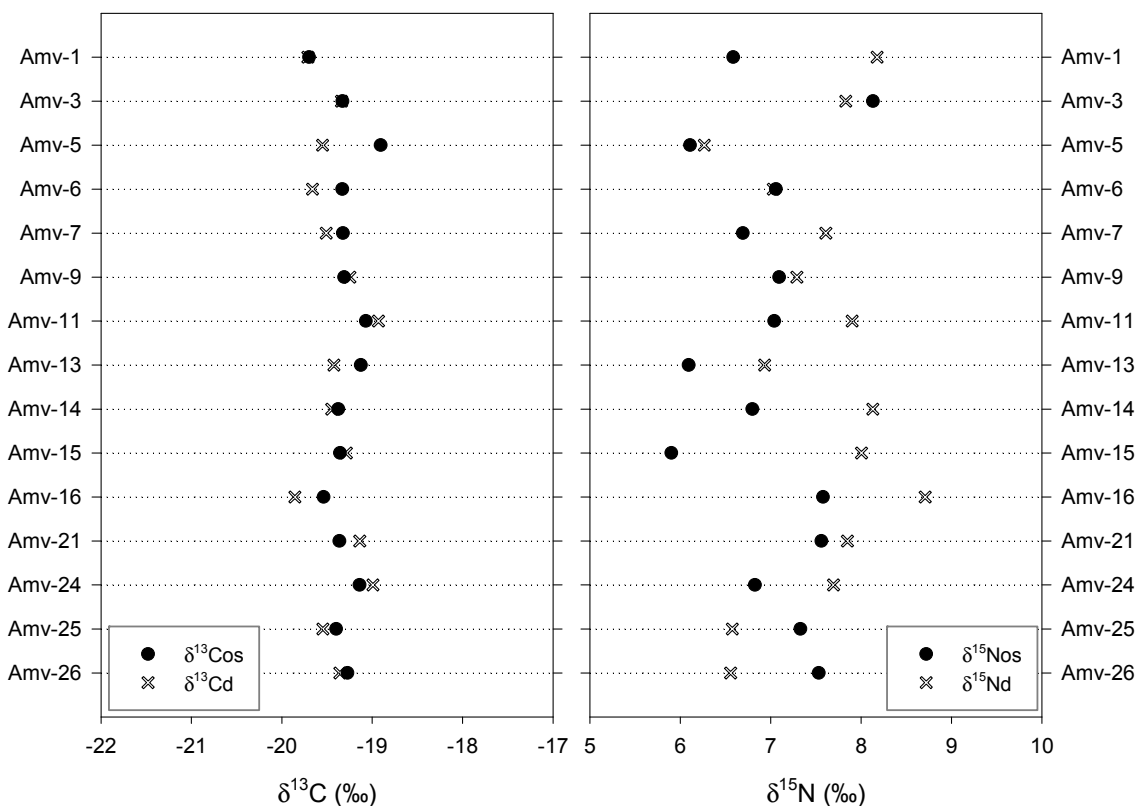


Figure 37 : Variations intra-individuelles des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène de l'os et de la dentine.

Aussi, il apparaît que la dentine des racines des M₃ de grands bovidés, contrairement à ce qui a été proposé, ne peut être utilisée comme équivalent isotopique de l'os. Les distinctions intra-individuelles observées pourraient être liées au mode de formation des tissus. L'os se remodèle en effet tout au long de la vie de l'animal et restitue des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$,

principalement celles des dernières années de vie. La dentine se forme quant à elle pendant un laps de temps limité (sans remodelé ultérieur) et enregistre des valeurs probablement plus variables, selon les principales saisons de formation.

Comparativement au $\delta^{15}\text{N}$, les différences intra-individuelles des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ du collagène de la dentine et de l'os sont faibles ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{d-os}}$ entre -0,6 et +0,2‰) (Tableau 8 ; Figure 37). De plus, pour un même individu, la gamme des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ varie entre 0,4 et 1,6 ‰ (Tableau 9, p. 105). Cela suggère de faibles différences de $\delta^{13}\text{C}$ de l'alimentation au cours de la vie de chaque individu.

Considérant un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ de +5‰ entre l'alimentation et le collagène et de +14,1‰ entre l'alimentation et la bioapatite, toutes les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (des bisons et du cheval) sont significatives d'une alimentation à base de plantes à photosynthèse en C_3 de milieu ouvert, sans plantes à photosynthèse en C_4 (Figure 38), contrairement à ce qui avait été précédemment proposé par R. Larson *et al.* (2001).

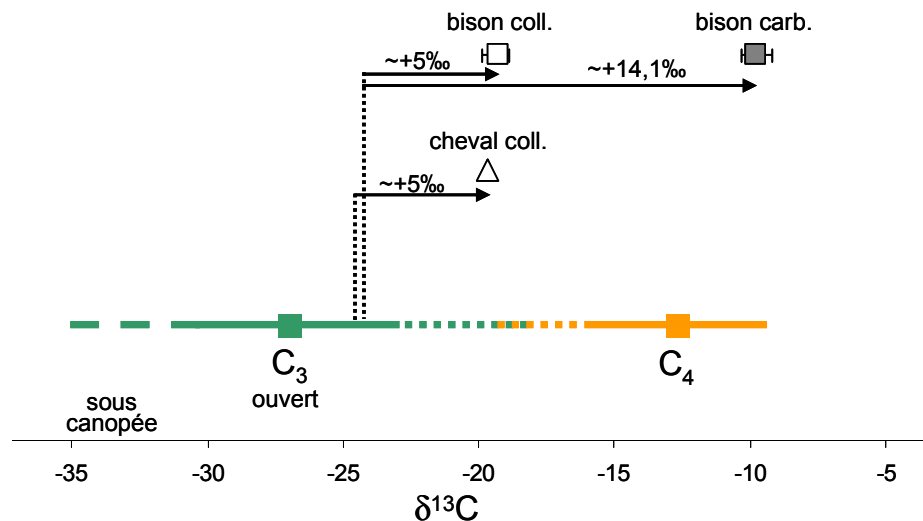


Figure 38 : Valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) des échantillons de collagène et d'apatite, comparées, en tenant compte du fractionnement (flèches), aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes à photosynthèse en C_3 et en C_4 (coll. : collagène, carb. : carbonates).

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des échantillons d'émail s'échelonnent entre 14,9 et 22,4‰ (gamme = 7,5‰) avec une moyenne de 18,4‰. Si l'on considère les valeurs moyennes pour chaque individu, la plus basse s'élève à 16,4‰ et la plus haute à 20,8‰. L'écart entre les valeurs individuelles moyennes minimales et maximales est donc de 4,4‰, avec un écart type de 1,2‰ (Tableau 9). Ces valeurs sont proches de celles rapportées pour des populations modernes de grands herbivores sauvages vivant sous des conditions naturelles locales (Tableau 10). En effet, selon l'étude de K. Hoppe (2006) qui a porté sur 11 populations de bisons américains actuels³⁸ dont les déplacements sont limités par les « frontières » des parcs (et sont donc non migratrices), les écarts des valeurs moyennes intrapopulationnelles de $\delta^{18}\text{O}$ varient principalement entre 2,4 et 3,0‰, les écarts types entre 0,7 et 1,4‰. Une partie de ces données (N > 3) sont présentées dans le Tableau 10 et comparées aux valeurs publiées pour d'autres taxons sauvages et domestiques.

Taxon	Localisation	N	Gamme	Écart type	Référence
Sauvages :					
<i>B. bison bison</i>	Montana	4	2,5	1,1	Hoppe, 2006
"	Dakota du nord	6	2,8	1,1	"
"	Dakota du sud (BNP)	9	2,7	0,9	"
"	Dakota du sud (WCNP)	8	2,5	0,9	"
"	Wyoming	4	2,4	1,1	"
"	Nebraska	8	2,8	0,9	"
"	Kansas	6	3	1,4	"
"	Oklahoma	9	2,7	0,9	"
"	Californie	6	3	1,2	"
<i>Cervus elaphus</i>	Croatie	5	1,3	0,5	Fricke <i>et al.</i> , 1998
"	Wyoming	3	0,4	0,2	"
<i>Odocoileus hemionus</i>	Californie	47	6,2	1,3	Clementz & Koch, 2001
<i>Antilocapra americana</i>	Wyoming	15	6,7	2,1	Fenner, 2007
Domestiques :					
<i>Bos taurus</i>	York	7	0,6	0,2	Fricke <i>et al.</i> , 1998
"	Iowa	3	0,3*	0,1*	"

Tableau 10 : Variations intrapopulationnelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (‰) de l'émail dentaire de différents taxons actuels, selon la gamme et l'écart type des moyennes individuelles calculés à partir des données publiées par H. Fricke *et al.* (1998), M. Clementz & P. Koch (2001) ; K. Hoppe (2006) et J. Fenner (2007) (N : nombre d'individus ; *) : individus ne présentant pas de variations intra-individuelles saisonnières de $\delta^{18}\text{O}$ car l'eau ingérée provient d'une source souterraine ; BNP : Badlands National Park ; WCNP : Wind Cave National Park).

³⁸ Sans suppléments alimentaires et avec consommation d'eau « locale ». Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail sont corrélées avec les valeurs moyennes de $\delta^{18}\text{O}$ des sources d'eau locales et des précipitations (Hoppe, 2006).

Ainsi, si les différences de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ entre dentine et os sont délicates à interpréter, pour le $\delta^{13}\text{C}$ elles correspondent aux valeurs attendues (par rapport aux résultats obtenus sur des grands herbivores actuels) pour les différents tissus prélevés (os, dentine et émail). De plus, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ interindividuelles s'insèrent dans la variabilité intrapopulationnelle de grands herbivores sauvages pléistocènes et holocènes. Enfin, rappelons que les ratios $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ sont conformes aux valeurs attendues pour cette région.

Du point de vue paléo-alimentaire et paléoenvironnemental, les valeurs obtenues sur les échantillons d'Amvrosievka sont très homogènes. Elles indiquent une consommation de plantes en C_3 de milieu ouvert à herbes courtes, de type prairie ou toundra, caractéristiques de milieux froids à tempérés.

III-4-3. Étude des variations intra et interindividuelles des teneurs de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ des carbonates

Les variations intra-individuelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ forment des courbes qui varient en miroir pour la majorité des enregistrements, autrement dit, lorsque $\delta^{18}\text{O}$ augmente $\delta^{13}\text{C}$ diminue et inversement. Seul Amv-16 ne semble pas présenter ce schéma de variation. À l'inverse, les teneurs en strontium sont globalement très stables, à l'exception de quelques individus qui présentent une variation des valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ à la base de leur couronne (Figure 35, p. 101). Nous allons développer plus en détail ces observations.

III-4-3-1. Mangeurs de lichen occasionnels ?

La majorité des dents échantillonnées présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ comprises entre -10,7 et -9,0 ‰. Amv-8, 22, 23, 24 (et peut-être également Amv-26) montrent toutefois des valeurs supérieures à -9,0 ‰ sur une partie de leur enregistrement (Figure 39).

Ce changement apparent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ à la base de la couronne pourrait correspondre à une minéralisation moins prononcée de l'émail dans cette zone, comme cela a été observé par B. Passey & T. Cerling (2002) pour une M_1 en cours de développement de *Bison bison* provenant

d'Antelope Island (Utah, États-Unis). En effet, bien que l'épaisseur totale d'émail soit présente, la proportion de la fraction minérale contenue dans l'émail semble augmenter progressivement au cours du développement de la dent. Les valeurs plus basses de $\delta^{18}\text{O}$ des individus 22, 23 et 24 comparativement aux enregistrements de la partie haute de la couronne (Figure 35, p. 101), tendraient à confirmer cette hypothèse. Par contre, ces individus sont rapportés à des classes d'âge différentes (B et D) et ce schéma de variation ne se retrouve pas chez d'autres spécimens appartenant aux mêmes classes d'âges. Il faudrait alors considérer que la minéralisation à la base de la couronne peut être différente entre les individus, et ce indépendamment de leur âge.

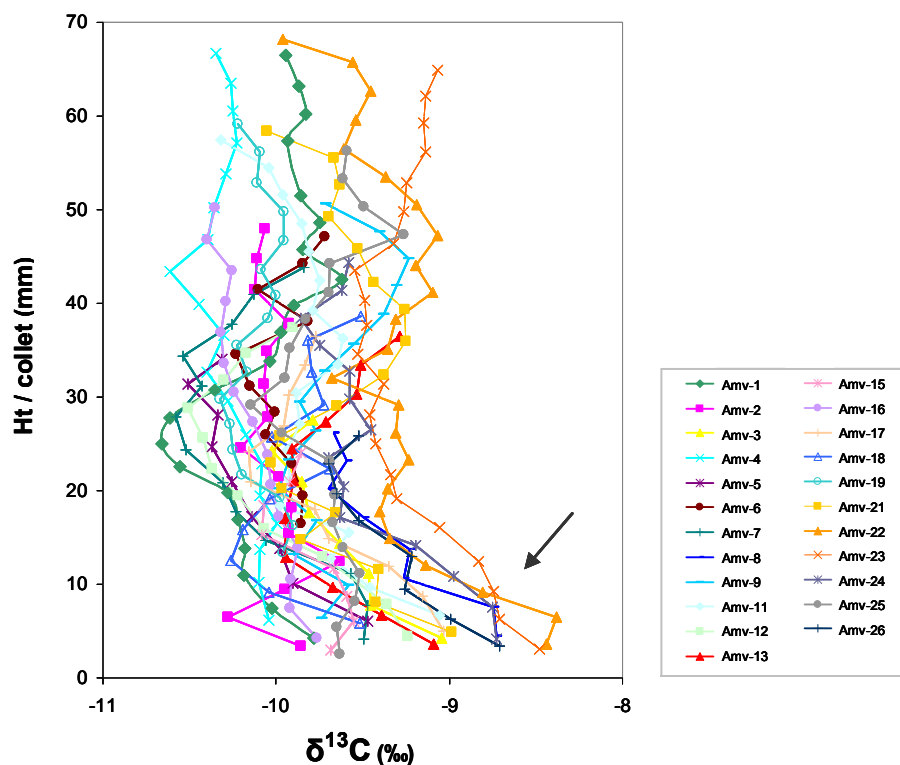


Figure 39 : Variations intra-individuelles des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ (la flèche indique des valeurs hautes de $\delta^{13}\text{C}$ à la base de la couronne).

Toutefois, pour l'ensemble des individus, les valeurs hautes de $\delta^{13}\text{C}$ sont concomitantes de pics de teneurs basses en $\delta^{18}\text{O}$ correspondant aux valeurs hivernales de fluctuation de l'oxygène (Figure 35, p. 101). De ce fait, il ne peut s'agir d'un apport de plantes en C_4 (qui ne peuvent se développer que sous une température moyenne supérieure à 20°C), mais pourrait attester de la

consommation de plantes non vasculaires comme le lichen, lors d'une période de « pénurie ». Les lichens se caractérisent en effet par des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus élevées que celles des autres plantes vasculaires (Galimov, 2000), valeurs qui se traduisent par un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ du collagène osseux des rennes qui en consomment (Fizet *et al.*, 1995 ; Drucker *et al.*, 2008). Une consommation ponctuelle de lichen a été observée chez le bison canadien de forêt du *Mackenzie Bison Sanctuary* (Territoires du Nord-Ouest) et de la région du lac Aishihik (Yukon) (Reynolds *et al.*, 2003 ; Fischer & Gates, 2005) et est donc envisageable pour *B. priscus*.

Afin de pouvoir vérifier s'il s'agit ou non d'une consommation de lichen, il serait nécessaire de mesurer les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ d'ossements de renne de sites géographiquement et temporellement proches d'Amvrosievka.

III-4-3-2. Migrateurs ou sédentaires ?

L'ensemble des mesures de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ montre une grande homogénéité des valeurs, avec un coefficient de variation inférieur à 0,02 % et un écart type inférieur à 0,0003 (Tableau 11), caractéristique de variations « locales », *i.e.* d'un territoire relativement limité (*cf.* § III-2-4).

	N	moyenne de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	s $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	c.v. (%)
ensemble des valeurs	66	0,70934	0,00014	0,0193
moyennes individuelles	23	0,70935	0,00012	0,0163

Tableau 11 : Valeur moyenne, écart-type (s) et coefficient de variation (c.v.) pour l'ensemble des valeurs (N=66) et selon les moyennes individuelles (N=23) de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (sans tenir compte de Amv-14 et Amv-20).

En l'absence de mesures réalisées sur des ossements de petits mammifères ou des coquilles de mollusques terrestres, il est possible d'estimer la variabilité des valeurs biologiquement disponibles « localement » de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ à partir de la valeur moyenne $\pm 2\sigma$ des mesures réalisées sur les ossements fossiles (os ou dents) d'animaux non migrants (Price *et al.*, 2002). Nous ne disposons pas de telles mesures pour la région d'Amvrosievka. Cependant, pour l'émail des dents des bisons d'Amvrosievka, la valeur moyenne est de 0,70935 avec un écart type de 0,00012 (Tableau 11). Sur la Figure 40, deux bandes indiquent l'amplitude à $\pm 2\sigma$ (0,70912-0,70928) que

nous considérons comme représentative de la variabilité du strontium du territoire exploité. Les individus Amv-12, 17 et 26 présentent des valeurs plus hautes et Amv-2, 23 et 24 plus basses sur une partie de leur enregistrement, pouvant indiquer un changement de lieu (« région » isotopiquement différente) au cours de la formation de l'émail.

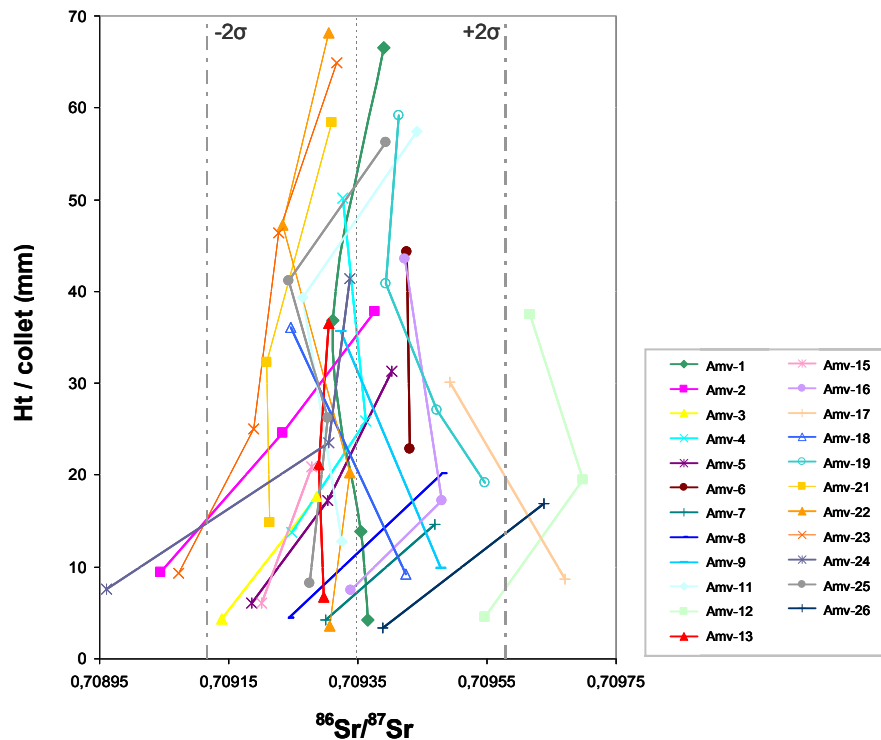


Figure 40 : Variations intra-individuelles des teneurs en $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$.

Ainsi, pour les bisons d'Amvosievka, les enregistrements attestent de variations « locales » des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. Les valeurs obtenues n'attestent pas d'allers-retours saisonniers entre deux zones géographiques définies. Les faibles variations de Sr pourraient correspondre à des déplacements saisonniers de faible ampleur, puisque $\delta^{18}\text{O}$ est toujours variable. Amv-2, 12, 17, 23, 24 et 26 présentent toutefois des valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ légèrement distinctes de la gamme de variations « territoriale » sur une partie de leur enregistrement. Cependant, à l'exception peut-être de Amv-23 et 24, dont les teneurs différentes pourraient être liées à une minéralisation moins importante à la base de la couronne (*cf. supra*), aucun changement prononcé n'est à noter pour les variations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$. Le changement de lieu enregistré par le strontium a donc du être limité.

III-4-3-3. Saisonnalité des naissances

À partir d'enregistrements de $\delta^{18}\text{O}$ par échantillonnage séquentiel, il a été démontré qu'il était possible d'identifier la saisonnalité (unique ou multiple) de naissance des herbivores (Balasse *et al.*, 2003) (*cf.* Figure 32, p. 87). Par contre, le temps de minéralisation de l'émail, d'environ six mois pour les grands bovidés, peut fausser (du fait des dépôts successifs d'émail) la lecture de la saison de naissance (Balasse, 2002). Aussi nous avons privilégié, pour l'estimation de la saison de naissance, une approche comparative plutôt qu'une estimation directe.

La formation des couronnes des premières molaires (M_1) des grands bovidés débute *in utero* et se termine avant le sevrage, permettant d'estimer la saison de naissance. Une série dentaire de bison provenant du site de Vore Buffalo Jump montre, selon les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de la M_1 , que la naissance de cet individu a pu avoir lieu à l'automne. Les variations saisonnières de la M_3 de cet individu montrent, quant à elles, un début de formation concomitant avec des valeurs basses de $\delta^{18}\text{O}$, correspondant aux valeurs hivernales (Fricke & O'Neil, 1996).

D'après les variations intra-individuelles de $\delta^{18}\text{O}$, les spécimens des groupes d'âges B et C d'Amvrosievka, montrent tous un début de minéralisation concomitante avec des valeurs hautes de $\delta^{18}\text{O}$ (Figure 41). Les valeurs hautes de $\delta^{18}\text{O}$ sont atteintes au cours la saison chaude/sèche (l'été). Aussi, par comparaison avec l'individu du site de Vore, les valeurs hautes de $\delta^{18}\text{O}$ enregistrées en haut des couronnes des M_3 des bisons d'Amvrosievka, reflèteraient des naissances au printemps.

En outre, si les naissances des bisons modernes peuvent être décalées de quelques mois, elles ont majoritairement lieu au printemps (*cf.* Chap. II). En effet, pour que les veaux et les femelles affaiblies par la gestation aient accès à une nourriture abondante, les mises bas prennent place au printemps, au plus tard en été. Aussi, dans le contexte paléoclimatique du dernier Pléniglaciaire, il paraît fort probable que les naissances aient eu lieu à cette période.

Afin de confirmer la saison de naissance des bisons d'Amvrosievka, il serait nécessaire soit d'étudier les variations intradentaires de $\delta^{18}\text{O}$ des M_1 (pour les raisons précédemment exposées) ou des M_2 dont la croissance débute³⁹ à la naissance ; soit de mesurer les variations de $\delta^{18}\text{O}$ de

³⁹ Pour le bison américain moderne.

M₃ de bisons actuels dont la saison de naissance est connue (et si possible différente) afin d'établir des schémas de variation de référence.

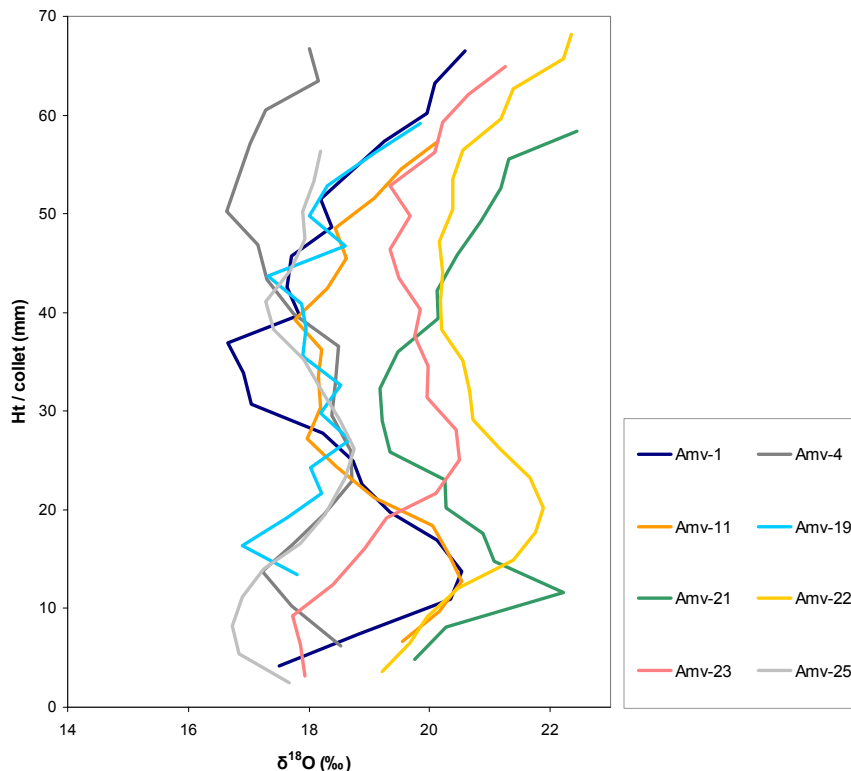


Figure 41 : Variations intra-individuelles de $\delta^{18}\text{O}$ des individus des groupes B et C.

En ce qui concerne la saisonnalité des naissances, la Figure 41 montre un schéma de variations intra-individuelles de $\delta^{18}\text{O}$ (identique pour les autres classes d'âges) intermédiaire entre 1 et 2 saisons de naissance (*cf.* Figure 32, p. 87). Ceci atteste-t-il d'un décalage des naissances ou d'une durée variable de minéralisation de l'émail influençant la résolution temporelle du signal isotopique ?

Si l'on compare individuellement ces courbes, il apparaît clairement un étalement entre les premières valeurs enregistrées dans l'émail dentaire (partie supérieure de la couronne), ainsi qu'un décalage entre les principaux pics saisonniers enregistrés (Figure 35). Ce décalage peut être de plusieurs mois, comme entre Amv-1 et Amv-4 (Figure 42). Les naissances des bisons d'Amvrosievka apparaissent donc saisonnières, mais peut-être légèrement décalées, comme cela

est le cas des bisons actuels ne vivant pas sous les mêmes conditions environnementales (*cf.* Chap. II). Une différence de plus de 4‰ entre les premières valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ enregistrées par ces individus (Figure 41 et Figure 42) semble confirmer une distinction temporelle ou spatiale de l'enregistrement des signatures isotopiques pour ces spécimens.

Plusieurs enregistrements de $\delta^{18}\text{O}$ rapportées aux classes d'âge B et C (comme Amv-1 ou Amv-22) montrent 4 pics saisonniers. Cela correspond à 1,5 cycle annuel de formation de la couronne dentaire. Quelques individus (comme Amv-4) semblent montrer 5 pics saisonniers, correspondant à 2 cycles annuels de minéralisation de l'émail (Figure 35 et Figure 42). Selon des radiographies de mandibules d'individus d'âge connu, les couronnes des M_3 de bisons américains actuels (*B. bison bison*) sont estimées se minéraliser sur une durée de 15 à 18 mois, entre l'âge de 8-9 mois et 2 ans environ (Gadbury *et al.*, 2000 ; Higgins & MacFadden, 2004 ; Niven *et al.*, 2004). Nos analyses montrent que cette durée est un peu plus importante pour *B. priscus*, l'émail de la couronne se minéralisant en effet sur une période 18 à 24 mois environ.

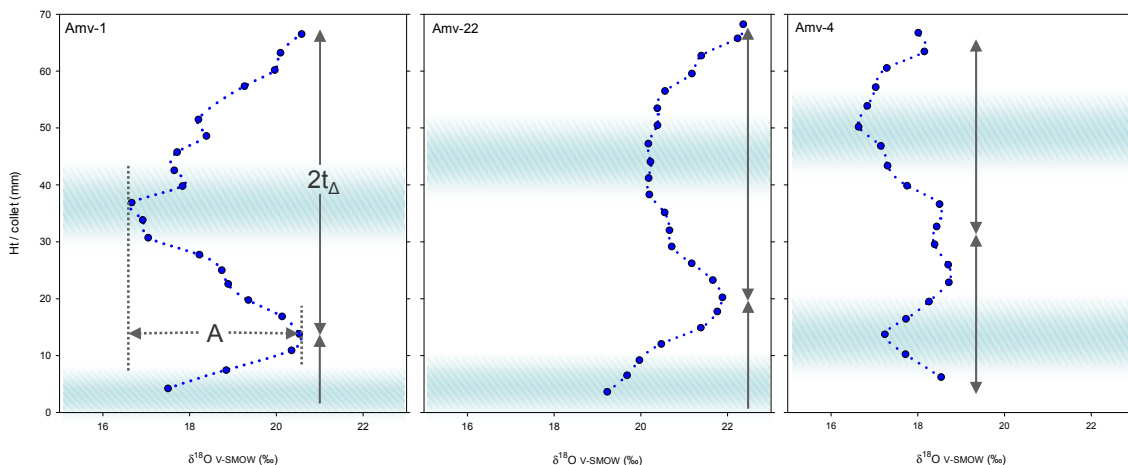


Figure 42 : Variations intra-individuelles en $\delta^{18}\text{O}$ de Amv-1, Amv-22 et Amv-4. Les zones ombrées correspondent aux saisons froides enregistrées, les doubles flèches à un cycle complet (un an), les flèches simples à un cycle incomplet (A = amplitude du signal isotopique, t_{Δ} = longueur de croissance de l'émail).

Si l'on compare le taux de croissance de l'émail de ces individus, celui-ci est d'environ 52 mm/an ($t_{\Delta} = 26$ mm) pour Amv-1, de 48 mm/an pour Amv-22 alors qu'il est seulement de 36 mm/an pour Amv-4. Un taux de croissance plus lent entraîne une atténuation plus importante de

l'amplitude (A) du signal isotopique (Kohn, 2004), cela semble être le cas pour les spécimens étudiés : $A(\text{Amv-1}) = \sim 3,9\text{‰}$; $A(\text{Amv-22}) = \sim 1,9\text{‰}$; $A(\text{Amv-4}) = \sim 1,4\text{‰}$ (amplitudes moyennes). Une légère variation du temps de minéralisation entraînant une variation de l'amplitude des signaux enregistrés est donc également à considérer.

III-4-3-4. Saison de mort

Si l'estimation de la saison de naissance des herbivores peut être délicate du fait des dépôts successifs d'émail sur la partie haute de la couronne (du moins pour les M_3), l'estimation de la saison de mort des individus dont l'émail est en cours de minéralisation est possible puisque celle-ci est arrêtée au moment de la mort de l'individu (Balasse, 2002). En d'autres termes, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail en cours de croissance (*i.e.* à la base de la couronne) informent directement sur la saison de mort des individus. Certains spécimens d'Amvrosievka sont dans ce cas et peuvent donc nous informer sur leur saison de mort. Celle-ci est fondamentale pour la restitution de la paléoéthologie au moment de la mort des individus, puisque selon les saisons, les structures sociales des groupes et l'état physique des animaux sont différents (*cf.* Chap. II). En contexte archéologique, cela informe directement sur les modalités d'acquisition et d'exploitation d'un taxon.

Le spécimen Amv-20 correspond à une M_3 vierge présentant une couronne en cours de croissance, vraisemblablement non sortie de la mandibule. De plus, lors des tous premiers stades d'éruption et d'usure, la base des molaires (couronne et racine) n'est pas totalement formée (Brugal & David, 1993). Les individus Amv-19, 21 et 23 présentent un tout début d'usure des facettes I et II et sont rapportées au stade 1 (Annexe 1). L'aspect de surface de l'émail (irrégulier) et sa texture "molle" lors du prélèvement, des racines en début de formation et une hauteur de couronne légèrement plus petite que pour des dents un peu plus "matures", confirment que ces dents sont en cours de minéralisation sur une faible hauteur à la base de leur couronne. Il est donc possible d'estimer la saison de mort de ces quatre individus.

Ainsi, Amv-20 présente à la base de la couronne des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ correspondant à la fin de l'hiver ou au printemps, Amv-21 et 23 à l'hiver et Amv-19, soit à la fin de l'hiver, soit au début du printemps (Figure 35, p. 101). Ces quatre individus provenant du *bone bed* et du campement,

attestent donc que les bisons sont morts entre la fin de la mauvaise saison et le début de la bonne saison. À cette période de l'année, les mâles sont séparés des groupes mixtes et les individus sont en mauvaise condition physique, particulièrement les femelles gestantes ou allaitantes (cf. Chap. II).

III-4-3-5. Des enregistrements isotopiques distincts ?

La variabilité du temps de minéralisation de l'émail mise en évidence précédemment, est au moins en partie à l'origine de schémas distincts des variations intra-individuelles de $\delta^{18}\text{O}$. Les dernières valeurs enregistrées par Amv-1, 3, 5 à 9, 11, 18, 21, 22 et 26 correspondent aux valeurs basses de $\delta^{18}\text{O}$. Les autres individus enregistrent quant à eux des valeurs plus hautes de $\delta^{18}\text{O}$ à la base de la couronne. Nous avons séparé ces enregistrements selon ces deux tendances, nommées respectivement groupes 1 et 2 (Figure 43). Toutes les classes d'âge sont représentées dans chacun des deux groupes.

Les enregistrements rapportés aux groupes 1 et 2 sont particulièrement différents, notamment à la base de la couronne. Ceux du premier groupe présentent en effet une grande variation interindividuelle des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (de l'ordre de 4,6‰ selon les moyennes des 3 premiers prélèvements de chaque individu), alors que ceux rapportés au second groupe, présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ très similaires (amplitude de 1,3‰).

Pour le groupe 1, les enregistrements des différents individus apparaissent variables en $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$. Les valeurs de strontium sont particulièrement stables, s'insérant, à l'exception d'Amv-26, dans la gamme de variation « territoriale ». Deux hypothèses sont possibles :

- soit ces individus étaient dispersés enregistrant ainsi différents signaux isotopiques en $\delta^{18}\text{O}$, mais sur des territoires géologiquement identiques (d'où l'apparente homogénéité des valeurs de Sr) ;
- soit, ils ont subi des conditions environnementales différentes au moment de la formation de leurs couronnes, traduisant ainsi des enregistrements diachroniques.

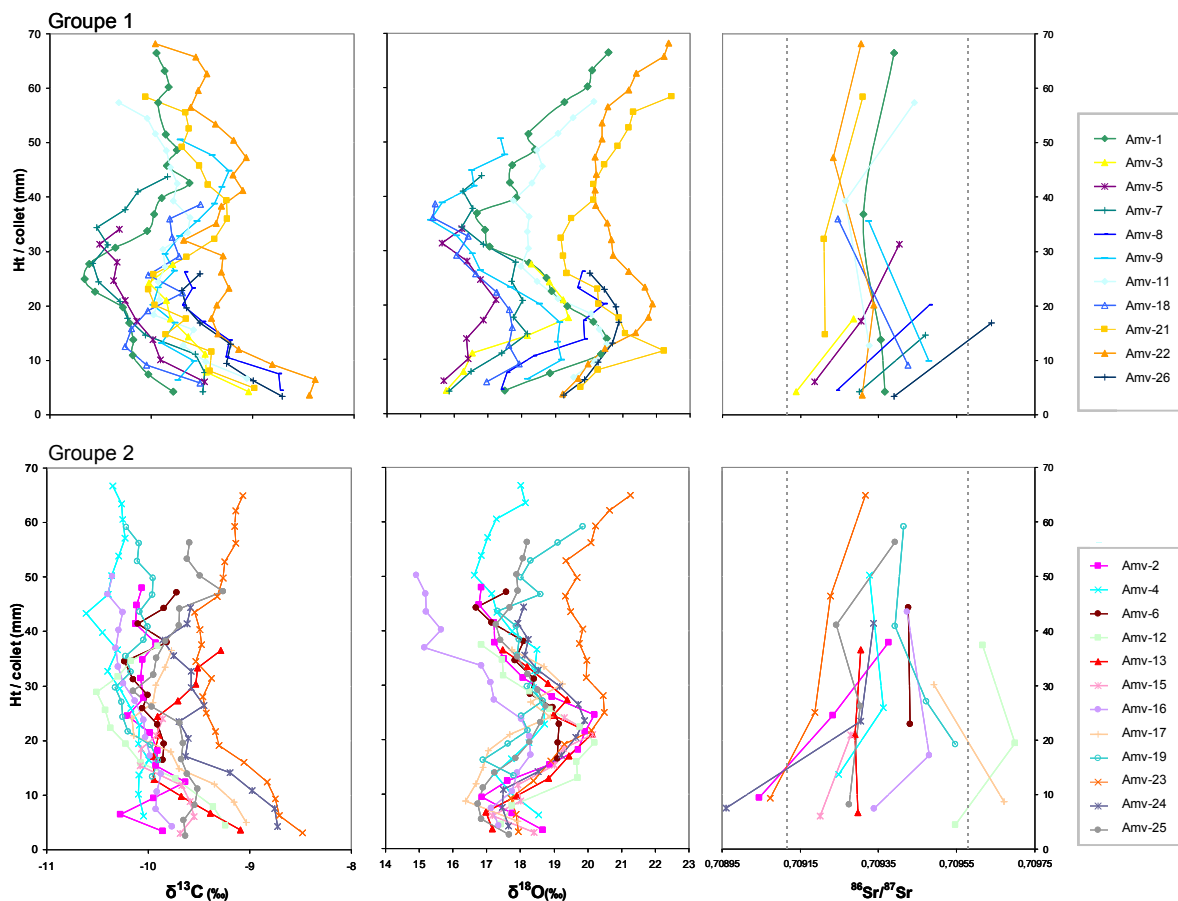


Figure 43 : Variations intra-individuelles en $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ des individus rapportées aux groupes 1 et 2.

Dans le groupe 2, les signaux de $\delta^{18}\text{O}$ sont très homogènes entre les différentes classes d'âges (à l'exception peut-être de Amv-16 et 23), laissant à penser qu'ils résultent d'une même histoire isotopique. Cela indiquerait qu'ils ont subi des conditions très similaires qui pourraient être liées : soit à des conditions de vie plus grégaires comparativement au groupe 1, soit à la répétition de conditions climatiques identiques, notamment au cours de plusieurs hivers, si leurs enregistrements ne sont pas « synchrones ». Toutefois pour une partie d'entre eux, cela est contredit par la variabilité enregistrée par le strontium et marquée, une fois encore, à la base de la couronne. Cela laisse donc à penser que les individus ont enregistré un signal climatique ($\delta^{18}\text{O}$) commun mais un signal géologique différent (Sr). Il nous faut alors envisager que ces individus n'ont, du moins dans la partie basse de leur couronne, pas tous « vécu ensemble ».

Si le temps variable de minéralisation de l'émail, est au moins en partie à l'origine des différences observées entre les deux groupes, il nous faut également considérer plusieurs hypothèses. Ceci pourrait refléter :

- soit une différence chronologique ou inter-populationnelle,
- soit une différence d'apports nutritifs (liée à un stress environnemental ou à des facteurs comportementaux),
- ou encore, une différence entre mâles et femelles, avec ou sans veaux, dont la croissance serait ralentie pour les premières (stress physiologique).

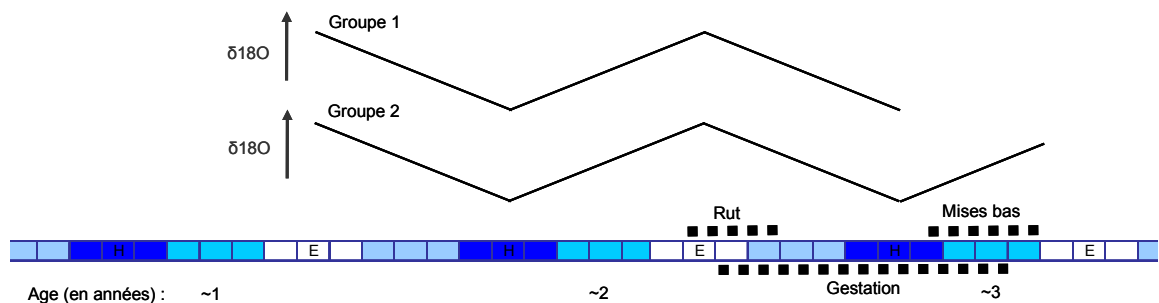


Figure 44 : Essai de mise en parallèle des enregistrements de $\delta^{18}\text{O}$ des groupes 1 et 2 et du cycle naturel des bisons actuels (H : saison hivernale ; E : saison estivale).

Les M_3 des bisons étudiés restituent des variations isotopiques vraisemblablement enregistrées entre l'âge de 12-15 mois et 3 ans environ (Figure 44). Chez les bisons actuels, les jeunes mâles quittent les groupes mixtes dans leur 3^{ème} année, alors que les femelles donnent généralement naissance à leur premier veau vers 3 ans (Figure 44). Est-ce ce changement de lieu des mâles qui est enregistré (par les variations de Sr) à la base de la couronne ? Est-ce le stress physiologique de la gestation qui entrainerait un temps de minéralisation plus long chez les individus du groupe 2 ? Ou est-ce que les individus du groupe 2 traduisent des mises-bas plus précoces (dès 2 ans), comme cela a été observé pour certaines bisons modernes, ce qui permettrait d'expliquer le taux de croissance également plus lent sur la partie haute de la couronne, du moins pour certains individus ?

Contrairement aux M_1 et aux M_2 , il n'est pas possible d'identifier le sexe des individus étudiés à partir des mesures des M_3 (Helmer & Monchot, 2006). Nous ne pouvons donc pas vérifier la possibilité qu'il s'agisse d'une différence liée au sexe des individus considérés. Par contre, à

partir des valeurs moyennes, il est possible de vérifier si des différences significatives sont à noter entre les spécimens. En effet, les différences d'amplitude des signaux précédemment mis en évidence ne changent pas les valeurs moyennes enregistrées (Kohn, 2004). À partir de celles-ci il nous est donc possible d'établir des corrélations entre différents individus de la cohorte étudiée.

III-4-3-6. Comparaison interindividuelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$

Si l'on considère les valeurs moyennes par cycle annuel (Figure 45), les variations des teneurs en strontium semblent augmenter lorsque les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont basses et diminuer lorsque ces dernières sont plus hautes ($R'=-0,7$; $P=0,01$; $N=13$). La corrélation est plus faible lorsque l'on compare les valeurs moyennes annuelles de $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ($R'=-0,5$; $P=0,05$; $N=13$) mais semble indiquer la même tendance. Lorsque l'on considère les moyennes générales pour chaque individu les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ ne sont pas corrélées aux valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ($P>0,05$). Par contre, selon les moyennes annuelles et les moyennes individuelles, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont plus élevées lorsque les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ augmentent et inversement (respectivement : $R'=0,8$; $P=0,002$; $N=13$ et $R'=0,6$; $P=0,0009$; $N=23$) (Figure 45).

Selon les valeurs individuelles moyennes et par cycle annuel certaines dents (Amv-21, 22, 23 et 26) présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$ systématiquement plus hautes que les autres (Figure 45). Ceci pourrait indiquer un environnement plus chaud ou une aridité plus marquée pour ces individus. Ces mêmes individus, ainsi que Amv-8 et 24 présentent également des valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ moins négatives. Sans datation relative (*cf.* Chap. I pour le contexte stratigraphique), il n'est pas possible de savoir si ces différences correspondent à des changements de température au cours du temps ou à des animaux ayant vécu dans des régions plus chaudes. Les valeurs de Sr identiques (à l'exception d'Amv-26), en comparaison aux autres individus, tendraient à confirmer la première hypothèse (Figure 45).

Notons également que Amv-12, 17 et 26 présentent des valeurs de strontium plus hautes que l'ensemble des autres individus (Figure 45).

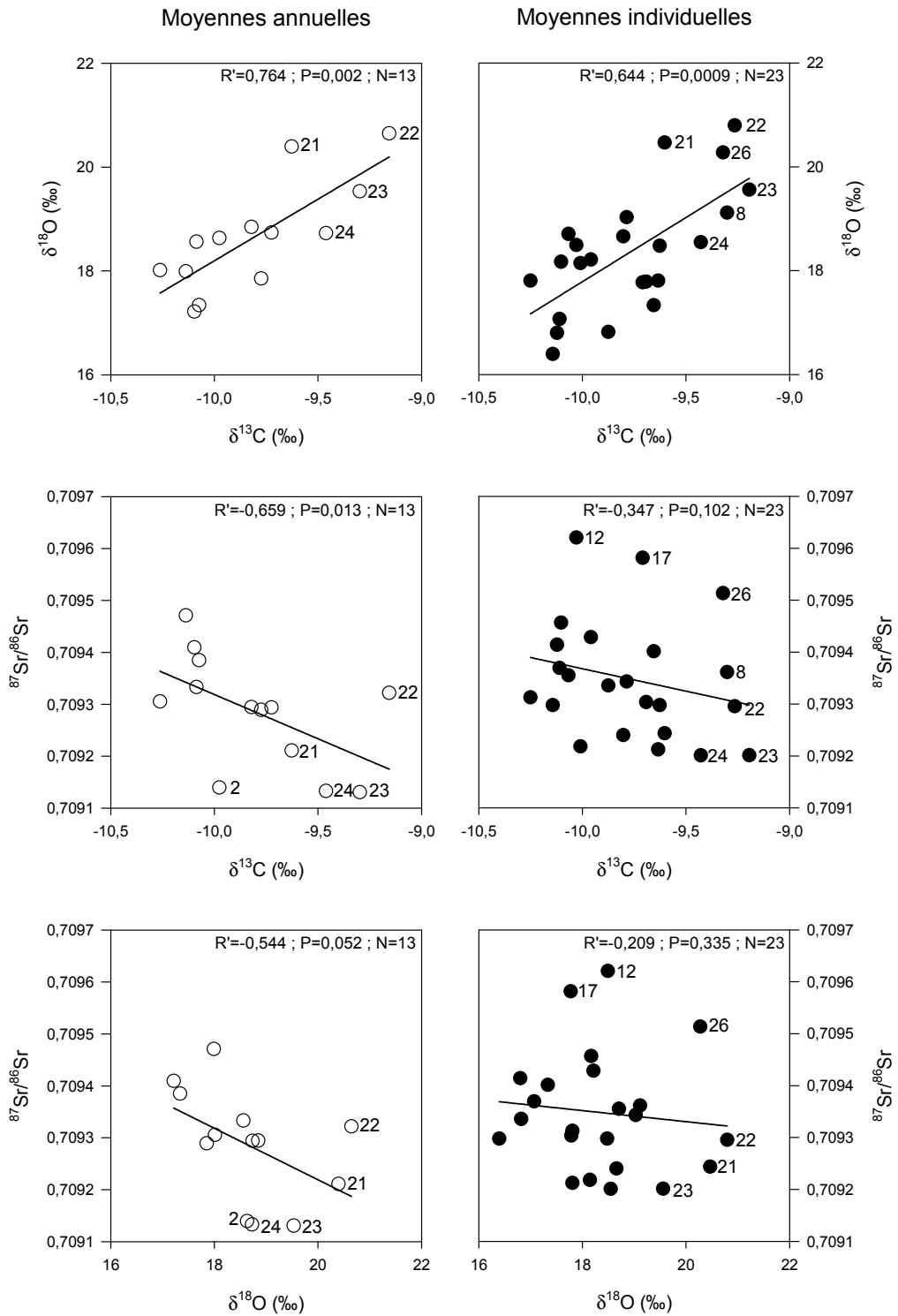


Figure 45 : Comparisons des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ selon les moyennes pour un cycle annuel de formation des M_3 et selon les valeurs moyennes générales individuelles.

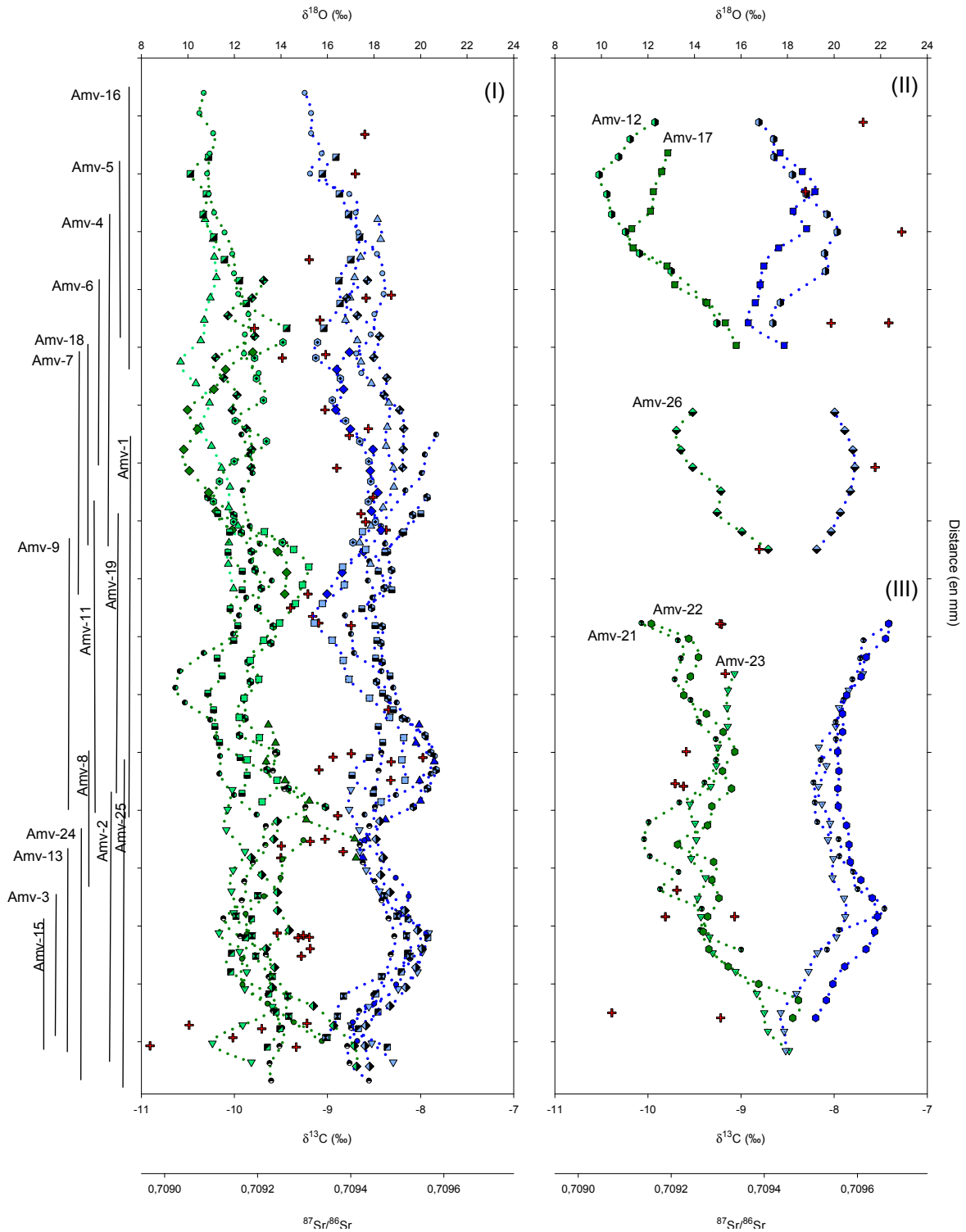


Figure 46 : Essai de regroupement des variations intra-individuelles des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ (en vert), $\delta^{18}\text{O}$ (en bleu) et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (croix rouges).

Lorsque l'on tente de regrouper les graphes des variations intra-individuelles, selon les variations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, les tendances observées se confirment. Trois groupes ont pu ainsi être différenciés, que nous dénommons groupes I, II et III (Figure 46). La majorité des individus présentent des enregistrements très similaires, nous permettant de les regrouper sur un même graphe (groupe I). Seuls Amv-12, 17 (groupe II) et 26 ainsi que Amv-21, 22 et 23 (groupe III), présentent des enregistrements significativement différents, comme cela a été mis en évidence par les valeurs moyennes de ces individus (et selon les valeurs intra-individuelles par cycle annuel pour les trois derniers⁴⁰) (Figure 45). Notons que l'individu Amv-26 présente un schéma de variation intermédiaire entre les groupes II et III : son schéma de variation en $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$ le rapprochant du groupe III et ses teneurs en $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, du groupe II.

Il est donc possible de différencier trois cohortes isotopiquement distinctes. Ces cohortes correspondent-elles à trois troupeaux différents ayant été abattus en trois épisodes distincts ? À des individus, qui du fait de leurs différences d'âge, ont enregistré différentes périodes de l'histoire isotopique d'un même troupeau ? À des individus provenant de différentes origines mais correspondant à un seul troupeau ?

Les différences isotopiques observées ne présentent aucun regroupement notable par rapport à leur distribution spatiale (tant horizontale que verticale) dans le site. Amv- 12, 17, 26 (groupe II et II/III) et 21, 22, 23 (groupe III) proviennent de plusieurs décapages de la zone centrale du site d'abattage (Tableau 12). De plus, les individus Amv-21, 22 et 23 sont tous rapportés à la classe d'âge B, et les individus Amv-12, 17 et 26 aux classes D et E. Le groupe principal (groupe I), inclut des individus des classes B, C, D et E (Tableau 12), sans regroupement particulier en fonction de l'âge (Figure 46). En prenant en considération les âges et l'éthologie des bisons modernes (*cf. supra*), nous pouvons donc considérer qu'au moins deux cohortes sont représentées.

⁴⁰ Afin de comparer statistiquement les spécimens, nous avons utilisé les valeurs intra-individuelles annuelles. Lorsque la couronne était trop usée pour distinguer un cycle annuel complet, les valeurs n'ont pas été considérées. Les tests utilisés (Kruskal-Wallis et Mann-Whitney) montrent que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ d'Amv-21, 22 et 23 ne sont pas significativement différentes. Il en est de même pour les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ d'Amv-22 et 23. Les valeurs d'Amv-2 et 24 ne sont, par contre, pas significativement différentes des individus rapportés au groupe I. Compte tenu du faible nombre de valeurs de Sr par cycle annuel (n=2), il ne nous a pas été possible de tester statistiquement les groupes observés.

Site	Zone & décapage	N° lab.	Groupe d'âge	Temps miné.	Schéma de var.	moyennes générales			moyennes annuelles			
						$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	
bone bed	WE-IV	Amv-1	C	1	I	-10,1	18,7	0,70936	-10,1	18,6	0,70933	
	WE-IV	Amv-2	C	2	I	-10,0	18,1	0,70922	-10,0	18,6	0,70914	
	WE	Amv-3	E	1	I	-9,6	17,8	0,70921				
	WE-VIII-XII	Amv-4	C	2	I	-10,3	17,8	0,70931	-10,3	18,0	0,70931	
	WE-VI	Amv-5	D	1	I	-10,1	16,4	0,70930				
	CE-II-III	Amv-6	D	2	I	-10,0	18,2	0,70943				
	CE-I	Amv-7	D	1	I	-10,1	17,1	0,70937	-10,1	17,3	0,70939	
	CE-II-III	Amv-8	?	1	I	-9,3	19,1	0,70936				
	CE-I	Amv-9	D	1	I	-9,7	17,3	0,70940				
	CE-II-III	Amv-11	C	1	I	-9,8	19,0	0,70934	-9,8	18,8	0,70929	
	CE-II	Amv-12	D	2	II	-10,0	18,5	0,70962				
	CE-II	Amv-13	D	2	I	-9,6	18,5	0,70930	-9,7	18,7	0,70929	
	CE-I	Amv-14	D	-	-	(-9,7)	(16,4)	(0,70938)				
	CE-II	Amv-15	E	2	I	-9,8	18,7	0,70924				
	CE-II	Amv-16	C	2	I	-10,1	16,8	0,70941	-10,1	17,2	0,70941	
	CE-I	Amv-17	D	2	II	-9,7	17,8	0,70958				
	CE-VIII-XII	Amv-20	A	-	-	-9,6	19,6	0,70921				
	CE-II-III	Amv-21	B	1	III	-9,6	20,5	0,70924	-9,6	20,4	0,70921	
	CE-II	Amv-22	B	1	III	-9,3	20,8	0,70930	-9,2	20,6	0,70932	
	CE-II-III	Amv-23	B	2	III	-9,2	19,6	0,70920	-9,3	19,5	0,70913	
	CE-II	Amv-24	D	2	I	-9,4	18,5	0,70920	-9,5	18,7	0,70913	
	CE-II	Amv-25	C	2	I	-9,7	17,8	0,70930	-9,8	17,9	0,70929	
	CE-II	Amv-26	E	1	II/III	-9,3	20,3	0,70951				
	Camp.	C-I	Amv-18	D	1	I	-9,9	16,8	0,70934			
		C-I	Amv-19	B	2	I	-10,1	18,2	0,70946	-10,1	18,0	0,70947

Tableau 12 : Valeurs moyennes et par cycle annuel des individus, les groupes établis en fonction des schémas de variations intra-individuels ont été reportés. Les valeurs en gras indiquent les données pour lesquelles les groupes II et III ont été établis. Pour comparaison, les groupes établis en fonction du temps de minéralisation ont été précisés (WE : zone ouest, CE : zone centrale).

Ainsi, compte tenu des différences en $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, pour des individus appartenant aux mêmes classes d'âge (particulièrement la classe B), il est fort probable que l'assemblage étudié corresponde à des cohortes distinctes (au moins deux) et qu'il soit le résultat de plusieurs

abattages. L'absence de distinction stratigraphique notable confirme qu'il correspond à un palimpseste.

III-5. Conclusions

Les résultats obtenus sur les 25 bisons échantillonnés sont particulièrement pertinents. Ils mettent en évidence l'utilité d'une part, de coupler les analyses de différents tissus osseux, et d'autre part, de considérer les variations intradentaires de différents isotopes, permettant d'affiner les interprétations paléobiologiques intra et interindividuelles.

Ainsi, l'examen des variations de $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail dentaire des bisons d'Amvrosievka restitue des cycles saisonniers. Couplé avec l'analyse des variations des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ et en $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, il nous a été possible d'émettre des hypothèses sur l'histoire alimentaire et le territoire exploité par les individus considérés. Certains points mériteraient d'être plus approfondis, notamment la caractérisation du strontium disponible régionalement, afin de restituer plus clairement l'histoire « spatiale » de ces individus.

Du point de vue paléo-alimentaire et paléo-environnemental, les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des collagènes et de la bioapatite et en $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes des bisons ont mis en évidence une grande homogénéité entre les spécimens échantillonnés, attestant de la consommation de plantes en C_3 de milieu ouvert, dans un environnement de type prairie ou toundra, sous un climat tempéré à froid. L'étude des variations intra-individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ pourrait toutefois attester une consommation ponctuelle de lichens en hiver.

Du point de vue paléobiologique, le temps de minéralisation des couronnes apparaît plus long chez *B. priscus* comparativement aux bisons américains modernes. L'origine de cette différence reste à déterminer. Nous avons également noté un schéma de variation particulier à la base de la couronne. Il ne nous a pas été possible d'identifier un tel schéma dans la littérature. Aussi, ce type d'observations gagnerait à être comparé à des populations modernes sauvages

(statistiquement représentatives), pour lesquelles le sexe, l'âge et l'histoire de chaque individu sont connus⁴¹.

Les variations intradentaires des teneurs en $\delta^{18}\text{O}$ des bisons d'Amvrosievka ont une amplitude de même ordre que celles observées pour des animaux qui passent l'année dans un même endroit et enregistrent les variations isotopiques saisonnières locales. Associées à des variations des ratios $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ peu prononcées (et non répétitives entre les cycles saisonniers, n'indiquant donc pas un aller-retour vers des territoires définis), celles-ci témoignent d'un comportement non migrateur des bisons d'Amvrosievka. La probable consommation ponctuelle de lichen apparaîtrait alors comme un autre indicateur de leur « sédentarité », attestant une restriction de la nourriture localement disponible en hiver.

Aucune différence significative n'est à signaler entre les teneurs isotopiques des collagènes et de la bioapatite des individus provenant du campement, comparativement à ceux provenant du *bone bed*. Cela suggère que ceux-ci s'intègrent dans un même contexte d'occupation et confirme les résultats des études du matériel lithique, indiquant une grande homogénéité typo-technologique entre les deux sites. En l'absence de remontages réalisés entre les assemblages lithiques du campement et du site d'abattage, leur stricte contemporanéité reste toutefois supposée.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ et $\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$ interindividuelles s'insèrent dans la variabilité intrapopulationnelle de grands herbivores sauvages pléistocènes et holocènes. De plus, l'écart type des valeurs moyennes individuelles de $\delta^{18}\text{O}$ est inférieur à 2‰. Ceci peut indiquer une absence de mélange d'individus provenant de lieux différents (pouvant être le signe de migrations) ou correspondant à des périodes de temps distinctes (Koch *et al.*, 2004). Toutefois, lorsque l'on compare les variations intra-individuelles de $\delta^{18}\text{O}$, mais également les variations intra-individuelles de $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, des individus semblent se distinguer des autres. En effet, au sein des individus du *bone bed*, la présence de deux cohortes distinctes (en $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) a été mise en évidence. Celles-ci pourraient attester différents épisodes d'abattage au sein de l'assemblage faunique. Les naissances des bisons d'Amvrosievka qui apparaissent saisonnières mais peut-être légèrement décalées, comme cela est le cas des bisons actuels lorsque

⁴¹ Comme cela fut réalisé par K. Britton *et al.* (2009) pour les variations intra-dentaires de $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de cinq caribous actuels.

ceux-ci ne vivent pas sous les mêmes conditions environnementales, pourraient confirmer la présence de plusieurs cohortes. Ces différents éléments attestent donc que les individus étudiés correspondent à plusieurs « groupes » d'une même métapopulation.

Chapitre IV.

Étude archéozoologique :

ce qui a été chassé, moins quelques éléments...

De nombreuses interprétations ont été proposées quant à la fonction du gisement d'Amvrosievka. Selon les auteurs, le *bone bed* consisterait en une zone à fonction rituelle (Boriskovsky, 1953, 1993) ou un site d'abattage, avec une occupation soit unique (abattage en masse) (Pidoplichko, 1953, 1956), soit multiple (Efimenko, 1953 ; Leonova & Min'kov, 1987). En outre, selon N. Leonova et E. Min'kov (1987) ainsi que V. Stanko (1999), le *bone bed* aurait différentes fonctions selon l'endroit : espace de dépeçage vs espace à fonction rituelle. S'il est aujourd'hui généralement admis que celui-ci corresponde à un site d'abattage récurrent (attendant à un campement temporaire), la question de la saisonnalité des abattages reste ouverte.

Selon I. Pidoplichko (1953, 1956), les abattages auraient eu lieu au printemps-été, alors que V. Bibikova (1950) propose l'automne. Diverses analyses ont été menées ces dernières années sur les vestiges osseux provenant du *bone bed*, notamment dans le but de déterminer la ou les saisons d'occupation du site. Selon les travaux réalisés par N. Belan (Krotova & Belan, 1993) et A. Starkin (1999), un abattage hivernal a pu avoir eu lieu ; l'étude de L. Todd montra également la présence d'abattages au cours de l'hiver mais également de l'automne et du printemps (Krotova, 2003a ; Todd, *in press*).

Notre étude est la première à considérer l'ensemble du matériel faunique provenant des différents niveaux de décapage du secteur ouest du *bone bed*. Une partie de ce matériel fit déjà l'objet de plusieurs analyses fauniques, notamment les vestiges présentant des stries de boucherie ou de fracturation (Krotova & Snizhko, 1993 ; Krotova & Snizhko, 1996 ; Snizhko, 2001) ainsi qu'une partie du matériel dentaire et osseux (Krotova & Belan, 1993 ; Todd, *in press*). Les ossements issus des fouilles de 1979, 1992, 1993 et 2007 n'avaient pas encore été étudiés dans leur intégralité. Aussi, cette étude permet, d'une part, de considérer ce matériel inédit, mais également de le replacer au sein de l'ensemble du niveau archéologique du *bone bed*.

IV-1. Principes théoriques et méthodes d'étude

Cette étude archéozoologique comporte plusieurs axes de recherche complémentaires dans leurs méthodes et leurs finalités.

L'étude taphonomique réalisée sur l'ensemble du matériel de la zone ouest du *bone bed* a pour but de mettre en évidence l'histoire pré- et post-dépositionnelle de l'assemblage, depuis son dépôt jusqu'à son observation.

L'étude palethnographique a pour finalité de caractériser le (ou les) mode d'acquisition et de traitement des bisons. Ainsi, nous avons pour objectif de vérifier si l'assemblage osseux est le résultat de plusieurs abattages et si ceux-ci furent ou non saisonniers. Pour ce faire, différents outils archéozoologiques permettent de déterminer le nombre, l'âge et le sexe des individus abattus. De plus, l'étude de la représentation relative des différents éléments anatomiques et des traces d'origine anthropique, résultant des activités de boucherie et/ou de consommation, permet de restituer le(s) mode(s) de découpe, de transport potentiel et de consommation des carcasses animales. De nombreux paramètres influencent les choix cynégétiques et les modes de traitement des carcasses. Ces facteurs peuvent être « naturels » ou « culturels » (Lyman, 1994b) :

Facteurs naturels :

- Proie : taxon, classe de taille, âge et sexe de l'animal, état sanitaire ;
- Mode d'acquisition :
 - charognage : état de la carcasse (fraîche vs rance, complète vs partielle) ;
 - chasse : nombre d'animaux abattus, nombre de personnes présentes, type de site d'abattage (localisation, accessibilité, conditions géologiques et géographiques) ;
- Relations spatiales entre les sites d'abattage, d'habitat et de traitement ;
- Moment de la journée : température / temps (climat), temps restant avant la fin du jour ;
- Saison : température, précipitations (type et quantité) ;
- Besoins alimentaires : besoins nutritionnels immédiats vs à long terme.

Facteurs culturels :

- Technologie : disponible vs utilisée, outils préparés vs opportunistes ;
- Préférences « gustatives » ;
- Préparation et consommation : taille des contenants, mode de conservation (lorsqu'il existe), stockage, etc.
- Groupe ethnique impliqué : rituel, unité familiale présente sur le site d'abattage vs famille présente sur le site d'habitat, chasse sélective.

Les différentes informations obtenues lors de cette étude archéozoologique seront donc finalement confrontées aux données résultant des autres méthodes employées (*cf.* Chap. V), afin

de mettre en évidence les comportements de subsistance des épigravettiens des steppes orientales. Nous discuterons notamment du caractère spécialisé, orienté ou plus opportuniste de la chasse au bison au sein de l'économie Épigravettienne.

IV-1-1. Préparation et enregistrement du matériel

L'ensemble du matériel faunique a dû être reconditionné dans des sacs mini-grips, annotés des identifiants (année de fouille, carré, décapage) ainsi que du nombre d'ossements qu'ils contiennent. La saisie des données, préalablement réalisée sur papier, a été retranscrite dans une base de données informatique. Tous les ossements ne possédant pas un numéro propre, nous avons également attribué à chacun un numéro d'inventaire. Pour des raisons de temps, ils n'ont pu être marqués sur chaque ossement et constituent donc une numérotation uniquement informatique. Certains fragments non identifiés provenant de la même entité stratigraphique (année de fouille, décapage et carré) ont été considérés sous le même numéro d'inventaire mais étudiés séparément (métriquement et taphonomiquement).

Le matériel fut enregistré comme suit :

Site	Année	Décapage	Carré	N° d'enregistrement	N° d'inventaire
A	92	VI	3A	N12	4296

L'enregistrement est reporté sous la forme : A92(VI)-3A-N12(4296). Lorsqu'un numéro d'inventaire a été attribué lors d'une étude précédente, il a été différencié par le signe #.

Lorsque cela fut possible, nous avons assigné une classe de taille aux fragments d'os longs non déterminables anatomiquement ou seulement taxonomiquement, en tenant compte de l'épaisseur de l'os cortical et de la courbure de la diaphyse.

L'ensemble du matériel non déterminé a été mesuré au centimètre près, puis regroupé par classe de taille. Les fragments de diaphyses d'os longs ont été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse, avec une précision au millimètre.

IV-1-2. Identification anatomique et taxinomique

La première étape d'une étude archéozoologique consiste en l'identification anatomique et spécifique de chaque ossement. Pour cela, nous nous sommes reportée aux atlas ostéologiques et aux ouvrages de référence (Lavocat, 1966 ; Schmid, 1972 ; Pales & Lambert, 1979 ; Pales & Garcia, 1981 ; Barone, 1986 ; McGuaig Balkwill & Cumbaa, 1992). Quelques pièces problématiques ont été comparées aux collections de faunes actuelles et fossiles du département de paléontologie de l'Institut des Sciences d'Ukraine à Kiev.

La nomenclature anatomique utilisée dans cette présente étude est celle de R. Barone (1986).

IV-1-3. Estimation de l'âge et détermination du sexe

Des mesures ostéométriques ont été réalisées de façon systématique. Elles sont basées sur les conventions établies par A. Von den Driesch (1976) et J. Speth (1983) pour les os du squelette postcrânien. Chez le bison, le dimorphisme sexuel étant très prononcé, ces mesures ont pour but de nous permettre d'identifier le sexe des spécimens étudiés (Speth, 1983 ; Guthrie, 1990 ; Farizy *et al.*, 1994 ; Starkin, 1999). Pour le matériel dentaire, les mesures réalisées ont suivi la méthodologie de P. Auguste (1995), développée d'après Slott-Moller (1990). L'ensemble des mesures a été effectué à l'aide d'un pied à coulisse digital avec une précision au dixième de millimètre.

Deux études ont mis en évidence les limites inhérentes aux méthodes d'estimation de l'âge (dentaire) pour les bisons, particulièrement à ce qui a trait à la saisonnalité⁴² (Whittaker & Enloe, 2000 ; Walde, 2006). Nous avons privilégié différentes méthodes afin d'estimer l'âge d'abattage des individus étudiés. La confrontation et la discussion des résultats obtenus grâce à ces méthodes seront réalisées.

⁴² « *Archaeologists have based their justifications for their bison age classes upon the results of possibly incorrect analyses from other sites, which in turn were based upon work from earlier sites, without ever anchoring their data on direct age from modern, known-age bison. [...] current age or seasonality assignments based upon dentition are incorrect [...], we baselessly assume we know how to determine the age and season of kill bison.* » (Whittaker & Enloe, 2000 : 116 - 118).

Pour les jugales, nous avons utilisé une méthode permettant de déterminer un âge à partir des hauteurs de couronne des dp_4 , P_4 , M_1 , M_2 et des M_3 . Cette méthode basée sur l'utilisation d'une formule quadratique (la formule de Klein-Spinage), nécessite de disposer d'un certain nombre de paramètres, notamment la hauteur d'une dent complète non usée ainsi que de son âge d'éruption (Klein, 1982 ; Brugal et David, 1999). La méthode de Klein-Spinage se calcule selon les formules suivantes :

Dents déciduales : $AGE = AGE_s + 2AGE_s (CH/CH_o) + AGE_s (CH^2/CH_o^2)$

Dents permanentes : $AGE = AGE_m - 2(AGE_m - AGE_e) (CH/CH_o) + (AGE_m + AGE_e) (CH^2/CH_o^2)$

Avec : AGE_s : âge auquel une dent déciduale tombe

AGE_e : âge auquel une dent permanente sort

AGE_m : espérance de vie de l'espèce (longévité écologique potentielle)

CH : hauteur de la couronne au moment de la mort de l'individu

CH_o : hauteur de la couronne quand elle est entièrement formée et non usée.

La méthode des stades d'usure dentaire des dp_4 , P_4 , M_1 , M_2 et M_3 établie par A. Grant (1982) pour le bœuf domestique a également été appliquée (Figure 47). Cette méthode permet d'assigner à chaque dent un score (TWS) selon son stade d'éruption et d'usure. Pour les séries dentaires, les scores de chaque dent sont additionnés (NWS). Les TWS et NWS permettent ensuite d'estimer l'âge par comparaison avec les données publiées pour des individus d'âge connu (Ducos, 1968 ; Lepetz, 1996). Un même stade d'usure peut être rapporté à des âges très différents, aussi la précision de cette méthode est très relative pour les dents isolées et correspond à un âge moyen (Lepetz, 1996).

Une autre méthode considérant les stades d'éruption combinés aux stades d'usure a également été utilisée. Elle est basée sur les travaux de C. Reher et G. Frison (1980) (*in* Brugal & David, 1993) sur les vestiges de *Bison bison bison* du site de Vore Buffalo Jump (Préhistoire récente, Wyoming). Cette méthode prend notamment en compte l'étude détaillée des premiers stades d'usure des facettes des molaires inférieures, permettant d'obtenir une estimation relativement précise de l'âge des individus âgés de moins de 4,5 ans. Pour les individus plus âgés, nous avons considéré les données publiées par L. Todd et J. Hoffman (1987). L'estimation de l'âge est alors moins précise que pour celle des individus de 0 à 4,5 ans.

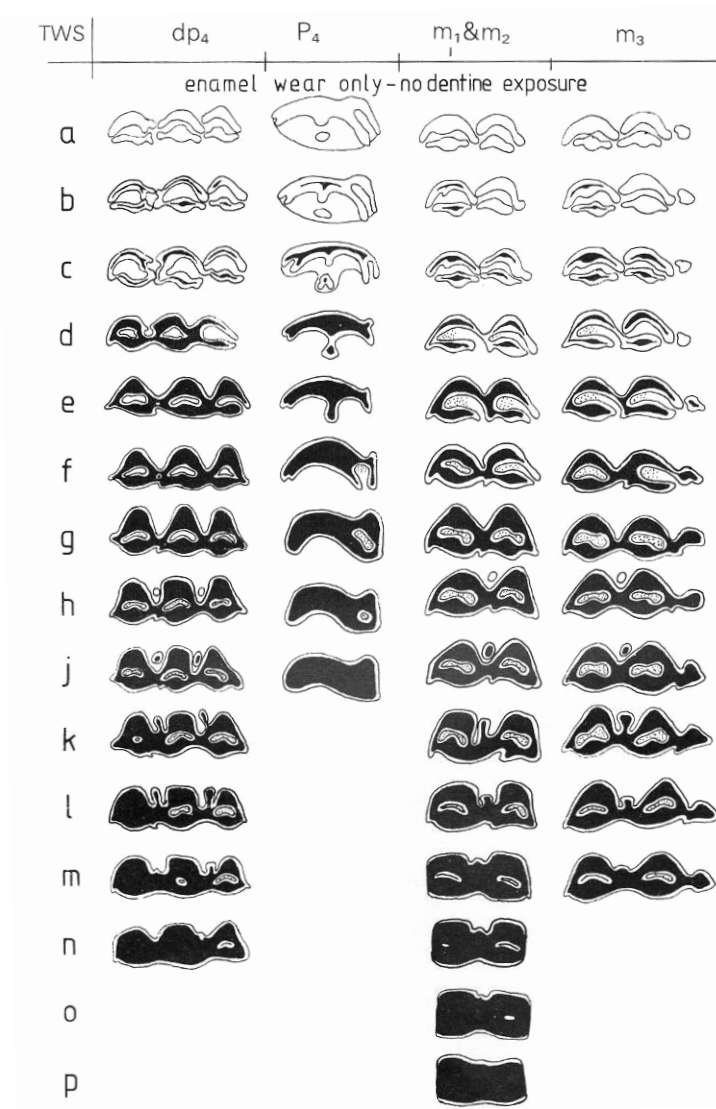


Figure 47 : Stade d'usure des jugales (d'après Grant, 1982).

La détermination des âges à partir des stades d'épiphyssation des os a également été testée. Nous nous sommes basée sur les données publiées par W. Koch sur le bison européen actuel (Koch, 1932 *in* Duffield, 1973 ; Koch, 1935). Tous les os du squelette ne se fusionnent pas au même âge et la croissance post-natale des os est semblable entre les deux sexes même si elle est relativement plus rapide pour les femelles (Koch, 1935). Ainsi, chez *Bison bonasus* le tubercule supraglénoidal de la scapula se fusionne vers un an, alors que certains os (notamment les os longs) ne se fusionnent que bien plus tard (l'épiphyse distale de l'humérus se fusionne en premier, vers 3 ans) (*cf.* Tableau 13).

Élément	Partie de l'élément	Age de fusion chez <i>Bison bonasus</i>
Atlas	2 sections	8-12 mois
Vert. cervicales, thoraciques et lombaires		3 semaines à 4 mois (arc-corps) et 5 à 6 ans (séquence de fusion débutant avec cerv., tho. puis lomb.)
Sacrum		5 à 11 ans et plus
Côtes		7
Scapula	tuber. supraglenoïdal	1
Humérus	Proximale	5
	Distale	3
Radius	Proximale	3,5-4
	Distale	5
Ulna	Proximale	4
	Distale	5
Métacarpien	Distale	3,5-4
Coxal	acétabulum	8-12 mois
	symphyse pelvienne	5
Fémur	Proximale	4,5
	Distale	4,5-5
Tibia	Proximale	4,5-5
	Distale	3,5
Fibula	Proximale	4,5-5
	Distale	4,5
Calcanéus	Proximale	3,5-4
Naviculo-cuboïde		3 semaines à 4 mois
Métatarsien	Distale	3,5-4
Phalange 1		3,5
Phalange 2		2 à 3

Tableau 13 : Ages de fusion des os du squelette post-crânien chez *Bison bonasus* (d'après Koch, 1932 in Duffield, 1973 et Koch, 1935). Sauf mention contraire, les âges sont exprimés en années.

Notons que les dates d'éruption et d'usure dentaire ainsi que les âges de fusion sont relatifs. Ils dépendent de l'espèce ou de la sous-espèce, de l'alimentation, de l'état sanitaire de l'individu, *etc.* et doivent donc être considérés comme apportant une information elle aussi relative.

IV-1-4. Quantification : composition de l'assemblage et mesures d'abondance

Compte tenu de la diversité des termes et des unités de quantification utilisés par les archéozoologues (Lyman, 1994b, 1994a ; Reitz & Wing, 2008), il est primordial de définir explicitement les unités et les méthodes employées dans cette étude.

IV-1-4-1. Dénombrement et mesures de la conservation

Le nombre de restes (NR)

Il correspond à chaque élément osseux quelle que soit sa nature : déterminé (NRD) ou indéterminé (NRI). Le Nombre total de restes (**NRT**) correspond donc à la somme des NR (Brugal *et al.*, 1994) :

$$\begin{aligned} \text{NRT} &= \text{NRI} + \text{NRD} \\ &= \text{NRI} + \text{NRDa} + \text{NRDt} \end{aligned}$$

Avec : **NRDt** = Nombre de restes déterminés totalement, soit anatomiquement et taxonomiquement (au rang d'espèce, de genre ou d'ordre) ;

NRDa = Nombre de restes déterminés anatomiquement mais non spécifiquement et pouvant généralement être rapportés à une classe de taille ;

NRI = Nombre de restes indéterminés.

Précisons que certains fragments osseux peu identifiables comme des fragments de diaphyses d'os longs, de côtes ou de vertèbres, ont été classés parmi les restes osseux déterminés anatomiquement (NRDa). En revanche, les ossements dont seul le tissu osseux a pu être reconnu (*compacta* et/ou *spongiosa*) ou dont l'identification anatomique était problématique ont été classés au sein des indéterminés (NRI).

Le nombre minimal d'éléments (NME)

Cette unité permet de distinguer chaque élément anatomique. Il correspond à la partie la plus fréquente d'un ossement et représente la somme des côtés droits et gauches pour les éléments pairs. Il peut exister des différences significatives entre les valeurs obtenues si les variables d'âge, de sexe ou de taille sont ou non prises en compte (Lyman, 1994a). Dans cette étude, nous avons calculé les NME en considérant, autant que faire se peut, les variables d'âge et de taille.

Le nombre minimal d'individus

Le nombre minimal d'individus est une mesure d'abondance taxinomique qui prend en compte l'ensemble des éléments anatomiques présents dans le squelette. Le NMI de fréquence (NMI_f) est donné par l'élément du squelette le plus abondant, en tenant compte de la latéralisation.

Le nombre minimal d'individus peut également s'appuyer sur la possibilité d'individualiser les spécimens selon des critères d'âge et de sexe, voire de taille. Il prend également en compte les appariements et les remontages. Il s'agit alors du NMI de combinaison (NMI_c) (Poplin, 1976, 1977 ; Brugal *et al.*, 1994).

L'unité animale minimale (UAM) (ou minimum animal unit)

Cette unité désigne la fréquence du NME et nécessite une conversion selon l'anatomie de l'animal (Brugal *et al.*, 1994). Elle permet de quantifier le taux de conservation des différents éléments anatomiques en prenant en considération le coefficient spécifique (Q_{sp}) de chaque élément. Celui-ci est défini par sa fréquence dans le squelette et dépend de l'espèce considérée.

Ainsi, l'unité animale minimale se calcule en divisant le NME de chaque élément (ou d'unité) anatomique par le nombre de fois que celui-ci est représenté dans un squelette complet :

$$UAM = NME / Q_{sp}$$

Cette unité peut s'exprimer également en fonction du plus grand des MAU, correspondant alors à un UAM standardisé :

$$\% UAM = UAM / UAM_{max} \times 100$$

Le pourcentage de survie (Ps)

Le pourcentage de survie représente la proportion d'éléments anatomiques comptabilisés par rapport au nombre d'éléments que l'on devrait retrouver dans un squelette complet, en fonction du NMI_c. Il est calculé pour chaque élément osseux de la façon suivante :

$$\begin{aligned} P_s &= (NME \times 100) / (Q_{sp} \times NMIC_{max}) \\ &= (UAM \times 100) / NMIC_{max} \end{aligned}$$

Le taux de détermination

Cet indice évalue le nombre de restes déterminés anatomiquement et spécifiquement par rapport au nombre total de restes. Il informe sur l'état de conservation général de l'assemblage. Il se calcule comme suit :

$$\text{Taux de détermination} = (NRDa + NRDt) / NRT \times 100.$$

L'indice d'intensité de fragmentation des ossements (IFO)

L'indice d'intensité de fragmentation des ossements permet d'évaluer l'importance de la fragmentation du matériel selon le rapport entre le nombre d'ossements entiers et le nombre d'ossements fragmentés.

$$IFO = \% \text{ d'ossements entiers} / \text{ossements fragmentés}$$

On peut également calculer un indice de fragmentation (IF) selon le rapport entre le NRD et le NME. Dans ce cas, plus les valeurs sont proches de 1 et plus les ossements seront complets (Lyman, 2008).

$$IF = NRD / NME$$

Notons que les assemblages provenant de sites d'abattages peuvent présenter un nombre important d'os complets et un indice de fragmentation faible alors que les assemblages provenant de campements où le traitement a été important présentent peu ou pas d'os complets et un indice de fragmentation important (Todd & Rapson, 1988 ; Morlan, 1994a).

L'indice de conservation des ossements (IC)

L'indice de conservation des ossements informe également sur leur état de conservation. Les valeurs les plus importantes témoignent d'une meilleure conservation générale des vestiges osseux et inversement. Cet indice se calcule comme suit :

$$IC = NME / NMIC$$

L'indice général de conservation squelettique (IGCS)

Cet indice permet de quantifier la conservation globale des éléments squelettiques, en considérant le rapport entre le nombre d'ossements du squelette crânien et du squelette post-crânien.

$$\text{IGCS} = \text{ossements du squelette crânien} / \text{os du squelette postcrânien} \times 100.$$

L'indice général de conservation squelettique se calcule en NR et en NME. Ce dernier peut alors être comparé à des indices théoriques du squelette entier (basés sur le Qsp) qui diffèrent selon les espèces (Péan, 2001). Pour le bison, l'IGCS théorique (en NME) est de 2,9% si l'on considère les deux chevilles osseuses, le crâne et les deux héli-mandibules comme représentatives du squelette crânien (*cf.* Annexe 3).

IV-1-4-2. Quantification des parties du squelette

Les agents taphonomiques interviennent dans la conservation différentielle des ossements fossiles. L'action de l'Homme ou d'autres agents (principalement les grands carnivores) participent également à ce phénomène. Aussi, l'analyse archéozoologique se base sur la présence ou l'absence de certains éléments du squelette pour les interprétations taphonomiques et palethnographiques.

Différents outils nous permettent de considérer la représentativité anatomique d'un assemblage faunique.

L'indice de densité osseuse

Certains processus taphonomiques tels que l'action de l'homme ou des carnivores, le transport fluvial, ou les processus post-dépositionnels ont tendance à détruire plus rapidement les parties de faible densité structurale (Lyman *et al.*, 1992). Aussi, la probabilité pour qu'un élément anatomique ou qu'une portion de celui-ci survive aux divers processus taphonomiques est, en partie, fonction de sa densité⁴³.

⁴³ La conservation des éléments osseux n'est pas uniquement conditionnée par la densité, elle est aussi dépendante de la taille et de la forme de l'os lui-même (Lyman, 1994b), ainsi que de son stade de développement.

Plusieurs indices de densité ont été établis à partir de différentes méthodes. Pour le bison, les données disponibles sont celles publiées par L. Kreutzer (1992), selon la méthode de densitométrie basée sur l'émission de signaux de photons et corrigé par une estimation de la forme générale des ossements. Toutefois, cette méthode qui ne tient pas compte du volume réel (*i.e.* de la forme interne et externe), considère plus la masse osseuse que la densité osseuse proprement dite (Lam *et al.*, 1999 ; Lam *et al.*, 2003 ; Lam & Pearson, 2005). Afin de ne pas induire d'erreur liée à la méthode même de mesure de la densité osseuse, nous avons donc considéré les données publiées par Y. Lam *et al.* (1999) pour des ossements d'un autre grand bovidé, le gnou, dont la méthodologie permet d'ajuster les mesures obtenues selon la forme externe et interne de l'os (notamment de la cavité médullaire des os longs), considérant ainsi leur densité réelle.

Indices d'utilité

Si la représentation des parties du squelette n'est pas dépendante des processus taphonomiques, l'absence et la présence de certaines parties plutôt que d'autres peut alors apporter des informations sur la manière dont les hommes ont utilisé les carcasses. Une fois tué, l'animal est soit transporté entier ou en quartier sur un site secondaire de traitement et/ou de consommation. De nombreux facteurs peuvent influencer les décisions de boucherie et de transport, notamment la taille de l'animal ou la distance entre le site d'abattage et le site de consommation. Ce phénomène, nommé *schlepp effect*, considère que plus l'animal et la distance sont grands, plus les ossements seront laissés sur ou à proximité du lieu d'abattage.

Les travaux ethnoarchéologiques de L. Binford ont montré que l'utilité nutritive des parties du squelette détermine le choix économique de les transporter depuis le site d'abattage vers le campement (Binford, 1978). Trois éléments influencent simultanément les choix faits par l'homme : la graisse, la viande et la moelle. À partir des indices d'utilité de ces trois éléments (respectivement : WGI, MUI et MI), L. Binford créa un indice général d'utilité, le MGUI (*modified general utility index*). Il montra que la corrélation existant entre les valeurs standardisées du UAM (%UAM) et le MGUI, peut se traduire graphiquement par des courbes d'allure différente impliquant des stratégies distinctes d'utilisation des carcasses animales (Figure 48).

Ainsi, la stratégie dite « gourmet » (*gourmet strategy*) se caractérise par une courbe à croissance pseudo-exponentielle positive, où les parties à forte valeur nutritive sont les mieux représentées. Elle reflète un transport privilégiant la qualité par la sélection d'une grande quantité d'éléments de plus haute utilité et l'abandon de ceux de moyenne et basse utilité. La *gourmet strategy* caractérise théoriquement un site d'habitat.

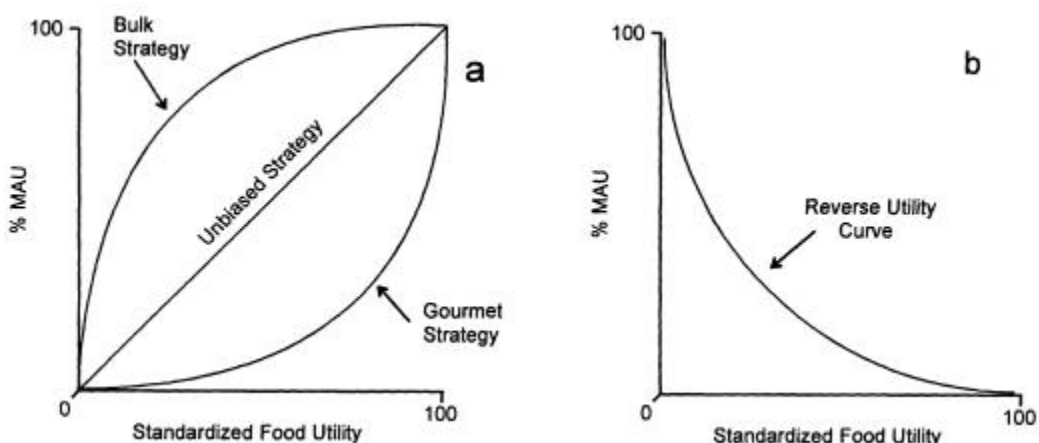


Figure 48 : Types théoriques de courbes selon le modèle développé par L. Binford (1978) (d'après Marean & Frey, 1997).

La stratégie de masse (*bulk strategy*) privilégie les éléments anatomiques de haute ou de moyenne valeur nutritive, alors que les éléments de faible utilité sont abandonnés. Elle caractérise donc un transport favorisant la quantité.

La stratégie « non biaisée » (*unbiased strategy*), montre une représentation proportionnelle des éléments selon leur utilité.

La stratégie d'utilité inverse (*reverse utility strategy*), montre un profil en L où les os à faibles valeurs nutritives sont les mieux représentés, reflétant un site d'abattage et/ou de traitement.

Deux autres schémas ont été proposés, il s'agit de la stratégie « gourmet inverse » (*reverse gourmet strategy*) et de la stratégie « sans contrainte » (*unconstrained strategy*). La première se caractérise par une proportion importante d'éléments de haute utilité et une proportion moindre d'éléments de faible utilité, caractéristique d'un transport différentiel des carcasses. La seconde correspond à des proportions importantes (et égales) de tous les éléments, qu'ils soient de faible,

moyenne ou forte utilité (Lyman, 1994b ; Faith & Gordon, 2007). Dans ce dernier cas, ceci atteste soit un transport (habitat), soit un abandon (site d'abattage ou de traitement) de carcasses complètes.

Ces modèles restent théoriques, mais supposent que les parties de faible utilité seront proportionnellement plus importantes sur un site d'abattage, alors que les éléments de haute utilité seront majoritaires dans les sites d'habitats ou les lieux de stockage (les *caches*).

Cependant, les éléments qui sont les plus susceptibles d'être détruits par les carnivores ou les processus naturels, sont des éléments de forte utilité, également susceptibles d'être transportés par l'homme (Speth, 1991 ; Lyman, 1994b ; Brink, 1997). Autrement dit, les os à fort potentiel de conservation sont également ceux à faibles valeurs nutritives et inversement. Les représentations anatomiques peuvent ainsi être faussées par la conservation différentielle des ossements ou une mauvaise quantification de ceux-ci⁴⁴. Ainsi, le profil associé à la stratégie d'utilité inverse peut être le résultat d'une conservation différentielle des vestiges (Lyman, 1992). De plus, il a également été démontré que des courbes d'utilité inverse peuvent résulter d'un calcul du NME basé uniquement sur les extrémités articulaires, *i.e.* sans tenir compte des diaphyses (Marean & Frey, 1997), parties les plus résistantes aux processus taphonomiques. Aussi, les représentations anatomiques ne doivent pas être corrélées à la densité structurelle des ossements ou résulter de processus taphonomiques (Lyman, 1985 ; Grayson, 1989).

D'un point de vue méthodologique, nous sommes donc théoriquement confrontés à deux possibilités :

- Soit l'assemblage a subi une conservation différentielle : la régression est significative et positive entre le %UAM et la densité et non significative entre le %UAM et le MGUI ;
- Soit, l'assemblage n'a pas été soumis à la conservation différentielle : la régression est non significative entre le %UAM et la densité, et significative et négative entre %UAM et MGUI dans le cas d'un transport des parties les plus riches (Grayson, 1989).

Une première méthode permettant de rendre compte de la différence de conservation entre les os longs et l'ensemble des autres ossements du squelette consiste à les séparer graphiquement,

⁴⁴ Un prélèvement non systématique de l'ensemble des fragments osseux ou une perte de matériel lors du stockage, peuvent également biaiser les représentations squelettiques et de ce fait conduire à des interprétations erronées de celles-ci (Costamagno, 2002).

comme proposé par C. Marean et C. Frey (1997). Une autre possibilité est de ne considérer que les ossements ayant un potentiel de conservation élevé (le crâne, les héli-mandibules, les fémurs, les tibias, les humérus, les radius et les métapodiens) (Faith & Gordon, 2007). Dans les deux cas, le but est d'atténuer l'effet de la diagenèse (et de tous les facteurs taphonomiques) sur les représentations squelettiques.

En outre, il a été démontré que les différentes parties du squelette pouvaient présenter un attrait plus ou moins important selon la saison considérée. Par exemple, une forte proportion des éléments distaux des membres peut refléter la saison d'acquisition si l'élément convoité était la graisse des os (Speth, 1991). À la mauvaise saison ces parties sont en effet les dernières à « conserver » de la graisse.

De plus, les études ethnoarchéologiques montrent que les chasseurs-cueilleurs ne transportent pas toujours les parties squelettiques du site d'abattage dans le site résidentiel, selon leur utilité nutritionnelle (Bunn *et al.*, 1988 ; O'Connell *et al.*, 1988 ; O'Connell *et al.*, 1990 ; Bartram, 1993). Des éléments à caractères non-nutritionnels peuvent également conditionner l'abandon sélectif ou le transport de parties squelettiques. Il faut de plus considérer, que pour les groupes de chasseurs, **les parties nutritionnellement plus riches peuvent être consommées sur le lieu d'abattage ou sur un lieu éloigné de l'habitat principal (comme un campement temporaire)**, transportant alors uniquement les parties de moindre qualité jusqu'à l'habitat (O'Connell *et al.*, 1988). Enfin, de nombreuses variables environnementales et/ou culturelles peuvent entraîner une absence de corrélation entre représentation anatomique et utilité (O'Connell *et al.*, 1990 ; Bartram, 1993). De ce fait, les indices d'utilité doivent être considérés comme des modèles basés sur des variables rationnelles, ne permettant pas une interprétation directe des données obtenues. Une confrontation avec l'ensemble des autres données archéozoologiques et archéologiques est nécessaire pour valider une interprétation.

Dans cette étude nous avons utilisé les indices d'utilité disponibles pour le bison : le *Total Products Model* ([S]MAVGTP) proposé par A. Emerson (1990) pour l'ensemble du squelette et l'indice de graisse des os longs mesuré par J. Brink (1997).

IV-1-5. Taphonomie

IV-1-5-1. Capacité de conservation des tissus osseux : caractères intrinsèques

Les ossements sont constitués de différents tissus dont les capacités de conservation sont inégales : l'os compact, dont sont principalement composées les diaphyses des os longs, est plus résistant aux différents types de dégradation que la *spongiosa*, constituant majoritairement des épiphyses ou des corps vertébraux (Barone, 1986 ; Lyman, 1994b). De même, l'émail dentaire est plus dense et plus minéralisé que la dentine ou l'os et ses capacités de conservation sont donc plus importantes (Hillson, 2005).

Les capacités de conservation sont également liées à l'âge (Bouchud, 1973) ou à l'état sanitaire des individus. Les ossements des individus immatures, dont les tissus osseux sont en cours de calcification, sont en effet plus sensibles aux altérations physico-chimiques et mécaniques. Il peut en être de même pour certaines pathologies osseuses.

La caractérisation du matériel, même indéterminé, suivant le type de tissu (compact, spongieux) et le type d'ossement (dent, os long, os plat, etc.) permet de déterminer le degré de dégradation de l'assemblage.

IV-1-5-2. Caractères extrinsèques

En plus de ces caractéristiques intrinsèques, de nombreux facteurs extrinsèques contribuent à la modification et à la dégradation des ossements.

Les modes de prédation (humaine ou animale) et de consommation, peuvent par exemple entraîner un déficit d'os spongieux (récupération de la graisse par fracturation des épiphyses) ou au contraire d'os compact (confection de bouillons gras, extraction de la moelle osseuse, etc.) au sein de l'assemblage fossile (Patou-Mathis, 1997a ; Saint-Germain, 1997 ; Castel, 1999).

Les différents agents d'altération pré et post-dépositionnels se divisent en deux catégories distinctes : les agents climato-édaphiques (climat et sol) et les agents biologiques (animaux, hommes et végétaux). Chaque type d'agent peut laisser une ou des marques caractéristiques sur les surfaces osseuses. Cependant, plusieurs agents peuvent provoquer les mêmes stigmates.

Prenons l'exemple d'un fragment diaphysaire présentant des bords de fracture caractéristiques d'une fracturation sur os frais ; ce type de stigmatisme peut être d'origine anthropique (percussion), mais aussi animale (pression), mécanique (pression/poids des sédiments) ou même accidentelle (piétinement ou autre). La description des bords de fracture et de la circonférence des diaphyses d'os long a suivi la méthodologie développée par P. Villa et E. Mahieu (1991) et A. Bridault (1994).

Afin de faciliter l'identification des divers agents d'altération, nous avons regroupé sous la forme de deux tableaux (Tableau 14 et Tableau 15) les différents stigmates (et leurs agents potentiels) susceptibles d'être présents dans le matériel osseux d'Amvrosievka.

Stigmates	Agents							
	<i>Weathering</i>	Gel ¹ ou Gel/dégel	Humidité/ Sécheresse	Eaux	Sol	Action éolienne	Végétaux*	Charriage*
Craquelures	1 ^{er} et 2 ^e stades							
Exfoliation Desquamation	2 ^e et 3 ^e stades	1 ^{er} stade	1 ^{er} stade					
Fissuration longitudinale	3 ^e et 4 ^e stades	2 ^e stade ¹	2 ^e stade				A	
Fragmentation	5 ^e stade	3 ^e stade		A (P)	+		A	+
Dépôts d'oxydes				P	+			
Dissolution				R et P			A	
Emoussé /Poli				R et P		+		+ (arêtes)
Abrasion						+		+
Vermiculations							+	

Tableau 14 : Stigmates d'altération d'origine climato-édaphique ou biologique potentiellement identifiables dans un assemblage faunique (* = agents biologiques ; A = accentuation ; R = ruissellement ; P = percolation ; + = présent) (Behrensmeyer, 1978 ; Andrews & Cook, 1985 ; Marshall, 1989 ; Auguste, 1994 ; Fosse, 1994) (modifié d'après Julien, 2003).

Notons que les mêmes tests statistiques que ceux précédemment présentés dans le chapitre III ont été utilisés pour le traitement des données archéozoologiques.

	Homme	Carnivores	Grands herbivores	Rongeurs	Végétaux
Sillons/Stries	Stries de boucherie : profil en V asymétrique	Sillons de dérapage des dents sur la diaphyse : sillons grossiers possédants un profil en U	Stries de charriage (piétinement) : superficielles et désordonnées	Sillons parallèles plus ou moins larges, pouvant être couvrants	Vermiculations : empreintes sinueuses et entrecroisées, généralement de section en U
Emoussé/Poli		Emoussé des arêtes: Ingestion/régurgitation Cupules de dissolution, aspect lustré, surfaces « ondulées », etc. Effet râpe de la langue : aspect lustré	Piétinement : émoussé des bords, polis de surface		
Impact/Pression	Percussion : points d'impact, bulbes de percussion, etc.	Marques de dents : petites dépressions de forme arrondie			
Fracturation (intentionnelle)	Percussion : bulbes de percussion, bords de fractures caractéristiques, réfléchissements, points d'impact, esquillements	Pression : fractures caractéristiques, fragments de diaphyses dont le diamètre est complet ou > 1/2			
Fragmentation (accidentelle)		Piétinement : fractures transversales, fractures en spirales			(Accentuation)
Combustion	Consommation, éclairage, chauffage ou accidentelle : couleur brun, noir, gris ou blanc de l'os, combustion complète ou partielle, aspect « luisant »	Charriage : accentuation			

Tableau 15 : Liste non exhaustive de stigmates d'origine biologique potentiellement identifiables dans un assemblage faunique (Noe-Nygaard, 1977 ; d'Errico & Giacobini, 1988 ; Marshall, 1989 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Fosse, 1994 ; Lyman, 1994b).

IV-2. Résultats

IV-2-1. Dénombrement

L'étude archéozoologique a porté sur un total de 16 936 ossements, provenant des fouilles du secteur ouest du *bone bed*, réalisées entre 1979 et 2007 sur une surface d'un peu moins de 15 m². Avec plus de 1 100 ossements par mètre carré, la densité de vestige est très importante. L'ensemble des os identifiés se rapporte à *Bison priscus*, le bison de steppe.

Dans le secteur ouest, 7 fragments d'artefacts en matières dures d'origine animale ont été trouvés, correspondant à trois pointes de projectile (dont une complète) (Tableau 16). Ces pièces semblent être façonnées en bois de cervidé (probablement de renne). Toutefois, n'ayant pu observer directement ces éléments, cette attribution reste à confirmer.

Vestiges fauniques	NR	%NR
NRD – Bison / Grands herbivores	7353	43,4
NRI	9583	56,6
NRT	16936	100
Objets manufacturés en MDOA		
Cervidé	7	100

Tableau 16 : Décompte du matériel faunique et des objets en matières dures d'origine animale (MDOA) du secteur ouest du *bone bed* (NR : nombre de restes, NRD : nombre de restes déterminés, NRI : nombre de restes indéterminés, NRT : nombre total de restes).

Les restes déterminés uniquement anatomiquement, ou n'ayant pu être attribués à une espèce avec certitude, se rapportent selon leur classe de taille et leur morphologie aux grands herbivores ou aux grands bovidés. Considérant la prépondérance du bison dans le gisement (dans l'assemblage du secteur ouest ainsi que pour l'ensemble du *bone bed*), nous avons considéré les NRDa comme appartenant au bison. Ainsi, des fragments difficilement identifiables de vertèbres, de côtes ou de diaphyses d'os longs, sont donc décomptés dans cette étude avec les restes déterminés totalement (Tableau 17). Nous en tiendrons compte lors de l'interprétation des représentations anatomiques.

Elément anatomique	Décapages - secteur I						Autres	
	Surface - 1979 -	IV - 1988 -	V - 1990 -	VI - 1992 -	VII - 1993 -	VIII-XII - 1994 -	Coupe (I) - 2007 -	Coupes I & II - 2005 -
Chevilles osseuses	4	36	20	2	9		9	69
Fragments crâniens	125	334	209	99	201	142	21	103
Os pétreux	1	18	12		4	10		6
Hémi-maxillaires		3			9	40		
Jugales sup.	4	56	14	1	15	21	2	48
Hémi-mandibules		32	33	36	71	76		43
Jugales inf.	5	18	12	1	16	11	1	19
Labiales		10	3	3	4	13	1	4
Dents indéterminées		11	23	31	30	39	5	29
Vertèbres	33	196	367	268	392	264	11	136
Côtes	32	177	294	126	227	204	34	104
Cartillages costaux	18	19	42	31	27	23		3
Sternum (sternèbres)		10	5		5			1
Scapula	13	36	97	54	28	36	1	16
Humérus	1	7	34	2	3	7	4	13
Radius		9	20	3	41	11		2
Ulna		8	15	6	16	7	1	8
Carpies	4	12	45	10	23	15	1	7
Métacarpien (principal)		2	12	4	2	3	2	17
Mc rudimentaire	1	1	4	1	1	3		
Coxal		26	70	14	56	129		22
Femur	4	17	40	3	19	5	4	3
Patella			7		1	1		
Tibia	2	11	65	1	38	28	4	16
Os malléolaire		3	2		3	1		1
Tarsiens	3	18	21	12	18	19		4
Métatarsien (principal)		8	14	7	18	2		15
Mt rudimentaire			3		4			1
Carpies/Tarsiens		1	1			2		
Métapodiens		4	3	3	5	3		4
Métapodiens rudiementaires			1	1				
Phalanges proximales		5	26	4	10	6	1	10
Phalanges intermédiaires	1	11	32	5	9	7		7
Phalanges distales		19	25	8	10	12	2	5
Phalanges non identifiées			3	2	1	1		
Grand sésamoïdes	3	10	33	11	25	5		2
Petits sésamoïdes	5	12	11	6	12	7		1
Fragments d'os longs	8	31	34	17	64	64	3	31
Total	267	1171	1652	772	1417	1217	107	750

Tableau 17 : Quantification en NRD des ossements rapportés au bison, selon les décapages du secteur I et les différents nettoyages de coupe des secteurs I et II.

IV-2-2. Étude taphonomique

IV-2-2-1. Caractères intrinsèques

Le taux de détermination est important (il atteint 43,4%) et ce, malgré une représentation importante des fragments de petite taille au sein du matériel indéterminé.

Les ossements indéterminés sont en effet très fragmentés avec une grande majorité de fragments

(97,1% des fragments mesurés, soit 90,8% du NRI) ne dépassant pas 5cm de longueur (Figure 49). La majorité des fragments mesurant moins de 2cm de longueur ont été collectés par tamisage lors de la fouille des décapages VIII à XII (57,3%) (Figure 50a). En l'absence de tamisage systématique pour les autres décapages, il faut donc considérer que la proportion de fragments rapportés à cette classe de taille est certainement sous-estimée (Julien, *in press*). Si l'on ne tient pas compte des fragments inférieurs à 2cm de longueur, la fragmentation du matériel indéterminé est relativement plus importante dans les décapages inférieurs (V à XII) que dans les supérieurs (surface et décapage IV) (Figure 50b).

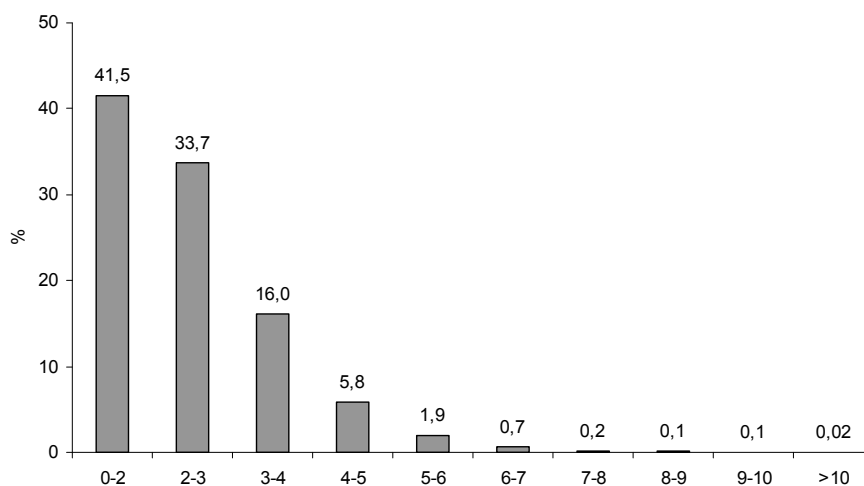


Figure 49 : Proportions relatives des ossements indéterminés du secteur ouest, selon leur longueur en centimètres (les fragments présentant des cassures récentes n'ont pas été pris en compte).

L'indice de fragmentation (IF) s'élève pour l'ensemble de l'assemblage à 4,8 montrant une fragmentation relativement peu importante des ossements déterminés. Toutefois, les valeurs de l'IF sont très variables selon les ossements considérés (Tableau 18). Ils sont proches de 1 pour les os à fort potentiel de conservation : les carpiens, tarsiens, les phalanges, les sésamoïdes ainsi que les métapodiens rudimentaires et les os pétreux. La fragmentation est plus importante pour les autres os du squelette crânien, les vertèbres (à l'exception des vertèbres coccygiennes) et les os longs (à l'exception des métapodiens).

La fragmentation du matériel faunique est donc importante (Figure 51), tant pour le matériel indéterminé que déterminé, avec pour ce dernier, une intensité de fragmentation variable selon la nature des ossements.

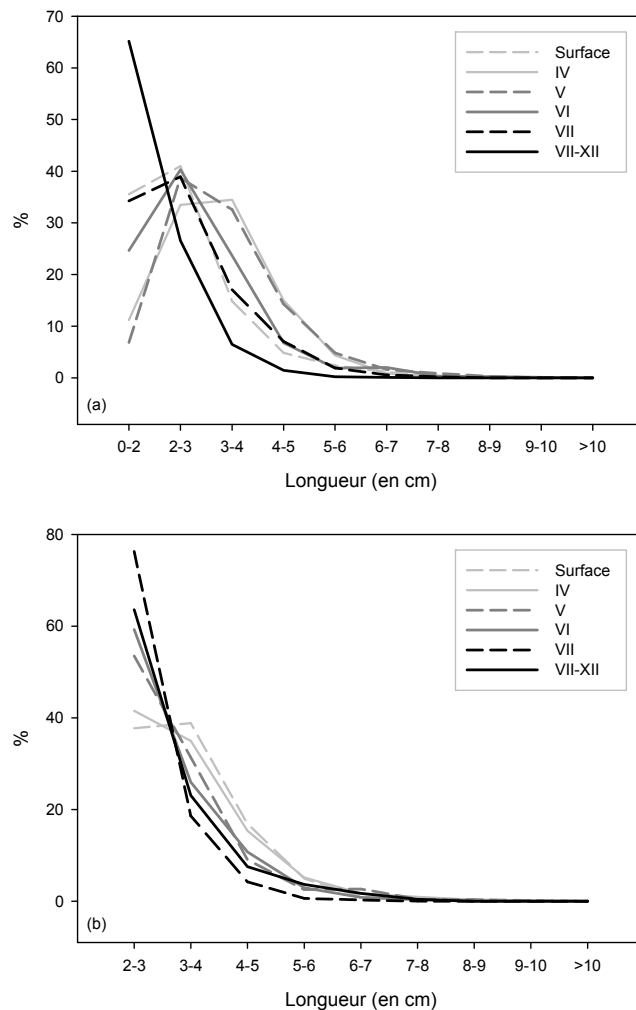


Figure 50 : Proportions relatives des ossements indéterminés selon leur longueur, dans les différents décapages du secteur ouest, selon que l'on considère (a) ou non (b) les ossements inférieurs à 2 cm de longueur.

L'indice de conservation des ossements (IC) atteint 67 éléments par individus. Un squelette complet de bison étant composé de 174 éléments⁴⁵ cela peut paraître faible. Toutefois, cet indice est élevé pour un site préhistorique et atteste d'une très bonne conservation des vestiges osseux.

L'indice général de conservation squelettique (IGCS) s'élève quant à lui à 4,2%. L'IGCS d'un squelette complet étant de 2,9%, à Amvrosievka, les os du squelette crânien sont donc légèrement mieux représentés que ceux du squelette postcrânien. Le squelette crânien est représenté par des

⁴⁵ En considérant les chevilles osseuse, le crâne et les héli-mandibules comme représentatives du squelette crânien (cf. Annexe 3).

os à fort potentiel de conservation (os pétreux, dents). Aussi cet indice relativement peu élevé, indique également une bonne conservation générale des restes fauniques.

Elément anatomique	IF	Elément anatomique	IF
Chevilles osseuses	13,5	Métacarpiens (principaux)	2,6
Crâne (os pétreux)	1,1	MC vestigiaux	1,0
Hémi-mandibules	16,3	moyenne métapodiens	1,8
moyenne squelette crânien	10,3	Coxaux	9,9
Atlas	4,6	Fémurs	7,9
Axis	2,0	Patella	1,0
Vertèbres cervicales (3e à 7e)	4,6	Tibia	10,3
Vertèbres thoraciques	4,7	Os malléolaire	1,0
Vertèbres lombaires	4,6	moyenne partie sup. membre post.	6,0
Sacrum (vertèbres sacrées)	9,5	Talus	1,1
Vertèbres coccygiennes	1,2	Calcaneus	2,3
Sternèbres	2,3	Cubo-naviculaire	1,3
Côtes	9,7	Grand cunéiforme	1,0
Cartilages costaux	2,3	Petit cunéiforme	1,0
moyenne squelette axial	4,6	moyenne tarsiens	1,3
Scapula	18,7	Métatarsiens (Principaux)	2,8
Humérus	4,7	MT vestigiaux	1,0
Radius	6,1	moyenne métatarsiens	1,9
Ulna	6,1	Phalanges proximales	1,1
moyenne partie sup. membre anté.	8,9	Phalanges intermédiaires	1,0
Scaphoïde	1,0	Phalanges distales	1,3
Lunatum	1,0	Grand sésamoïdes	1,0
Pyramidal	1,1	Petits sésamoïdes	1,0
Pisiforme	1,0	moyenne basipode	1,1
Capitato-trapézoïde	1,0		
Hamatum	1,1		
moyenne carpiens	1,0		

Tableau 18 : Indices de fragmentation (IF) calculés par élément anatomique.



Figure 51 : Etat de conservation et de fragmentation des ossements (exemple provenant de : A88-IV-3B).

Bien que le taux de détermination soit important, que l'indice de conservation des ossements soit relativement haut et l'indice général de conservation squelettique peu élevé, la fragmentation du matériel est importante. La fragmentation différentielle des éléments anatomiques reflète d'une part les capacités de conservation des différents ossements, mais également la possibilité, au sein d'un assemblage mono-spécifique d'identifier un grand nombre de fragments osseux généralement non comptabilisés, car non comptabilisables, dans les études archéozoologiques. La conservation générale des ossements est donc relativement bonne malgré une fragmentation importante du matériel.

IV-2-2-2. Caractères extrinsèques

Seuls 62 éléments présentaient des surfaces illisibles, correspondant à des éléments spongieux ayant perdu la majorité ou l'intégralité de l'os cortical ou présentant une altération importante des surfaces osseuses. Ceux-ci ont été soustraits du NRT dans les décomptes des stigmates présentés ci-après. Nous considérons donc un NRT modifié (NRT_m) égal à 16874.

Caractères extrinsèques d'origine climato-édaphiques

Les représentations anatomiques ne dénotent aucun transport par l'eau. En effet, les os du groupe 1 (vertèbres, carpiens, tarsiens, phalanges), les plus susceptibles d'être transportés, sont bien représentés dans l'assemblage (Annexe 5) (Voochries, 1969 et Behrensmeyer, 1975 in Gaudzinski, 1996).

La pression du poids des sédiments ou les mouvements sédimentaires post-dépositionnels constitue le principal agent d'altération des ossements, qui présentent majoritairement des bords de fracture transverses et rugueux, confirmés par une couleur claire contrastant avec la coloration brune des surfaces osseuses (Figure 51). Lors de l'étude du matériel, nous avons d'abord estimé ce type de fracture comme résultant d'une fragmentation récente des ossements lors de la fouille ou des différents transports post-fouille. Cependant, il nous est rapidement apparu que cette fragmentation était liée au type de dépôt. Les ossements peuvent en effet être complets lors de leur dégagement, mais affaiblis par le poids des sédiments. Ce phénomène est accentué par le fait que certains éléments n'ont pas été comblés par le sédiment comme les cavités médullaires des

diaphyses. Il en résulte une fragilisation des tissus osseux, souvent fissurés, se fragmentant lors du prélèvement et donnant cet aspect blanc des bords de fracture comparativement à l'aspect brunâtre des surfaces osseuses (Figure 51).

Les bords de fracture des os longs attestent également de ce phénomène de fragmentation. En effet, des fractures sur os sec ont été observées sur 272 fragments de diaphyses (35,3 % du NR des os longs), dénotant une fragmentation post-dépositionnelle importante de ces éléments.

Les autres agents climato-édaphiques ont très peu affecté l'assemblage. Seuls 1,7 % du NRT_m présentent des stigmates liés soit au *weathering* (ou météorisation) soit aux effets de la cryoturbation. Les eaux d'infiltration et de ruissellement ont laissé des stigmates sur seulement 9 ossements (0,05 % de l'assemblage), principalement des colorations noirâtres par dépôt d'oxyde de manganèse. Aussi, le matériel semble avoir séjourné très peu de temps en sub-surface et a donc été recouvert très rapidement par les sédiments. De plus, la quasi absence de stigmates liés aux eaux de percolation et de ruissellement attestent un climat relativement sec.

Caractères extrinsèques d'origine biologique

121 fragments (0,7 % du NRT_m) présentent des marques de vermiculations liées aux racelles des plantes. De plus, 7 ossements étaient encore associés à des racelles modernes. On ne peut donc exclure que ces stigmates soient, au moins en partie, relativement récentes dans l'histoire taphonomique de l'assemblage.

Seuls six fragments présentent des traces indubitablement liées à l'activité des carnivores, auxquels il faut ajouter 22 autres ossements (soit au total, 0,2 % du NRT_m) pour lesquels l'attribution des stigmates aux carnivores est incertaine. Il s'agit de marques en creux (empreintes en creux et sillons superficiels en forme de U laissés par les dents) ou petites encoches pouvant être associées à une fracturation de type hélicoïdale (réalisée par pression lors du mâchonnement) (Figure 52). La morphologie et la taille de ces stigmates pourraient correspondre à un carnivore de taille moyenne comme le loup. Aucun vestige régurgité, coprolithe ni marques de griffade n'a été identifié dans l'assemblage.

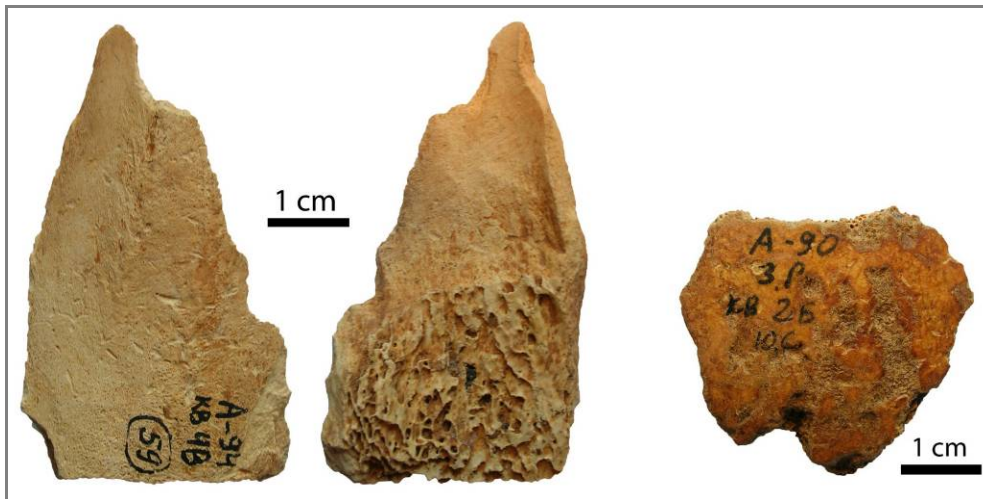


Figure 52 : Exemples de stigmates liés à l'action des carnivores (A94-4B-#59 et A90-2B).

Trois éléments montrent des fractures de type « pseudo-bouton » qui résultent d'une pression certainement due au piétinement (Bahn, 1982 ; Bahn, 1983 ; d'Errico *et al.*, 1984). En outre, quatre-vingt trois ossements (0,5 % du NRT_m) présentent des stries superficielles et aléatoires, pouvant résulter d'un charriage à sec. Quelques ossements présentaient un émoussé des bords de fracture (NR = 6), pouvant également résulter d'un charriage.

Les fractures sur os frais sont moins nombreuses que celles sur os sec (N=159, soit 20,7 % du NR des os longs). Un seul fragment de diaphyse présente une fracture en spirale associée à des traces de carnivores (3 petites encoches localisées sur le bord de la fracture : Figure 52). Au sein des os longs, 3 éléments (un fémur, un métacarpien et un métatarsien) présentant des encoches ainsi que 10 éclats osseux, attestent de l'origine anthropique d'au moins une partie des ossements présentant une fracturation dynamique sur os frais.

Les stries d'origine anthropique ont été observées sur 88 fragments osseux. Aucun élément brûlé n'est présent dans le matériel étudié.

Aussi, compte tenu de la faible représentation des stigmates liés à l'action des carnivores, en comparaison à ceux attribuables à l'Homme, la fracturation dynamique sur os frais des os longs apparaît majoritairement d'origine anthropique.

Les surfaces osseuses sont donc particulièrement bien conservées, ce qui est rare pour les sites de plein air. Les agents d'altération post-dépositionnels ont peu affectés les surfaces osseuses. Cependant, le piétinement, la gélifraction, la compaction par le poids des sédiments et peut-être également la solifluxion, ont engendré une fragmentation importante des éléments structurellement plus fragiles.

La quasi absence de stigmates liés à l'action des carnivores semble attester une action secondaire et limitée de ceux-ci sur l'assemblage. Le principal agent d'accumulation et de modification (pré-enfouissement) de l'assemblage est donc l'Homme. Cette absence apparente de l'action des carnivores peut être liée à plusieurs facteurs :

- soit, les éléments consommés par les carnivores ont été transportés hors du site ou hors de la zone étudiée ;
- soit, le décharnement par l'Homme fut intensif, laissant peu d'éléments à la disposition des carnivores ;
- soit, les carcasses ont été recouvertes « quasi immédiatement » (on peut proposer un recouvrement par la neige) limitant ainsi le temps d'accès ;
- soit encore, les carnivores sont peu nombreux dans la région.

Une autre hypothèse pourrait être la présence de chiens (les stigmates observés pourraient alors également leur être attribuées), qui auraient tenu à distance les carnivores sauvages tels le loup ou le glouton. En effet, la domestication du loup semble apparaître dès 31 700 BP en Europe occidentale, et les chiens sont attestés dans les plaines d'Europe orientale à l'Épigravettien récent (à Mezin et Mezhirich) (Germonpré *et al.*, 2008).

IV-2-3. Étude palethnographique

IV-2-3-1. Acquisition

Bison priscus est représenté par 7 329 restes pour un NMIf égal au NMIf de 23, donné par les os pétreux.

*Structure de la population de *Bison priscus**

L'âge d'abattage des individus a des implications pour les interprétations palethnographiques. Il peut en effet aider à caractériser la cohorte considérée (*i.e.* le type de population) ainsi que la saison d'abattage. Ces éléments ont des implications directes sur la sélection préférentielle, le mode de traitement des animaux, voir leur mode d'abattage. Il est théoriquement possible d'estimer l'âge d'abattage des bisons grâce à l'étude de l'âge osseux (fusion épiphysaire) et de l'âge dentaire. Les données relatives à l'épiphysation pour estimer l'âge peuvent être problématiques du fait de variations dans l'âge de fusion, de différences de conservation entre os fusionnés et non fusionnés, de problèmes d'échantillonnage, *etc.* De plus, en l'absence de squelette complet, il n'est pas possible d'estimer l'âge individuel à partir des stades de fusion et seule une estimation de l'âge maximal est alors envisageable (particulièrement pour les os se fusionnant tôt au cours de l'ontogenèse). L'étude des stades d'éruption et d'usure dentaire est considérée généralement comme étant la méthode la plus fiable d'estimation de l'âge.

Compte tenu des différences intrapopulationnelle et même intra-individuelles (différence droite/gauche) pouvant exister dans l'éruption et le taux d'usure dentaire (Grant, 1978), nous considérerons les âges indiqués uniquement comme une estimation *i.e.*, une suggestion d'âges dentaires (Hillson, 2005) ou d'âges osseux. Afin de pouvoir interpréter ces données, une classification a été réalisée selon les catégories suivantes: **jeunes, adultes jeunes, adultes, adultes âgés**. Cela nous est apparu comme étant la solution la plus appropriée, particulièrement parce que la sélection opérée par un prédateur (homme ou carnivore) dépend avant tout de la classe d'âge ou de l'état sanitaire de l'animal.

Considérant que la maturité sexuelle des bisons actuels s'opère dans leur 3^{ème} ou 4^{ème} année, que les adultes atteignent leurs poids maximum vers 4 ou 5-6 ans selon le sexe et que l'espérance de vie est d'une vingtaine d'année pour les femelles et d'une quinzaine d'année pour les mâles (*cf.* chap. II), nous retiendrons donc les catégories précédentes comme représentatives des classes d'âges suivantes :

- jeunes : 0 à 2 ans,
- jeunes adultes : 2 à 6 ans,
- adultes : 6 à 12/15 ans,
- adultes âgés : > 12/15 ans.

Estimation de l'âge à partir du matériel dentaire

Le corpus étudié présente relativement peu d'hémi-mandibules possédant des dents en place (N = 13). La conservation de ces éléments est particulièrement mauvaise pour les individus les plus jeunes. En effet, la pression exercée par le poids des sédiments a entraîné une fragmentation plus importante de ces ossements fragiles, accentuée ensuite par les racines végétales. Aussi, l'estimation de l'âge n'a pu que rarement tenir compte des stades d'éruption dentaire et les fourchettes d'âge proposées sont peu précises.

Nous avons utilisé la formule quadratique de **Klein-Spinage**, basée sur la mesure des **hauteurs des couronnes des jugales**. À partir des âges estimés, il est possible de construire des profils d'âges utilisant des intervalles de 10% de l'espérance de vie, permettant ainsi d'obtenir des courbes dont l'allure générale est significative (Enloe, 1999). Cependant, il existe un degré d'imprécision : les âges estimés sont inférieurs aux âges réels chez individus âgés entre 1,5 et 3,5 ans, alors qu'ils sont supérieurs aux âges réels pour les plus âgés⁴⁶.

Lors des calculs, nous avons utilisé les hauteurs de couronnes de molaires non usées ou à table comme référence (Annexe 4) et les données publiées par J. P. Brugal et F. David (1999) sur les âges d'éruption. Considérant l'espérance de vie des bisons actuels, l'espérance de vie moyenne proposée par les auteurs (17 ans) nous a paru appropriée. L'individu le plus âgé de notre cohorte aurait alors une dizaine d'années (Annexe 4).

Chez le bison, étant donné que les troisièmes molaires ne sont à table qu'au cours de la troisième année, les jeunes ne sont pas représentés dans l'histogramme des M₃ (Figure 53). Plusieurs dp₄ sont présentes dans l'assemblage (N = 8 ; NMI = 4). Ces dents déciduales correspondent aux individus jeunes et sont parfois utilisées en combinaison avec les M₃ pour réaliser des profils d'âge complets (Klein & Cruz-Urbe, 1984). Ne disposant pas d'une hauteur de couronne complète pour les dp₄, il ne nous a pas été possible d'appliquer la formule de Klein-Spinage pour ces dents et donc de les intégrer aux profils d'âges des M₃. Toutefois, si l'on tient compte de ces

⁴⁶ L'âge estimé est inférieur à l'âge réel entre 18 et 42-54 mois ; à partir de 54 mois, l'âge estimé a tendance à être supérieur à l'âge réel et ce, particulièrement pour les M₁ et les M₂ (Gifford-Gonzalez, 1991).

quatre individus, les courbes obtenues sont comparables pour les trois molaires. Elles montrent une diminution du nombre d'individus selon l'âge, correspondant à un profil de type catastrophique, c'est-à-dire à une population naturelle stable (Figure 53). Selon les résultats obtenus grâce à cette méthode pour les jugales d'Amvrosievka, les adultes âgés sont absents de notre échantillon.

Une courbe de type catastrophique caractérise généralement une prédation anthropique ou une mortalité liée à un évènement naturel soudain. Toutefois, le profil de courbe n'est pas uniquement lié au type de mortalité (catastrophique naturelle, prédation, etc.), il dépend également de l'éthologie de l'espèce (*i.e.* de l'organisation sociale au moment où se constitue l'assemblage). La majeure partie de l'année, les bisons forment deux groupes distincts : les groupes mixtes et les groupes de mâles (ou les mâles solitaires) (*cf.* Chap. II). À cause du grand nombre de jeunes représentés, il apparaît donc vraisemblable que les courbes obtenues reflètent une prédation sur des groupes mixtes, composés en majorité de jeunes et de femelles.

De plus, les courbes d'âge de type catastrophique attestent d'abattages d'individus de différents âges, proportionnellement à leur abondance dans la population vivante. Elles impliquent donc une méthode de chasse sans sélection opérée en fonction de l'âge. Pour des sites archéologiques de chasseurs-cueilleurs, ceci caractérise les « *communal drive* » (Klein & Cruz-Uribe, 1984). Toutefois, lorsque les bisons sont progressivement dirigés de leur zone d'habitat vers une zone d'abattage, un tri s'opère en fonction de l'âge et du sexe, entraînant une sélection (non intentionnelle) des individus selon l'âge et le sexe (Speth, 1997 ; Speth & Clark, 2006).

Doit-on alors considérer que le nombre d'individus rabattus à Amvrosievka devaient être relativement faible pour impliquer l'abattage d'un troupeau entier ? Compte tenu du faible nombre d'individus⁴⁷, ces données doivent être considérées avec prudence, et devront être comparées aux données relatives au sex-ratio ainsi qu'à la saisonnalité.

⁴⁷ La réalisation de tels histogrammes nécessite théoriquement un échantillon minimal de 25 individus (Klein & Cruz-Uribe, 1984).

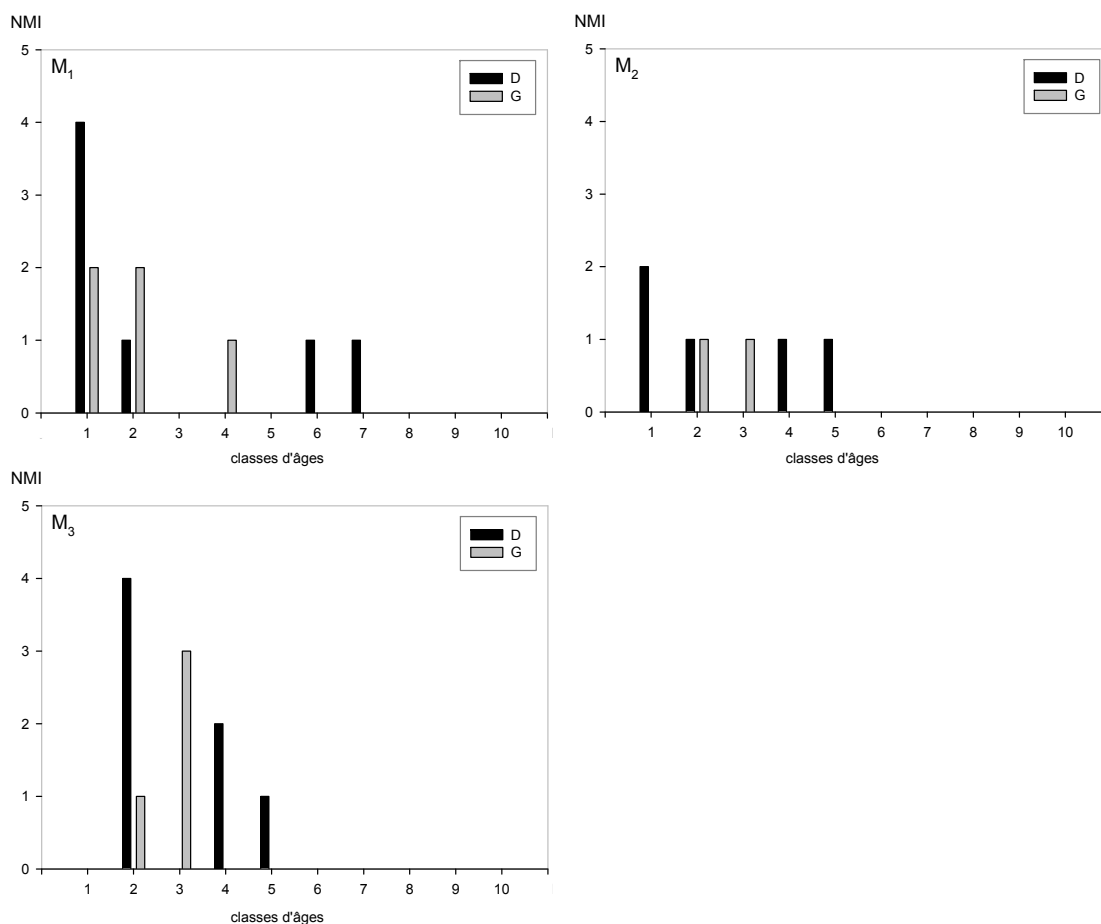


Figure 53 : Courbes d'âge calculées à partir de la hauteur du métaconide (formule Klein-Spinage) avec AGEm = 17 ans (en abscisses : groupes d'âge à 10 %, soit 1,7 ans d'intervalle ; D = droites, G = gauches).

Nous avons également utilisé la **méthode basée sur l'éruption et l'usure des jugales**, qu'il s'agisse de dents isolées ou appartenant à des séries dentaires en place.

Nous avons, dans un premier temps, utilisé les stades d'usures de **Grant** (Grant, 1982). Malgré le faible nombre de rangées dentaires disponibles, nous avons tenté de calculer les scores correspondant au total des trois molaires pour chaque hémi-mandibule (NWS). Nous avons également classé les dents séparément, ce qui nous a permis d'inclure certaines dents isolées, comme proposé par V. Bourdillat (2008).

Selon les NWS et les TWS, quatre individus sont âgés de moins de 2 ans, quatre entre 2 et 6 ans et trois entre 6 et 11 ans. Aucun individu n'est âgé de plus de 11 ans (Annexe 4). Ainsi, trois

groupes sont représentés, correspondant aux individus jeunes, adultes jeunes et adultes (Figure 54).

Dans un second temps, nous nous sommes basée sur les données de **C. Reher et G. Frison** (1980) (*in* Brugal et David, 1993) et de L. Todd et J. Hoffman (1987), sur les stades d'éruption et d'usure des jugales du bison américain de plaine. Les dp₄ présentent toutes un stade d'usure très comparable. L'absence des premiers stades d'usure des dp₄ ainsi que des tous premiers stades d'usure (et d'éruption) des M₁, montre que les très jeunes individus (< à 6 mois) ne sont pas représentés dans la cohorte. Selon cette méthode, cinq individus sont âgés de moins de 2 ans, plus précisément quatre seraient âgés d'un peu moins de 1 an et un d'un peu moins de 2 ans. L'assemblage serait également composé d'au moins trois adultes jeunes et de quatre adultes. Encore une fois, aucun adulte âgé n'est présent dans l'assemblage (Annexe 4).

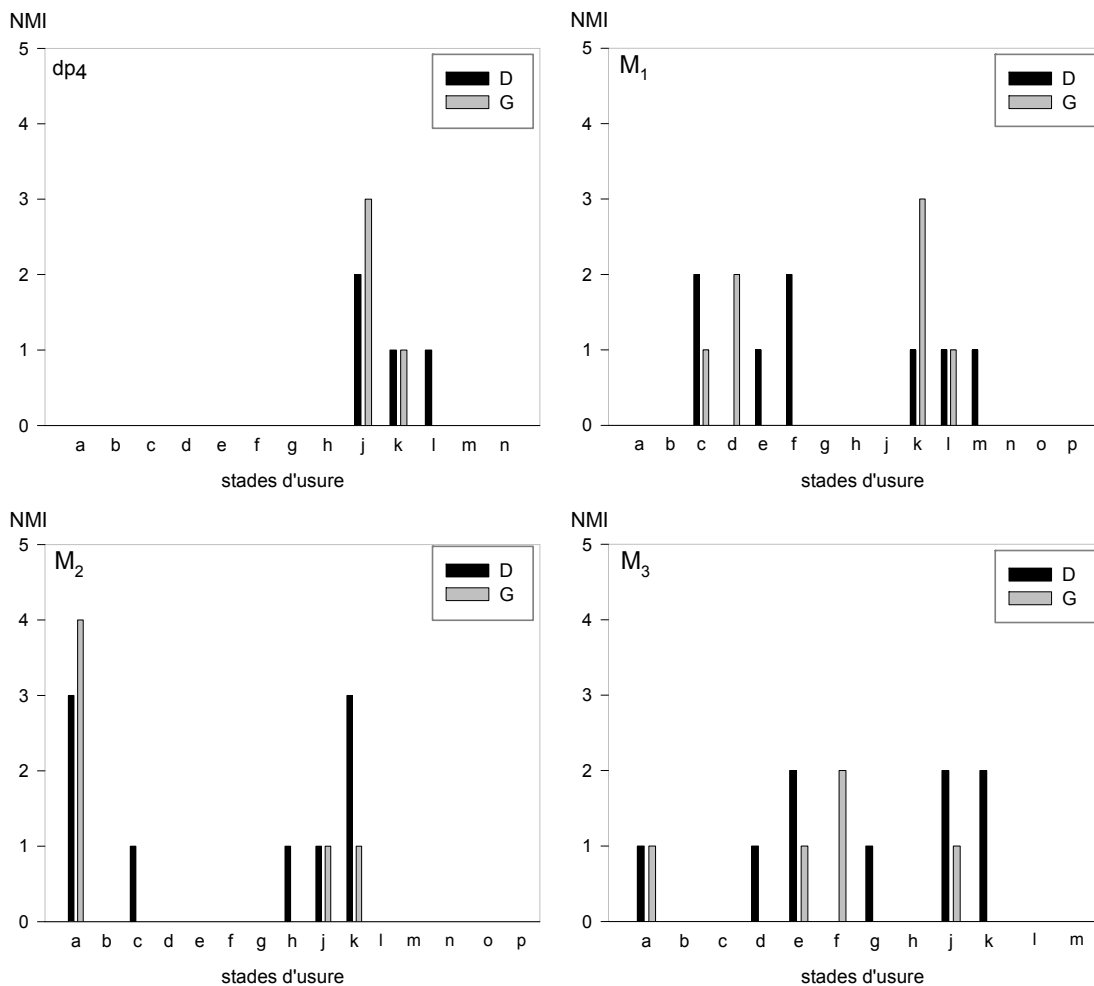


Figure 54 : Représentation des stades d'usures dentaires (selon Grant, 1982) (D = droites, G = gauches).

En termes d'âge dentaire, les estimations données par les deux méthodes basées sur les stades d'éruption et d'usure (méthodes de Grant et de Reher et Frison) sont cohérentes (Annexe 4). Par contre, celle fondée sur la hauteur des couronnes (méthode Klein-Spinage) montre des estimations parfois très différentes des deux autres méthodes (Annexe 4). De plus, des différences importantes dans l'estimation des âges des dents appartenant à une même mandibule sont à noter pour les deux types de méthodes, métrique ou qualitative (Annexe 4). Les âges obtenus à partir de séries dentaires apparaissent donc plus fiables que ceux obtenus à partir de dents isolées.

Malgré ces différences, les méthodes d'estimation de l'âge concordent, particulièrement si l'on considère les classes précédemment établies (Annexe 4). L'assemblage est donc, selon le matériel dentaire, composé d'au moins 5 jeunes et 7 adultes (Tableau 19).

Méthode	Jeunes	Adultes jeunes	Adultes	Adultes âgés	Total
Klein-Spinage	5	4	3	-	12
Grant	4	4	3	-	11
Reher et Frison	5	4	3	-	12

Tableau 19 : Résultats comparés des estimations d'âge (en classes) en NMI, selon les différentes méthodes utilisées.

Estimation de l'âge à partir du matériel postcrânien

Parmi les éléments postcrâniens, relativement peu de vestiges (NME=31) ont été attribués à de jeunes individus (moins de 2 ans). Il s'agit principalement d'os du squelette axial. Notons qu'un probable fragment de vertèbre cervicale dont le corps n'est pas fusionné aux arcs, indiquerait un individu âgé de moins de 4 mois, qui pourrait donc correspondre à un nouveau-né ou à un fœtus (Figure 55). En l'absence d'autres ossements confirmant la présence de très jeunes individus dans l'assemblage, nous considérons cette identification comme probable et à confirmer. Pouvant s'agir d'un fœtus et de ce fait, correspondre à une femelle gravide, nous n'en tiendrons pas compte dans les décomptes du NMI.

Trois acetabulum (en NME) non fusionnés correspondraient à deux individus âgés de moins d'un an. Les autres éléments du squelette permettant d'estimer un âge à partir du stade d'épiphyse,

se fusionnent plus tardivement au cours de la vie de l'individu, principalement entre 3 et 5 ans. Lorsque ceux-ci sont en cours d'épiphyse ils correspondent donc aux adultes jeunes. Il s'agit des os longs et des phalanges. L'élément le mieux représenté dans cette catégorie est le radius. Seul un fragment de diaphyse distale non fusionnée et de petite taille pourrait correspondre à un jeune (de moins de 2 ans). Un seul élément montre une épiphysation pratiquement complète de l'épiphyse proximale, alors que l'épiphyse distale est encore non fusionnée, indiquant un âge d'environ 4 ans. Les autres éléments non fusionnés correspondent, par leur taille, à de jeunes adultes : un individu âgé de moins de 3,5-4 ans et deux de moins de 5 ans. Selon le radius, au moins six individus sont âgés de plus de 5 ans.

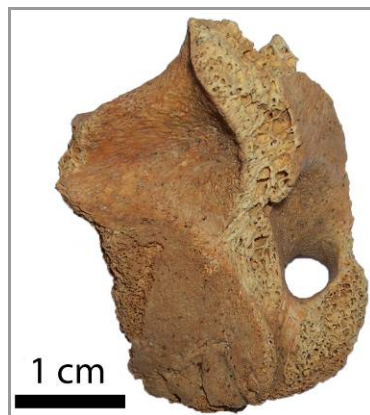


Figure 55 : Probable fragment de vertèbre cervicale (A94-4B) attribué à un très jeune individu.

Selon les différentes méthodes employées, la cohorte est donc représentée par un minimum de cinq jeunes, quatre jeunes adultes et six adultes, pour un NMI de 15 (Tableau 20). La structure d'âge des bisons d'Amvrosievka reflète donc une mortalité de type catastrophique. Les Paléolithiques ont abattu des individus majoritairement dans la force de l'âge. L'absence d'individus âgés (selon le matériel dentaire) atteste, selon les critères de M. Stiner (1994), l'absence de charognage.

Méthode	Jeunes	Adultes jeunes	Adultes	Adultes âgés	Total
Âges dentaires	5	4	3	-	12
Âges osseux	2	4		6	12
Total	5	4		6	15

Tableau 20 : Résultats comparés des estimations d'âge (en classes) en NMI, selon le matériel osseux et dentaire.

Sex-ratio

Le matériel osseux d'Amvrosievka ne présente pas de chevilles osseuses ni d'os coxaux suffisamment bien conservés pour permettre une détermination du sexe. Nous avons donc réalisé cette estimation à partir des mesures ostéométriques réalisées sur le squelette appendiculaire. Le train avant étant structuré par le poids de la tête, des cornes et de la musculature correspondante, le membre antérieur permet généralement une bonne différenciation du sexe (Monchot, 2000). Cette distinction est en effet très nette pour les métacarpiens. On obtient un minimum de trois femelles ou jeunes adultes et de trois mâles (Figure 56a).

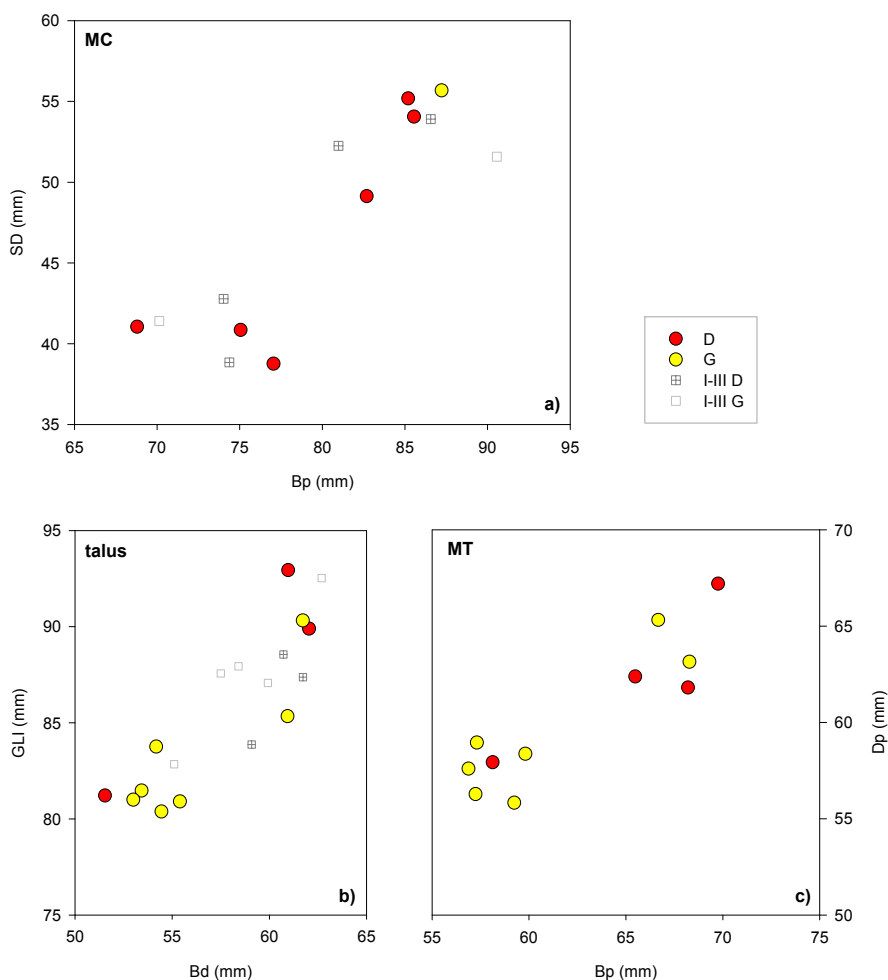


Figure 56 : Métacarpiens principaux a) : rapport entre la largeur proximale (Bp) et la largeur de la diaphyse (SD) ; talus b) : rapport entre la largeur distale (Bd) et la longueur latérale maximale (GLI) ; et rapport entre la largeur (Bp) et l'épaisseur (Dp) de l'épiphyse proximale des métatarsiens principaux c), selon leur latéralisation (D = droite ; G = gauche). Lorsque celles-ci étaient disponibles, les valeurs pour les ossements des décapages I-III (fouille 1986) ont été ajoutées pour comparaison.

D'après les talus, l'assemblage serait composé d'au moins cinq femelles ou jeunes adultes et de deux mâles (Figure 56b). Les mesures effectuées sur les métatarsiens montrent un rapport de cinq femelles ou jeunes adultes pour trois mâles (Figure 56c).

Les proportions de femelles/jeunes adultes et de mâles varie donc de 50/50 à 63/37%.

Ainsi, la structure de la population de la zone ouest du *bone bed* d'Amvrosievka, est proche de celles rapportées pour des populations de bisons actuels (Tableau 21). Toutefois, comme souligné précédemment, la cohorte est limitée, ces informations doivent donc être considérées avec prudence.

	Amvrosievka <i>bone bed</i> - WE	<i>Bison bonasus</i> Bialowieza ¹	<i>Bison bison athabascae</i> Mackenzie ²
Jeunes	33%	15%	36% veaux : 20% ; yearling : 16%
Adultes	77% 5 ♀ ou JAd / 3 ♂	85% 25% 2-3 ans ; 60% >4 ans : 4 ♀ / 3 ♂	63% 13% 2-3 ans ; 50% >4 ans

Tableau 21 : Structure de population estimée pour la cohorte de la zone ouest du *bone bed* d'Amvrosievka et comparée aux données publiées pour les population de *Bison bonasus* de la forêt de Bialowieza (Pologne et Biélorussie) et de *Bison bison athabascae* du Mackenzie Bison Sanctuary (Territoires du Nord-Ouest, Canada) (1 : d'après Pucek *et al.*, 2004b ; 2 : d'après Calef, 1984 *in* Reynolds *et al.*, 2003).

Saisonnalité

Pour l'étude de la saisonnalité, nous avons considéré les stades d'éruption et les premiers stades d'usure des dp₄ et des 1^{ères} et 2nd molaires inférieures, selon la méthode proposée par C. Reher et G. Frison (*in* Brugal & David, 1993).

Quatre rangées dentaires droites et deux dents isolées (NMI = 5) permettent d'estimer l'âge des plus jeunes individus et donc d'en déduire la saison d'abattage. Signalons que trois rangées dentaires gauches et trois dents isolées (NMI = 4) présentent des stades de développement

équivalents. De plus, les dp_4 présentent toutes le même stade d'usure (stades j à l de Grant), avec une bonne concordance entre les dents droites et gauches (Figure 54, Annexe 4).

Pour deux hémi-mandibules gauches, nous avons pu observer que les M_2 n'étaient pas encore sorties (A94-4B-N23 et A93-3B-N30), une hémi-mandibule droite présentait également une M_3 non sortie (A94-4B-N22). L'état de fragmentation des autres hémi-mandibules ne nous a pas permis de caractériser les stades d'éruption des molaires. Aussi toutes les jugales vierges ont été considérées sous le stade A_0 . Ce stade englobe donc des dents en cours de développement et incluses dans la mandibule ainsi que des dents presque formées, en cours d'éruption ou de percée gingivale (Annexe 4).

Nous obtenons deux M_1 droites rapportées au stade 6 et deux au stade 8. Une M_1 gauche rapportée au stade 6 et deux au stade 7 sont également présentes. Pour les M_2 : trois droites et quatre gauches sont non usées (stade A_0), et une droite correspond au stade 6 (Annexe 4). D'après les M_1 , quatre individus sont âgés d'un an ou moins (concordant avec le stade A_0 des M_2), et selon les M_2 , au moins un individu est âgé d'un peu moins de 2 ans. Aussi, les informations concordent pour estimer une saison d'abattage de la **mauvaise saison** au **début de la bonne saison**, *i.e.* en dehors de la période du rut.

De plus, le fragment de vertèbre précédemment attribué à un fœtus ou un nouveau né (Figure 55) confirme un abattage hivernal ou printannier.

IV-2-3-2. Traitement

Représentation squelettique

Toutes les parties anatomiques sont représentées dans des proportions diverses (Figure 57 et Annexe 5). Même les os fragiles tels les cartilages costaux, les sternèbres ou les os hyoïdes sont présents dans l'assemblage.

Le plus grand des UAM est égal au $NMIc_{max}$, aussi, le pourcentage de survie et le UAM standardisé sont identiques. Nous présenterons donc uniquement les valeurs du %UAM. De plus, compte tenu du faible nombre d'éléments entiers rapportés à des individus jeunes ou jeunes adultes (*i.e.* dont les os ne sont pas épiphysés ou en cours d'épiphysation), il ne nous a pas été

possible de comparer les proportions relatives des os longs des individus immatures et adultes, comme cela a pu être réalisé pour d'autres sites (Speth, 1983).

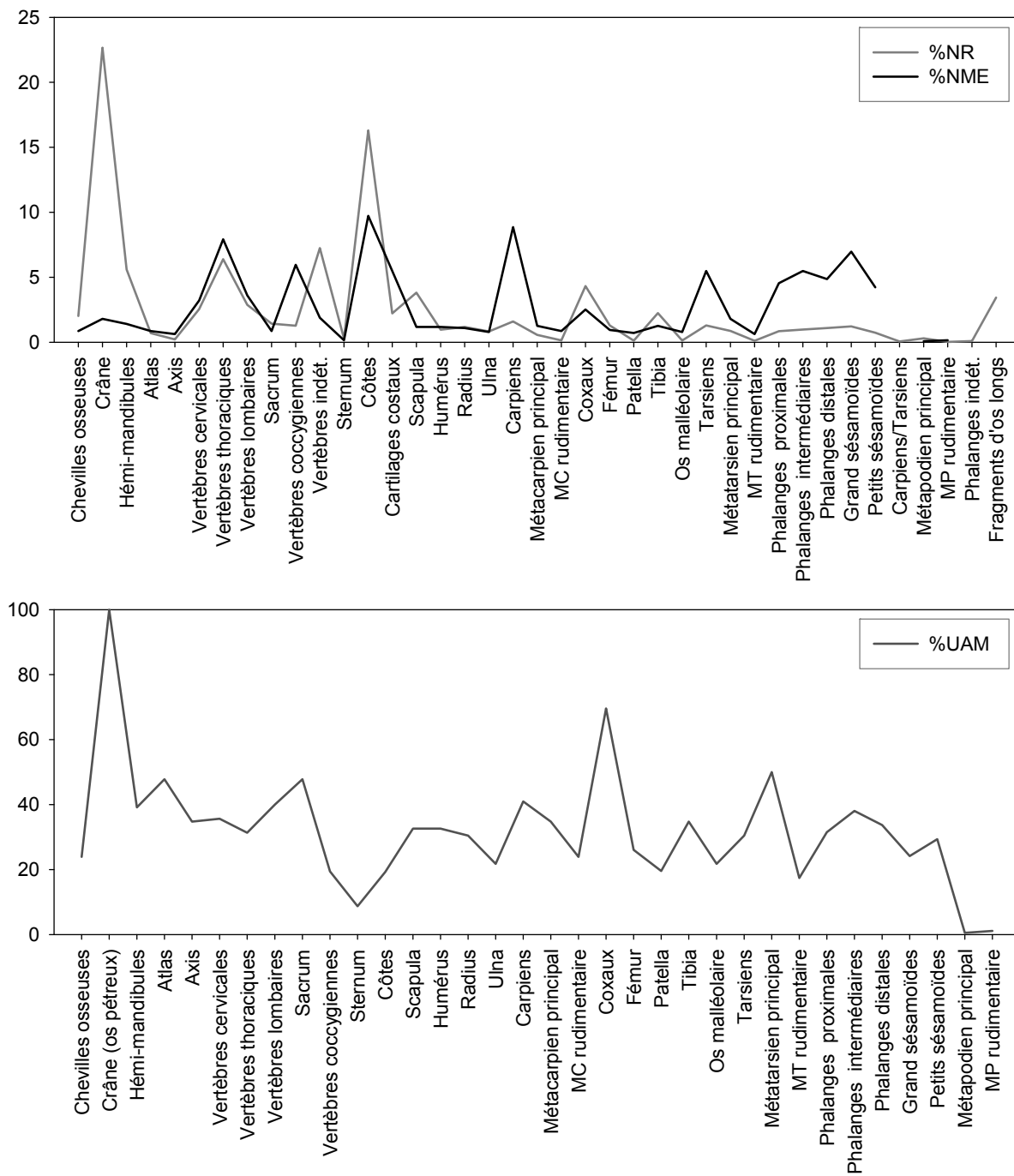


Figure 57 : Représentation squelettique par élément anatomique en %NR, %NME et UAM standardisé (%UAM).

En pourcentage de NR, des différences importantes sont à noter dans la représentation des différents éléments squelettiques. Les fragments crâniens et les côtes sont les éléments les mieux représentés (22,7 et 16,3% du NRT), suivi des vertèbres indéterminées (7,2%), des vertèbres thoraciques (6,4%), des héli-mandibules (5,6%), des os coxaux (4,3%), des scapulas (3,8%), des fragments d'os longs indéterminés (3,4%), ainsi que de l'ensemble des vertèbres cervicales (3,5%) et des vertèbres lombaires (2,9%) (Figure 57).

En pourcentage de NME, ces différences sont moins marquées. Les proportions relatives des fragments crâniens (1,8%), des héli-mandibules (1,4%) et des vertèbres indéterminées (1,9%) sont moins importantes. D'autres éléments sont au contraire mieux représentés : les vertèbres coccygiennes (6,0%), les carpiens (8,9%), les tarsiens (5,5%) ainsi que les phalanges et les sésamoïdes (Figure 57).

Ces différences entre pourcentages de NR et de NME attestent une fragmentation différentielle des éléments selon qu'ils sont plus ou moins sujets aux effets de la diagenèse.

Les proportions relatives des éléments anatomiques selon leurs valeurs standardisées de UAM apparaissent plus informatives. Les éléments crâniens sont alors les mieux représentés (%UAM = 100). Notons également une bonne représentation des os coxaux (69,6 %), des métatarsiens principaux (50 %), de l'atlas et du sacrum (47,8 % chacun) (Figure 57).

Nous avons également choisi de réaliser les représentations anatomiques selon cinq régions anatomiques (Tableau 22). Ces catégories tiennent compte des modes de boucherie des grands ongulés et informent donc notamment sur les modes de traitement des carcasses. Lors du processus de désarticulation du membre postérieur, la ceinture pelvienne, contrairement à la ceinture scapulaire pour le membre antérieur, n'est pas nécessairement séparée du squelette axial (Patou-Mathis, 1997b). Aussi c'est la raison pour laquelle nous avons associé les os coxaux au squelette axial. De plus, afin de ne pas surreprésenter le squelette crânien, seuls les os pétreux (*i.e.* l'élément le mieux représenté dans notre assemblage) et les héli-mandibules ont été considérés comme représentatifs de cette catégorie, et ce, tant dans le calcul des pourcentages de NME que des UAM standardisés.

Régions anatomiques	Éléments squelettiques
Squelette crânien	Crâne, hémi-mandibules
Squelette axial	Vertèbres, sternèbres, côtes, cartilages costaux, coxaux
Partie supérieure du membre antérieur	Scapula, humérus, radius, ulna
Partie supérieure du membre postérieur	Fémur, patella, tibia, os malléolaire
Autopode	Carpéens, tarsiens, métapodiens principaux, métapodiens rudimentaires, phalanges, sésamoïdes

Tableau 22 : Subdivision anatomique du squelette.

Selon les pourcentages de NME, les parties anatomiques les mieux représentées sont le squelette axial et l'autopode. Le squelette crânien et les parties supérieures des membres apparaissent nettement plus faiblement représentés. On observe donc une bonne corrélation entre la représentation anatomique et les proportions relatives des éléments présents dans un squelette complet de bison (Figure 58).

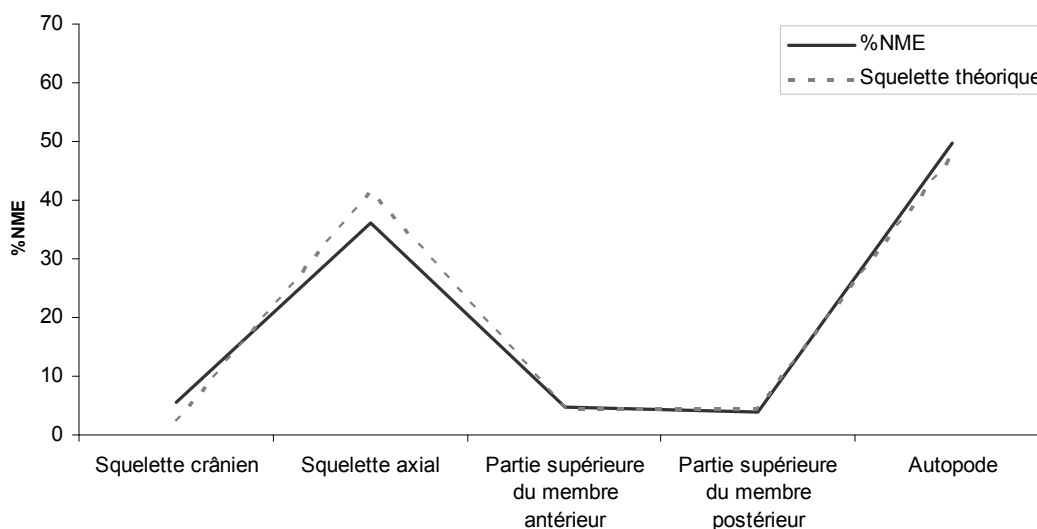


Figure 58 : Représentation des unités anatomiques en pourcentage de NME, comparées aux valeurs théoriques d'un squelette complet.

Si l'on considère la représentation des unités anatomiques selon le UAM standardisé, le squelette crânien est alors l'unité la mieux représentée. Les différentes unités du squelette postcrânien sont représentées dans des proportions relativement identiques (Figure 59). Le UAM standardisé le

plus faible est atteint par le squelette axial et la partie supérieure du membre postérieur (respectivement 35 et 36,7) aussi, il apparaît qu'un minimum de huit individus présentent des représentations anatomiques complètes.

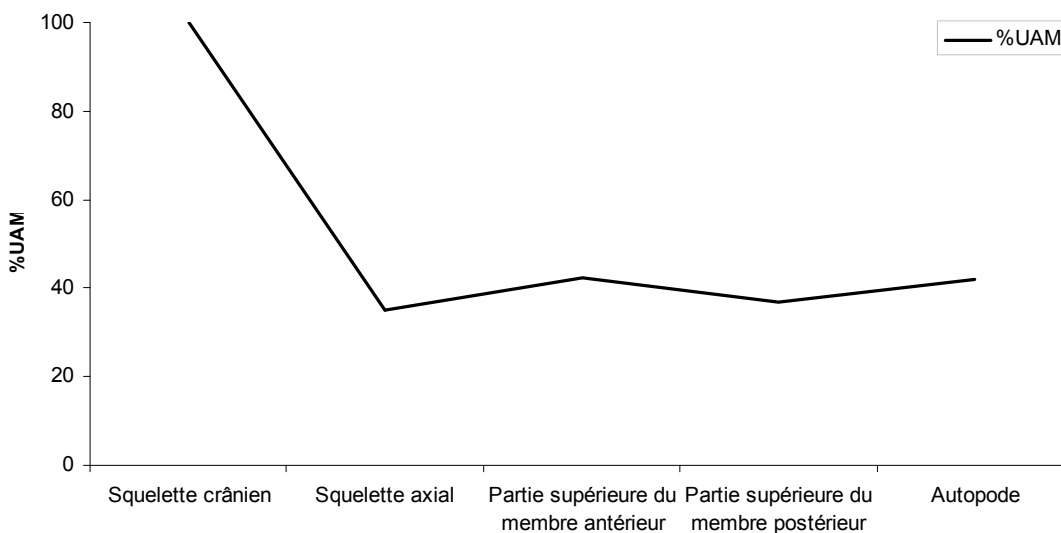


Figure 59 : Représentation des unités anatomiques, selon les valeurs de UAM standardisées.

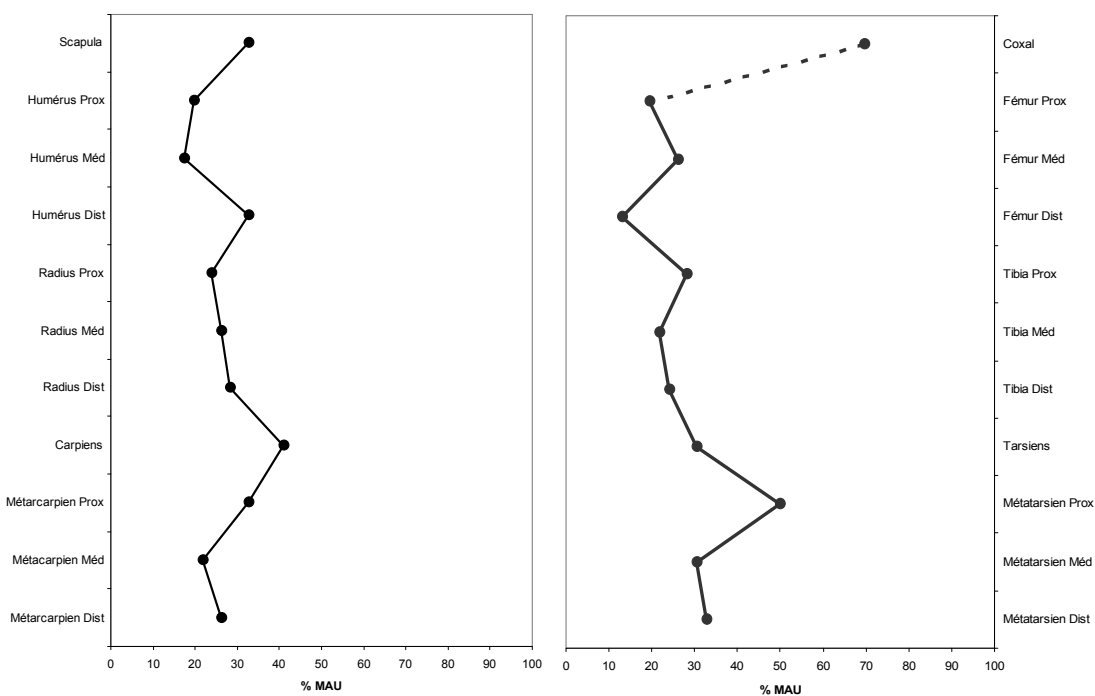


Figure 60 : Représentation (en %MAU) des différentes parties des os des membres.

En outre, les os du membre antérieur et postérieur sont représentés de façon très uniforme (Figure 60), que ce soit entre les différents os comme entre leurs différentes parties. Aucune sélection apparente n'est à signaler, la désarticulation des membres a donc dû être limitée (Todd, 1987).

Stratégies nutritives

La conservation différentielle dépend de la densité des ossements, mais aussi de la taille et la forme de l'os lui-même (Lyman, 1994b). Nous avons utilisé les données publiées par Y. Lam *et al.*, (1999) sur la densité osseuse des grands bovidés que nous avons confronté aux proportions d'ossements présents dans l'assemblage (en %MAU).

Pour **l'ensemble du squelette**, les éléments de faible et de forte densité structurelle sont représentés dans des proportions identiques (Figure 61). Selon la corrélation de rang de Spearman, la représentation squelettique n'est pas liée à la densité osseuse ($R' = 0,0395$; $P = 0,683$; $N = 109$). Ainsi, même si l'élément de densité structurelle la plus importante (l'os pétreux) est également celui le mieux représenté (%MAU = 100), la conservation différentielle des ossements ne semble donc pas corrélée à la densité, bien que d'autres caractéristiques intrinsèques puissent en partie être à l'origine d'une conservation différentielle des éléments anatomiques (Lyman, 1994b).

Si l'on considère la représentation relative des éléments anatomiques selon leur utilité générale (Emerson, 1990), il nous faut constater que les éléments de faible, moyenne et haute utilité sont présents de façon équivalente dans l'assemblage (Figure 62). Notons toutefois que les éléments du squelette axial sont globalement mieux représentés que ceux du squelette appendiculaire. Ce profil de courbe pourrait donc correspondre à un profil soit de type « sans contrainte », soit de type « masse inverse ». L'absence de corrélation entre les deux variables considérées ($R' = 0,0178$; $P = 0,923$; $N = 31$) pourrait résulter de la conservation différentielle ou d'une absence de transport des éléments squelettiques (Grayson, 1989). La bonne représentation des éléments du squelette axial (de plus faible potentiel de conservation) tendrait à confirmer une absence, au moins pour certains individus, de transport des unités anatomiques et correspondrait

alors au profil de type « sans contrainte ». La présence importante d'éléments axiaux est caractéristique des sites d'abattage (Monchot & Horwitz, 2002).

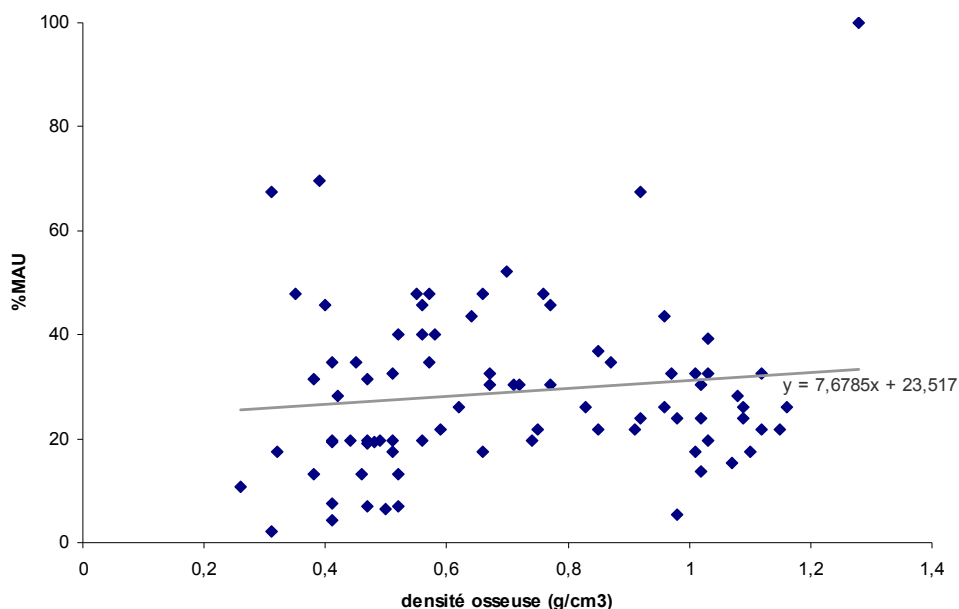


Figure 61 : Représentation squelettique (en %MAU) en fonction de la densité des ossements (en g/cm^3).

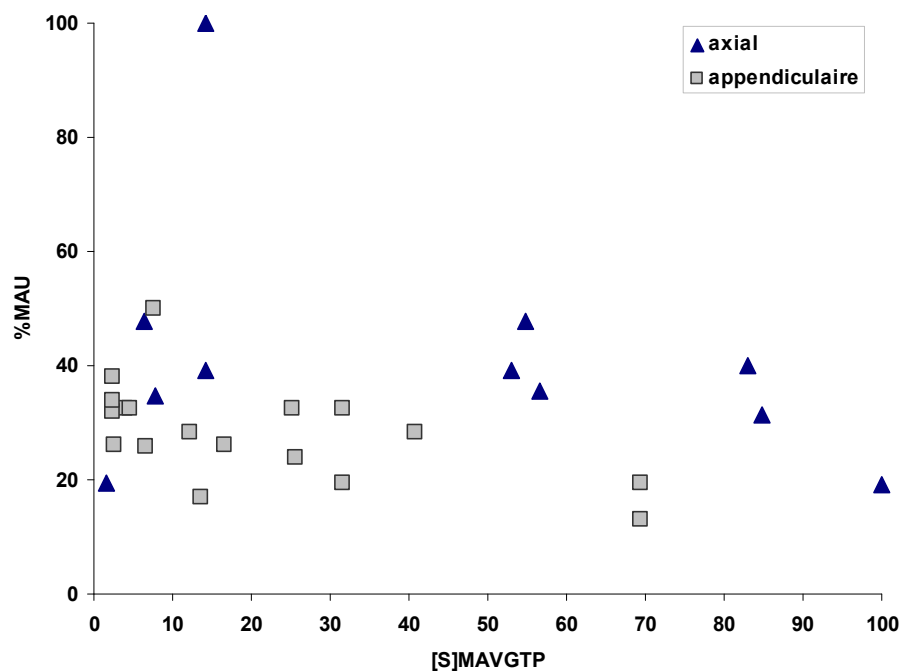


Figure 62 : Représentation anatomique (en %MAU) en fonction de l'indice d'utilité ([S]MAVGTP) défini par A. Emerson (1990). Les os du squelette axial et du squelette appendiculaire ont été distingués.

En considérant la représentation des **os longs** en fonction de leur indice de graisse (Brink, 1997), nous sommes dans la même situation : les parties présentant de faible, moyenne et forte proportions de graisse sont représentées globalement dans les mêmes proportions (Figure 64). La corrélation entre les deux variables n'est pas significative ($R^2 = -0,077$; $P = 0,754$; $N = 18$). Aucun choix apparent n'est donc à noter pour les os longs selon leurs teneurs en graisse. Ceci est en accord avec l'homogénéité de leur représentation précédemment mise en évidence (Figure 60).

Cependant, la corrélation est significative et positive entre le %UAM et la densité osseuse des os longs ($R^2 = 0,384$; $P = 0,0253$; $N = 34$) (Figure 63). L'action des processus post-dépositionnels a donc pu affecter la représentation relative de ces éléments. L'absence de corrélation entre pourcentage de graisse et %UAM des os longs permet toutefois d'exclure une action des carnivores sur ce matériel.

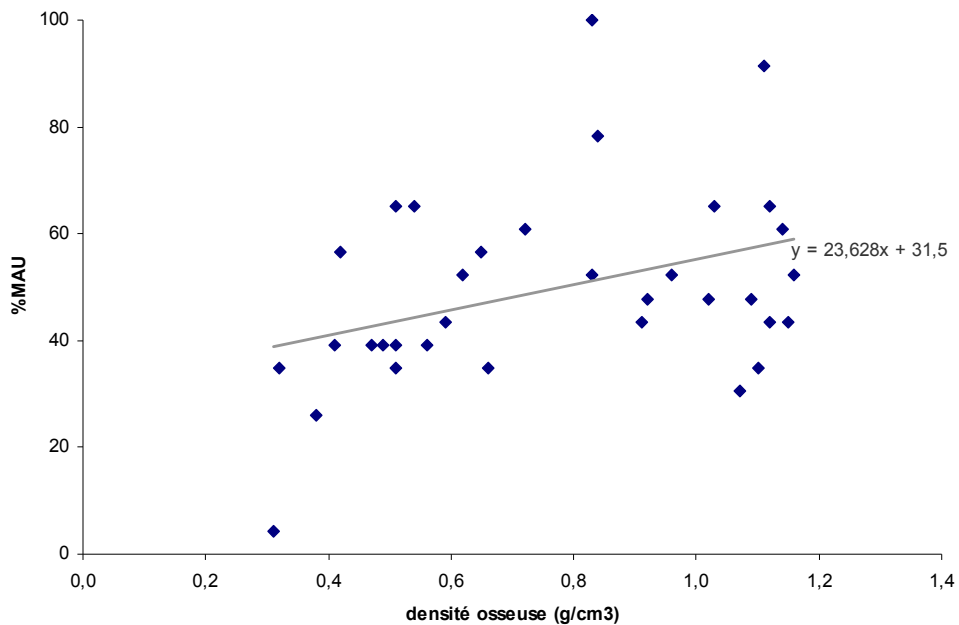


Figure 63 : Proportions relatives des segments d'os longs (en %MAU) en fonction de leur densité osseuse (en g/cm^3).

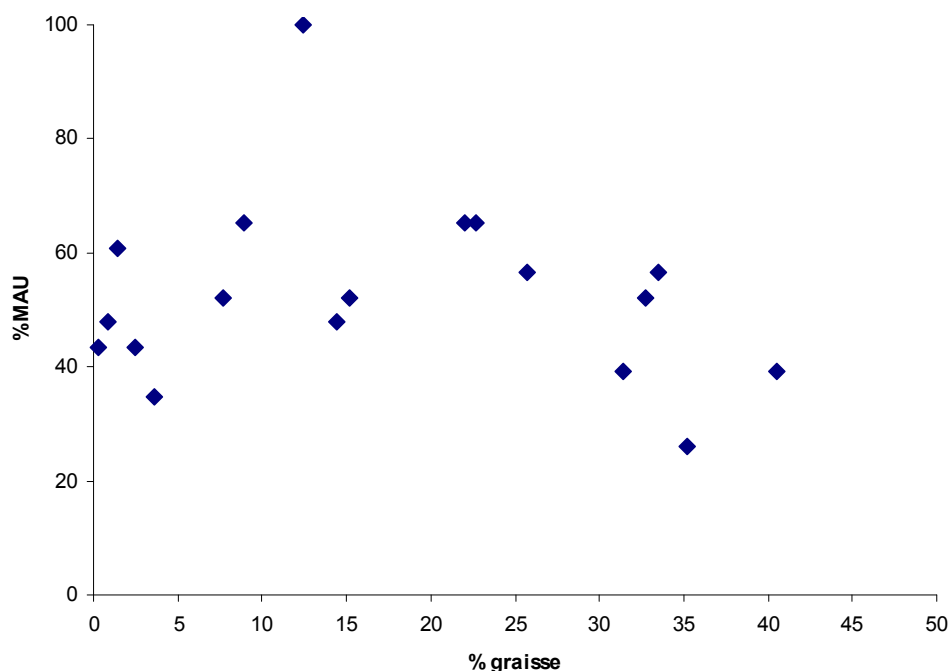


Figure 64 : Proportions relatives des segments d'os longs (en %MAU) en fonction de leur pourcentage de graisse.

L'absence de corrélation entre %UAM et l'indice d'utilité ainsi qu'entre %UAM et l'indice de graisse, pourrait être un indice de conservation différentielle (Grayson, 1989). Toutefois, les éléments de faible potentiel de conservation comme les ossements du squelette axial sont particulièrement bien représentés. Il apparaît donc plus probable que les représentations anatomiques reflètent directement le traitement des éléments anatomiques.

En termes de traitement, il n'y a donc aucune relation apparente avec l'utilité des parties anatomiques. Deux hypothèses sont alors possibles :

- soit certains individus n'ont pas été exploités,
- soit une partie au moins des individus abattus ont été traités sur place, traduisant alors un abandon des éléments squelettiques dans le site d'abattage.

Ces indices se rapportent toutefois uniquement aux ossements. Une partie de l'information concernant les éléments non associés à des unités squelettiques (notamment les organes internes) n'est malheureusement pas préservée dans les assemblages archéologiques, ce qui peut fausser les résultats obtenus. De plus, le manque de corrélations apparent entre représentations anatomiques et indices, est certainement, non seulement, à rapporter à des phénomènes

économiques (choix des parties ou des éléments squelettiques prélevés vs abandonnés), mais également techniques ou culturels ; variables que les indices (économiques) ne permettent pas de mesurer (Brink, 2004).

Stries de boucherie

Les stigmates d'origine anthropique attestent de différentes étapes du traitement des carcasses (Figure 66). Quelques stries observées sur la face antéro-basale de deux hémimandibules, ainsi que sur la diaphyse d'un métatarsien principal indiquent l'enlèvement de la peau. Pour le métatarsien, les stries sont superficielles, obliques et groupées sur la face antéro-médiale de la diaphyse médiane. Elles pourraient donc correspondre à l'enlèvement de la peau mais dans le but de récupérer les tendons, plutôt qu'au dépeçage proprement dit.

La présence de stries sub-verticales au niveau de l'insertion du muscle mylo-hyoïdien (entre la M₁ et la M₂) sur une autre hémimandibule atteste le prélèvement de la langue. Sur ce même os, des stries obliques situées dans la fosse massétérique (à la base du processus coronoïde), semblent indiquer l'enlèvement du muscle masséter ou du muscle temporal dans le but de faciliter la désarticulation de la mandibule (Valensi, 1991). Ces deux types de stigmates sont significatifs des étapes de démembrement (Binford, 1981).

Le démembrement entre le coxal et le fémur est confirmé par des stries situées sur la lèvre de l'acétabulum. Des stries situées sur l'épiphyse proximale d'un humérus prouvent, quant à elles, la désarticulation scapulo-humérale.

Les stries les plus nombreuses ont été observées sur les côtes, les vertèbres (les processus épineux principalement) et les diaphyses des os longs, résultant de la récupération de la viande (Figure 65). Parmi ces stigmates, des stries situées sur la partie supérieure des côtes (face dorsale), sur les processus épineux des vertèbres thoraciques et lombaires, ainsi que sur les processus articulaires craniaux des vertèbres lombaires attestent l'enlèvement du filet, étape rapportée aux premières phases de traitement des carcasses (ou boucherie primaire) (Binford, 1981).

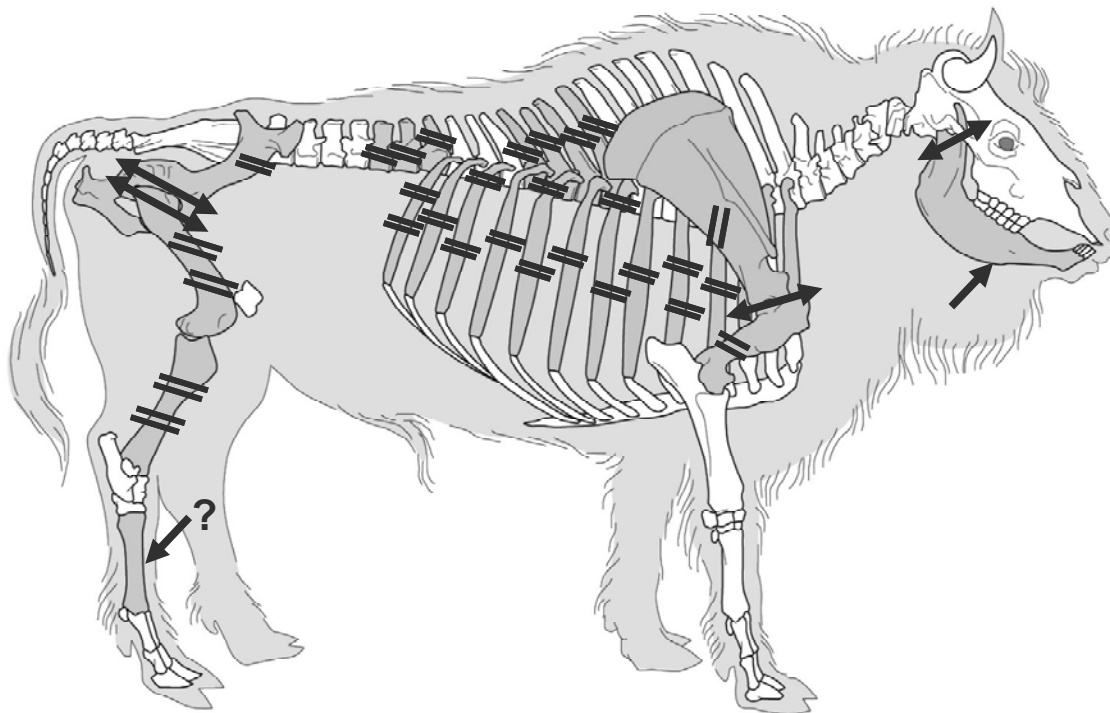
Des stigmates très profonds ont été observés sur un probable fragment de côte (Figure 65). Ils semblent résulter d'un mouvement proche d'une percussion répétée et se rapprocheraient plus

d'un *chop mark* que d'une strie de boucherie proprement dite. Ils pourraient alors provenir du dépeçage de la cage thoracique, ou résulter du fait que la carcasse soit devenue plus résistante aux outils de boucherie, après un temps de « séchage » ou une fois gelée (Binford, 1981 ; Fisher, 1995).



Figure 65 : Exemples de stigmates d'origine anthropique : processus épineux de vertèbre thoracique présentant une strie de décharnement (A93-3Б-#111), et probable fragment de côte présentant des stigmates profonds (pseudo-*chop mark*) pouvant résulter du dépeçage (A93-2B).

L'absence de traces sur les surfaces articulaires costales des vertèbres thoraciques et sur la face interne des côtes, pourrait indiquer que les côtes n'étaient pas ou rarement désarticulées. Par contre, elles ont pu être brisées au niveau du corps, sans extraire la tête costale du rachis (Valensi, 1991), ce que semble confirmer la présence de ce pseudo-*chop mark*.



← dépouillement ↔ démembrement / désarticulation == décharnement

Figure 66 : Localisation schématique et nature des stries de boucherie observées sur les éléments squelettiques (modifié d'après M. Coutureau (inrap)).

Fracturation

La fracturation dynamique sur os frais est attestée sur les os longs. Un métatarsien gauche montre une zone d'impact à l'extrémité proximale de la diaphyse (face dorsale). Un fragment de diaphyse médiale de métarpézien non latéralisé présente des lésions d'impact (face latérale ou médiale). Deux fragments de diaphyse médiale d'un fémur non latéralisé présentent également

une zone d'impact sur la face crâniale. La conservation des autres os longs ne nous a pas permis d'identifier la zone d'impact sur l'os. Notons toutefois que certains os longs sont complets, particulièrement les métapodiens principaux. De plus, aucune phalange n'a été fracturée, elles étaient très très majoritairement complètes. Il semble en être de même des hémi-mandibules, bien que leur état de conservation ait empêché la lecture de ce type de stigmate.

Aussi, la fracturation des os (notamment des os longs) pour la récupération de la moelle ou d'autres tissus, ou pour faciliter la désarticulation apparaît non systématique.

La présence de l'ensemble de ces stigmates montre que le traitement des carcasses a eu lieu sur place. Signalons que de nombreuses connexions anatomiques étaient préservées : crâne-mandibules, segments du squelette axial, radius-carpéens, tibia-tarsiens, carpiens et tarsiens – métapodiens principaux, métapodiens-phalanges. Celles-ci, ainsi que la présence de squelettes complets dans les représentations anatomiques, attestent l'abandon des éléments squelettiques après leur traitement, directement sur le lieu d'abattage. Les premières étapes de boucherie sont présentes dans l'assemblage. Les carcasses semblent en effet avoir été dépouillées, démembrées et décharnées sur le site d'abattage. Les marques liées à la désarticulation sont peu nombreuses. Deux hypothèses sont possibles : soit, la désarticulation a été opérée en un autre lieu (dans une autre zone du *bone bed* ou peut-être dans le campement) ; soit, la désarticulation n'a pas eu lieu ou a été réduite (au moins pour les 7 individus dont les carcasses sont « complètes »), ce qui confirmerait l'exploitation apparemment limitée des carcasses. L'étude des ossements de bison du campement et des autres zones du *bone bed* permettrait de vérifier si cette activité a pris place sur le gisement.

Selon la nomenclature de L. Binford (1981), les stigmates observés peuvent être principalement attribués aux étapes de boucherie primaire (dont, comme nous l'avons précédemment noté, l'enlèvement de la langue et du filet font partie), bien que la segmentation plus avancée des carcasses et le décharnement des membres (boucherie secondaire) soient également attestés. Selon cet auteur, lorsque le décharnement est réalisé sur le lieu de boucherie primaire (*kill site*), il s'agit alors d'une activité secondaire associée à une segmentation limitée de la carcasse. Ceci semble être le cas dans la zone ouest du *bone bed* d'Amvrosievka.

En l'absence d'ossements brûlés, il n'est pas certain qu'une consommation ait eu lieu directement sur place. Toutefois, les données ethno-historiques, tendraient à proposer une consommation de certains éléments sur ou à proximité immédiate du lieu d'abattage ; la quantité d'animaux abattus et de personnes disponibles pour le traitement des carcasses conditionnant le temps de séjour à proximité du *kill site*, et donc la quantité nourriture consommée sur place (Kehoe, 1973a ; Binford, 1978 ; Brink, 2004).

IV-3. Conclusions

Cette étude a mis en évidence qu'un minimum de 23 bisons sont présents dans le corpus étudié, représentés par au moins cinq jeunes, quatre jeunes adultes et six adultes (dont au moins trois mâles et cinq femelles ou jeunes mâles). L'examen des stades d'éruption et d'usure dentaire nous a permis d'estimer que les abattages ont eu lieu entre l'hiver et le printemps, sans sélection particulière des individus abattus. Les proportions de mâles, de femelles et de jeunes tendraient à prouver que la chasse était orientée sur des groupes mixtes et dans une moindre mesure, sur des groupes de mâles.

Les représentations anatomiques caractérisant des squelettes complets, sans sélection apparente selon les qualités nutritives des éléments, permettent d'envisager l'abandon de quartiers de carcasses ou de carcasses quasi-complètes sur place. Aucun transport différentiel ni conservation différentielle ne sont apparents. De plus, l'exploitation des carcasses apparaît limitée : relativement peu d'éléments anatomiques présentent des marques de boucherie ; les premières étapes de traitement des carcasses (boucherie primaire) sont les mieux représentées.

Ainsi, la présence exclusive d'une seule espèce, le bison, le type de mortalité (catastrophique) et de représentation squelettique, la présence de connexions anatomiques ainsi que la localisation même du site (sur la pente d'un ravin) et les faibles proportions d'industries lithique et osseuse comparativement aux vestiges fauniques *s.s.*, attestent (d'après les différents modèles d'exploitation des carcasses animales) que ce site constitue un site à fonction spécialisée dans l'abattage et le traitement (apparemment partiel) du bison.

Considérant le temps nécessaire au traitement d'une carcasse complète de bison adulte, une consommation partielle sur place ou à proximité est très probable, bien que peu évidente à partir

du matériel étudié. En outre, aucun élément n'atteste l'utilisation secondaire des éléments osseux dans un but technique. Seules les peaux (et peut-être également les tendons) ont pu être prélevées et utilisées ultérieurement.

Enfin, selon la topographie, la structure sociale de la cohorte et la présence de stigmates de piétinement (charriage à sec), il semble que l'Homme ait abattu, vraisemblablement à plusieurs reprises, des groupes de bisons par rabattage dans le piège naturel que constitue le petit ravin sur la pente duquel se situe le *bone bed*.

Chapitre V.

Synthèse et discussion :
Chasseurs et bisons...

À la suite de l'étude isotopique et archéozoologique réalisée sur le matériel faunique du gisement d'Amvrosievka, il convient de comparer maintenant les différents résultats obtenus afin de mettre en évidence les relations existant entre les chasseurs épigravettiens et leurs gibiers. Les données nous permettant d'apporter des éléments de réponse aux problématiques paléoéthologiques et palethnographiques initialement posées seront mises en exergue et nous discuterons des perspectives méthodologiques et théoriques que notre étude a mis en évidence.

Dans ce chapitre, les teneurs en isotopes stables des bisons d'Amvrosievka seront comparées aux valeurs publiées pour les grands bovidés du Pléistocène supérieur. Nous allons également confronter nos données aux résultats d'autres disciplines, dans le but de vérifier nos interprétations quant à la fonction du gisement. Afin d'émettre des hypothèses quant à l'économie de subsistance des Épigravettiens des steppes du nord de la mer Noire, nous allons comparer les données obtenues à celles d'autres sites sub-contemporains des steppes méridionales d'Europe orientale. Enfin, une comparaison diachronique avec des gisements, également orientés dans l'acquisition du bison, sera effectuée. Une discussion sur la place du bison au sein des économies paléolithiques sera alors menée.

V-1. Palethnographie et paléoéthologie à Amvrosievka

V-1-1. Synthèse méthodologique

Notre étude a permis de mettre en évidence des éléments importants concernant une approche combinée biogéochimie/archéozoologie. Elle permet également de mettre en place un protocole d'analyse, grâce aux possibilités et aux limites interprétatives auxquelles nous avons été confrontée. Les études isotopiques intra-individuelles sont en effet relativement récentes et la taille importante de notre échantillon nous a permis de tester des paramètres peu considérés jusqu'à présent.

Un élément important, mais n'étant pas toujours possible lors des analyses biogéochimiques, est d'utiliser des échantillons anatomiquement et spécifiquement identifiés, mais également calés stratigraphiquement. La (ou les) dents prélevées peuvent être différentes selon la problématique

développée et le taxon considéré. Dans notre cas, pour restituer le « paléo-*isoscape*⁴⁸ » des grands bovidés et tester la présence de « cohortes isotopiques » au sein des individus, il était nécessaire d'étudier des dents appartenant à des individus adultes, sans influence du lait maternel. Les M₃, avec leur couronne haute, apparaissent donc comme les éléments anatomiques les plus appropriés, et ce, particulièrement pour un échantillonnage séquentiel. L'avantage d'utiliser des dents est multiple : meilleure conservation du signal dans l'émail, possibilité de réaliser des échantillonnages sériés ainsi que des comparaisons avec différents tissus (et donc différentes « horloges géochimiques ») lorsque les racines et/ou l'os mandibulaire sont disponibles.

En outre, les dents en cours de croissance ou présentant les tout premiers stades d'usure, sont particulièrement importantes pour estimer la (les) saison(s) de naissance. Toutefois, l'étude de la saisonnalité des naissances doit être complétée d'un contrôle du temps de minéralisation. Le temps de minéralisation est certainement lié à des facteurs écologiques ou physiologiques. Nous avons montré que celui-ci est variable et affecte le schéma de variation de $\delta^{18}\text{O}$, qui prend alors l'apparence de plusieurs saisons de naissance, particulièrement lorsque les hauteurs de couronne ne sont pas complètes. Ainsi, une même zone de la couronne (particulièrement la moitié inférieure) n'enregistre pas nécessairement le même moment de la vie de l'individu (et donc pas le même moment de l'année), et ce, même au sein d'une même cohorte isotopique dont les naissances sont saisonnières.

Pour l'estimation de la saison et de la saisonnalité (rythmicité) des naissances il est donc nécessaire :

- d'utiliser préférentiellement des dents pas ou peu usées (groupes d'âge A à C), car le temps de minéralisation peut fausser la lecture de la saisonnalité des naissances lorsque seule des dents usées sont considérées ;
- ou de vérifier que les dents utilisées ne présentent aucune différence concernant le temps de minéralisation.

En outre, les dents présentant une couronne en cours de minéralisation permettent d'estimer la saison de mort des individus. Cette technique concorde avec les méthodes d'estimations basées sur l'âge dentaire ou osseux et apparaît plus précise que ces dernières (*cf. infra*).

⁴⁸ Soit le paléo-*isotopic landscape* (Fenner & Frost, 2009).

Nous avons également mis en évidence, au travers des signatures isotopiques du collagène de l'os et de la dentine, que ces tissus reflètent chez les grands bovidés, différentes périodes de vie. Certains individus ont en effet des valeurs significativement plus élevées ou au contraire plus faibles en $\delta^{15}\text{N}$ dans la dentine, comparativement à l'os. La dentine, qui ne se remodèle pas, refléterait certaines périodes de la vie alimentaire de l'animal (certainement fonction des principales saisons de croissance des racines), par opposition à l'os qui lui, se remodèle et restitue des valeurs moyennes, caractéristiques des dernières années de vie de l'individu.

De plus, la confrontation directe des variations intra-individuelles des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ est indispensable pour mettre en évidence, d'une part, l'histoire individuelle, et d'autre part, de tenter de réaliser des regroupements au sein de la cohorte étudiée.

La détermination de l'âge et du sexe apparaît également comme un élément particulièrement important pour des animaux dont le comportement alimentaire et la mobilité sont différents selon le sexe et l'âge des individus, comme cela est le cas des bisons. Cependant, il n'est pas possible à partir des M_3 d'identifier le sexe des individus, ce qui a limité nos interprétations. Par contre, des mesures réalisées sur les mandibules⁴⁹ ou sur les M_1 et les M_2 associées, pourraient permettre d'identifier le sexe des individus étudiés (Helmer & Monchot, 2006). Pour le matériel d'Amvrosievka, la majorité des échantillons sont des dents isolées, et nous ne disposons des mesures des M_1 et M_2 que pour trois individus⁵⁰ provenant de la zone ouest. Aussi, il ne nous était pas possible de déterminer si les différences observées étaient liées ou non au sexe. Pour tester ce paramètre, il nous serait nécessaire de réaliser des mesures sur les M_1 et les M_2 des individus provenant de la zone centrale et du campement dont les M_3 ont été prélevées pour les analyses isotopiques.

Par contre, les regroupements d'individus sont particulièrement intéressants lorsque l'âge est pris en compte. Ceci permet notamment de vérifier si une ou plusieurs cohortes sont représentées, et ce, particulièrement dans le cas des jeunes et des très jeunes adultes (classes d'âge A et B). En effet, si ceux-ci sont nés la même année et ont vécu au sein de la même cohorte, ils ont

⁴⁹ Dont la préservation dans les sites paléolithiques, permet rarement de telles estimations.

⁵⁰ Dont Amv-20, dont la couronne de la M_3 , en cours de croissance, ne permettait pas de l'inclure dans les comparaisons interindividuelles.

théoriquement vécu sous les mêmes conditions (*cf.* Chap. II et III). À Amvrosievka nous avons mis en évidence des schémas de variations distincts au sein de la classe d'âge B, qui indiquent des individus appartenant à des cohortes distinctes et donc des moments d'acquisition différents (Figure 46, p. 124 ; Tableau 12, p. 126). La mise en évidence de cohortes isotopiquement distinctes pour les autres classes d'âge semble confirmer ces résultats (*cf.* Chap. III).

Des analyses biogéochimiques sur des populations actuelles⁵¹ seraient nécessaires afin de confirmer certaines de nos conclusions, notamment pour ce qui a trait à la saison de naissance ou à la nature des signatures isotopiques enregistrées par la dentine. Pour l'estimation de la saison de naissance, les M₃ sont en effet plus difficilement « indicatives » que les M₁ ou les M₂. Il serait donc nécessaire de réaliser des mesures de $\delta^{18}\text{O}$ sur des grands bovidés actuels (strictement), et dont la saison de naissance est connue. De telles mesures n'ont à notre connaissance, jamais été publiées.

Par ailleurs, la réalisation d'une carte de répartition du strontium biologiquement disponible dans la région du site et les régions adjacentes, permettrait d'estimer les limites du (des) territoire(s) exploité(s) par les bisons. Ce type d'analyse est envisageable pour la région d'Amvrosievka.

En résumé, afin de répondre à une problématique intra-individuelle et populationnelle, une analyse isotopique et archéozoologique combinée nécessite :

- de disposer d'un matériel abondant en NMI (anatomiquement et spécifiquement identifié) et spatialement positionné, afin de comparer les signatures isotopiques d'un nombre important d'individus de différentes classes d'âge ;
- de déterminer l'âge et le sexe des individus ;
- de vérifier si le temps de minéralisation est identique ou variable selon les individus ;
- de considérer des individus dont les couronnes sont peu ou non usées afin d'estimer leur saison de naissance ;
- pour l'estimation de la saison de mort, de considérer des individus dont l'émail est en cours de croissance, permettant ainsi de comparer les résultats obtenus avec les données relatives aux saisons d'abattage estimées via l'étude des âges dentaire et osseux ;

⁵¹ Réalisées sur différentes populations, considérant des individus d'âge et de sexe différents, dont l'histoire alimentaire et spatiale est connue.

- de confronter directement les variations de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (autrement dit, de ne pas séparer les enregistrements appartenant à un même individu) permettant d'interpréter les variations intra-individuelles mais également de confronter les schémas de variations interindividuellement ;
- et enfin, pour les grands bovidés, de séparer les données obtenues sur les collagènes osseux et dentaires, car ceux-ci reflètent différentes période de vie de l'animal.

V-1-2. Histoire pré et post-dépositionnelle de l'assemblage faunique du *bone bed*

Dans le *bone bed* d'Amvrosievka, dont l'étendue et l'épaisseur sont considérables (20 cm à 1,5 m d'épaisseur sur plus de 800 m²), le bison constitue le seul taxon représenté (densité d'ossements dans la zone ouest : plus de 1 100 os / m²). Pour l'ensemble du site, il a été estimé que plus de 500 individus seraient présents dans le niveau archéologique (Krotova & Belan, 1993). Notre étude a permis de mettre en évidence un nombre important de données concernant l'histoire taphonomique de l'assemblage faunique.

Une concentration d'ossements de mammifères peut être le résultat de divers processus : action de cours d'eau, piège naturel (comme les avens-pièges), ou lié à l'activité de prédation ou de collecte (charognage) des hommes ou des carnivores (Todd, 1987). Nous avons démontré qu'à Amvrosievka, l'accumulation des vestiges ne pouvait pas être liée à une action des eaux : ceux-ci ne présentent aucun stigmaté et n'ont pas été « triés » par les processus fluviaux. La configuration du ravin ne devait pas être favorable au fonctionnement d'un piège naturel de type aven, mais aurait peut-être pu devenir un terrain bourbeux à certaines périodes de l'année, pendant lesquelles les animaux ont pu s'enliser. Cela n'explique toutefois pas la densité si importante de vestiges (en NR comme en NMI). Ce type d'accumulation naturelle est donc improbable à Amvrosievka. Les carnivores apparaissent avoir particulièrement peu affecté l'assemblage. Nous avons démontré que la structure sociale des cohortes et les types de stigmates observés sur le matériel faunique, permettent de relier l'accumulation osseuse à l'Homme, par le biais d'une chasse.

Toutefois, les stigmates observés sur les ossements du *bone bed* attestent de remaniements post-dépositionnels importants des vestiges, matérialisés principalement par la fragmentation des os. Le piétinement, le poids des sédiments, une probable action du gel/dégel ainsi que des

mouvements post-dépositionnels des dépôts sédimentaires en sont à l'origine. Ces derniers sont confirmés par la présence d'os longs en position verticale et une orientation préférentielle de ceux-ci perpendiculairement à l'axe d'écoulement du ravin (*cf.* Figure 13, p.28). Les déplacements horizontaux des vestiges au sein du sédiment semblent être limités. De plus, les petits éléments (sésamoïdes, vertèbres coccygiennes, etc.) comme les grands, ainsi que des connexions anatomiques labiles sont préservées. L'action du ruissellement est donc peu probable (Bertran *et al.*, 2005). Par contre, la nature argileuse des sédiments sous-jacents au niveau archéologique a pu retenir les eaux d'infiltration, peut-être de façon plus importante lors de la débâcle printanière, créant une surface particulièrement favorable à un « glissement » des sédiments recouvrant (*i.e.* le niveau archéologique), se traduisant par une « solifluxion » du niveau archéologique. Ceci confirme les observations de N. Gerasimenko : le *bone bed* est inclus dans un dépôt de colluvions charriées (Krotova, in Hedges *et al.*, 1996). On peut supposer que le niveau archéologique a été déplacé de quelques mètres en aval du ravin.

En outre, la cryoturbation a vraisemblablement provoqué des perturbations non seulement au niveau des ossements eux-mêmes (fragmentation) mais également au niveau de leur dispersion (principalement verticale). Nous avons par exemple pu réaliser un remontage de quatre fragments d'un même coxal entre les décapages V et VII du carré 3Б, attestant d'une dispersion d'une vingtaine à une trentaine de centimètres de hauteur. Toutefois, ce type de remontage a été limité puisque nous avons dû réaliser l'analyse du matériel par décapage. Des remontages systématiques (du matériel lithique et osseux) seraient à tester afin de mesurer l'ampleur maximale de ces phénomènes.

Ainsi, toutes les données corroborent l'origine anthropique de l'assemblage osseux. Des analyses pluridisciplinaires complémentaires, principalement sédimentaires et géomorphologiques, seraient maintenant nécessaires afin de mieux appréhender la mise en place et l'évolution des dépôts archéologiques ainsi que la configuration du ravin au moment de leurs mises en place.

V-1-3. Paléoéthologie des bisons d'Amvrosievka

Les analyses isotopiques réalisées sur vingt-cinq molaires inférieures droites de bison et une prémolaire de cheval d'Amvrosievka, permettent d'apporter à notre étude des informations imperceptibles avec les outils archéozoologiques conventionnels. Elles fournissent non seulement des données sur l'environnement mais également sur le comportement des bisons, et ce, sur une période de temps allant de quelques années à quelques mois, voire pour les individus les plus jeunes, quelques semaines seulement avant leur abattage (pour les analyses des variations intradentaires de la bioapatite et des données relatives au collagène).

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des bisons d'Amvrosievka présentent une grande homogénéité, attestant de la consommation de plantes en C_3 dans un milieu tempéré à froid, de type prairie ou toundra. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{os}}$ des bisons d'Amvrosievka sont particulièrement hautes par rapports aux autres sites eurasiatiques ou béringiens du Pléistocène supérieur (Figure 67a). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}_{\text{os}}$ sont également hautes mais s'insèrent dans la marge supérieure des données publiées. En effet, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{os}}$ et $\delta^{15}\text{N}_{\text{os}}$ des bisons d'Amvrosievka sont proches de celle des bovidés des niveaux Paléolithique moyen de Marillac (France), datés d'environ 45-40 000 BP (Fizet & Lange-Badré, 1995). En $\delta^{15}\text{N}$, elles sont également équivalentes aux valeurs publiées pour les bovinés des gisements de Saint-Germain-la-Rivière (France) (niveaux aurignaciens, magdaléniens anciens et moyens datés respectivement d'environ 32-30 000 BP, 14 000 BP et 13 500 BP) et des niveaux aurignaciens (~36-32 000 BP) de Saint-Césaire (France) (Drucker *et al.*, 1999 ; Drucker, 2001 ; Drucker & Henry-Gambier, 2005). Bien que les valeurs obtenues pour la dentine soient plus variables (*cf.* Chap. III), la tendance semble identique (Figure 67b). Cependant, la faiblesse quantitative des échantillons de comparaison limite les interprétations. Cette tendance est également marquée pour le cheval en $\delta^{13}\text{C}$; en $\delta^{15}\text{N}$, ses valeurs s'incèrent dans celles d'autres équidés du Pléistocène supérieur (Figure 68).

Nous ne disposons pas de données publiées pour les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ de grands bovidés dans les régions d'Europe orientale. Par contre, la valeur de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ d'un bison d'Anetovka (-9,6‰) (Larson *et al.*, 2001) s'insère dans la gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ d'Amvrosievka (Annexe 2). Les valeurs hautes de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ peuvent traduire un climat plus chaud ou une aridité plus importante (Ambrose, 1991 ; Bocherens, 2003). Dans le contexte

paléoenvironnemental des steppes du nord de la mer Noire, au dernier Pléni-glaciaire, l'aridité devait constituer un facteur plus déterminant. Notons que l'aridité marquée par les valeurs hautes de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ est confirmée par l'état de surface des ossements : les stigmates liés aux eaux d'infiltration et de ruissellement sont quasiment absents de l'assemblage étudié (*cf.* Chap. IV).

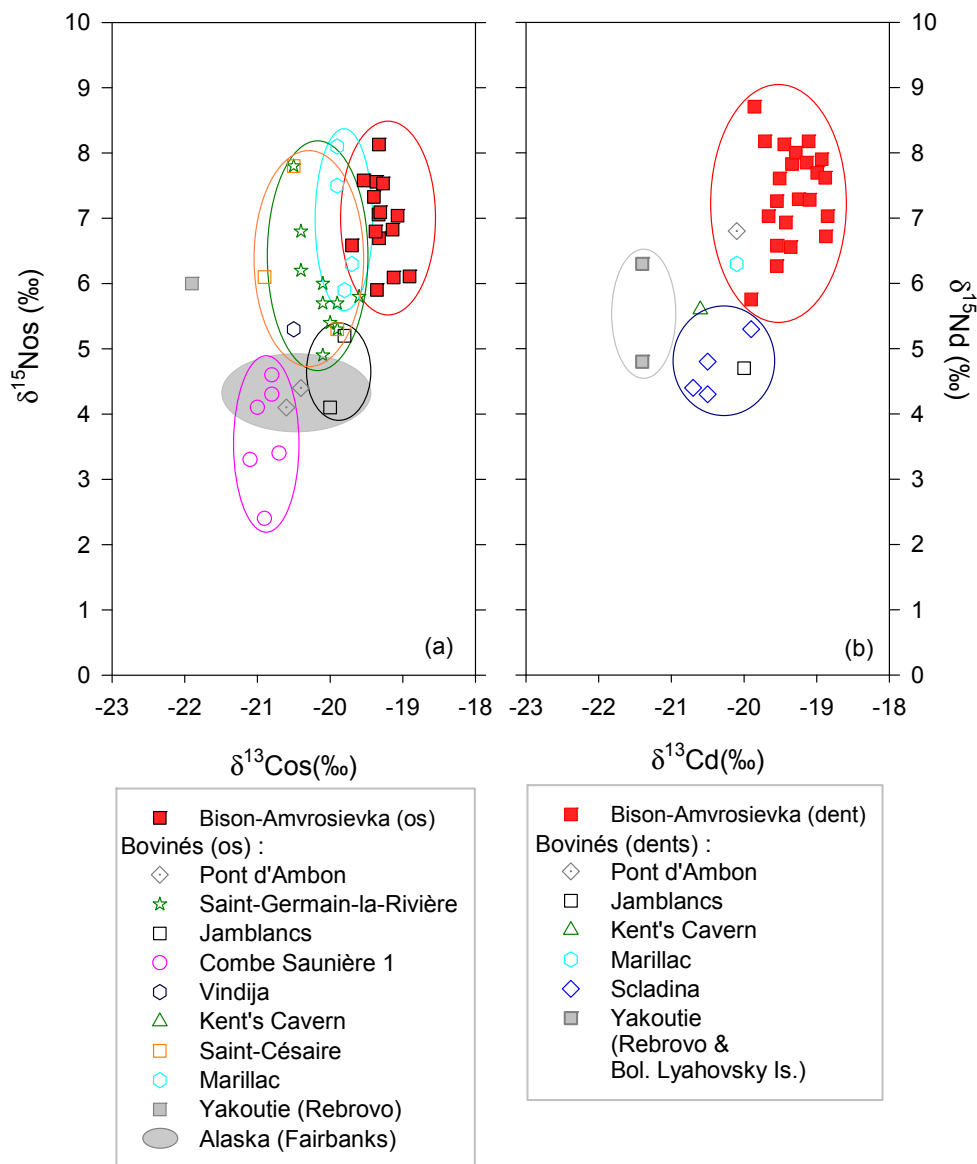


Figure 67 : Comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes osseux (a) et dentaires (b) avec des populations de Bovinés pléistocènes eurasiatiques et béringiens (d'après les données publiées par : Fizet *et al.*, 1995 ; Bocherens *et al.*, 1995, 1996 et 1997 ; Ambrose, 1998 ; Jacumin *et al.*, 2000 ; Richards *et al.*, 2000 ; Drucker, 2001 ; Drucker *et al.*, 1999 et 2005. Fox-Dobbs *et al.*, 2008).

Une différence marquée des valeurs isotopiques des populations de mammouths a été mise en évidence par une étude précédente dans les régions adjacentes du centre de l'Ukraine (Iacumin *et al.*, 2000). Aussi, peut-être faudrait-il envisager une spécificité isotopique de cette région d'Europe orientale comparativement à l'Europe occidentale et centrale ou à la Béringie. Des analyses complémentaires, impliquant un plus grand panel de taxons pour différentes périodes du Pléistocène supérieur, seraient nécessaires afin de vérifier cette hypothèse.

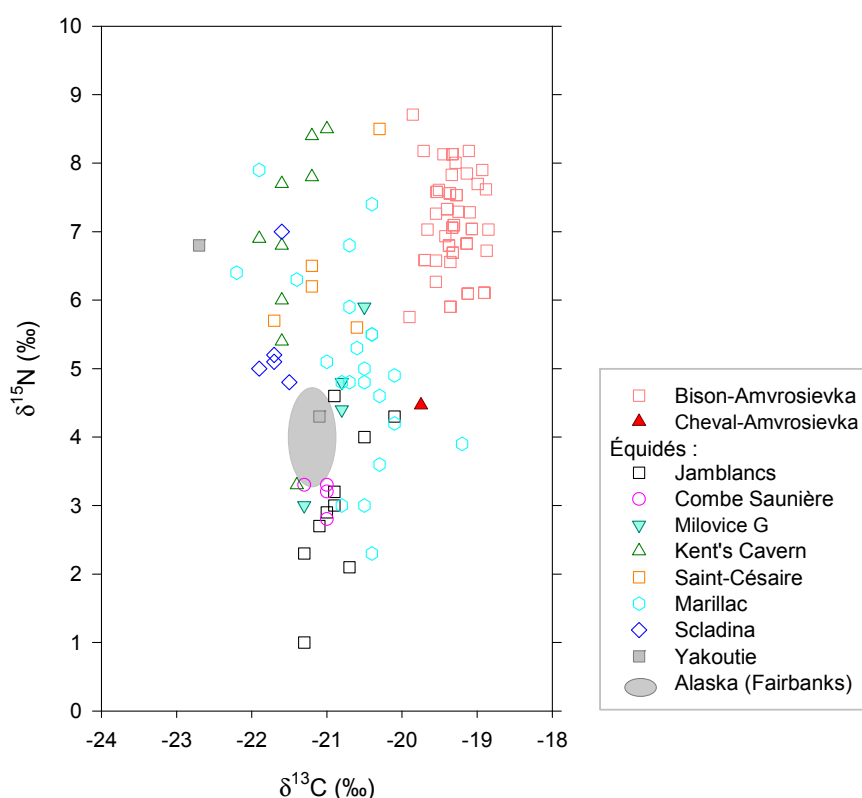


Figure 68 : Comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes des bison et du cheval d'Amvrosievka, avec des populations d'Équidés pléistocènes eurasiatiques et béringiens (d'après les données publiées par : Fizet *et al.*, 1995 ; Bocherens *et al.*, 1995, 1996 et 1997 ; Ambrose, 1998 ; Iacumin *et al.*, 2000 ; Richards *et al.*, 2000 ; Drucker, 2001 ; Péan, 2001 ; Drucker *et al.*, 1999 et 2005. Fox-Dobbs *et al.*, 2008).

Les gammes de valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ et $\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$ attestent que les individus échantillonnés appartiennent à une même « population » *s.l.* ou métapopulation, toutefois les schémas de variations intra-individuels de $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, ainsi que la présence de naissances légèrement décalées (*cf.* Chap. III), confirment l'existence de plusieurs cohortes au sein de

l'assemblage étudié. Compte tenu de l'âge des individus et de l'éthologie des bisons actuels, nous avons interprété ces résultats comme représentatifs de plusieurs abattages.

En outre, aucun élément n'atteste un comportement migrateur (*i.e.* impliquant un aller-retour) des bisons d'Amvrosievka. Les déplacements saisonniers de ces grands bovidés semblent avoir été limités et peuvent être rapportés à des déplacements régionaux ou locaux : les variations individuelles des teneurs en $\delta^{18}\text{O}$ présentent une amplitude de même ordre que des populations qui passent l'année au même endroit et les variations peu prononcées de valeurs de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, s'intègrent dans une variabilité isotopique limitée, caractéristiques de variations locales (*cf.* Chap. III).

L'absence de migrations apparentes pourrait être liée à deux facteurs principaux :

- une couverture neigeuse peu importante, permettant aux bisons de trouver de la nourriture tout au long de la mauvaise saison ;
- une faible densité des populations de bison, limitant la compétition pour l'accès aux ressources alimentaires limitées au cours de la mauvaise saison.

Dans les steppes méridionales, il est estimé qu'au cours du LGM, la couverture neigeuse ne dépassait pas une vingtaine de centimètres, contre une cinquantaine de centimètres de hauteur plus au Nord dans la zone « à mammoths » (Barron *et al.*, 2003). Aussi la limite de répartition des sites « à bisons », comparativement aux sites « à mammoths », est peut-être à relier à l'environnement plus aride des steppes, corrélé à une couverture neigeuse apparemment moins importante de cette région constituant un biotope mieux approprié pour ce grand bovidé. Il est démontré que ceci constitue un facteur déterminant de l'établissement annuel (ou du moins hivernal) du bison, qui ne tolère actuellement pas les couvertures neigeuses de plus de 40 cm d'épaisseur (*cf.* Chap. II). En outre, un autre facteur déterminant dans l'établissement annuel du bison sur un territoire est la densité de population. En effet, si la population devient trop importante pour permettre à tous de se nourrir pendant l'hiver, une partie au moins des troupeaux doit migrer (Bamforth, 1988). Ce facteur a été mis en évidence dans une étude récente des populations de bisons du parc de Yellowstone (Plumb *et al.*, 2009) (*cf.* Chap. II).

Les valeurs hautes de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ tendraient à renforcer la première hypothèse : un environnement et un climat favorables à l'établissement annuel des bisons. Si l'hypothèse de la densité des populations est difficile à mettre en évidence à partir de matériels fossiles, l'absence

de migrations apparentes tend à confirmer que celle-ci n'était pas assez importante pour entraîner une compétition dans l'acquisition des ressources et nécessiter des migrations.

V-1-4. Exploitation du bison à Amvrosievka

V-1-4-1. Saisonnalité

Différentes méthodes ont été utilisées pour l'étude de la saisonnalité. Nous avons considéré l'âge osseux (des très jeunes individus) ainsi que les stades d'éruption et les premiers stades d'usure des premières et secondes molaires inférieures, pour les individus de moins de deux ans. Ces méthodes ont été appliquées au matériel de la zone ouest du *bone bed* (cf. Chap. IV). Le matériel dentaire, que nous avons étudié, provenant du campement et de la zone centrale du *bone bed*, ne présentait pas de dents en éruption rapportées à des individus de moins de deux ans. Cette méthode ne nous permettait donc pas d'estimer leur saison de mort. Par contre, pour la zone ouest et la zone centrale du *bone bed*, ainsi que pour le campement, il nous a été possible d'estimer la saison d'abattage à partir de l'étude des variations intra-dentaires de $\delta^{18}\text{O}$ d'individus âgés d'un peu moins de 2 ans à 2,5 ans environ (cf. Chap. III).

Nous présentons également ici les données inédites obtenues grâce à l'étude cémento-chronologique⁵² réalisée par Hélène Martin (INRAP/GSO - UMR 5608), sur les dents d'Amvrosievka préalablement prélevées pour les analyses biogéochimiques. Le matériel dentaire provenant du campement n'étant pas assez bien conservé pour permettre une analyse cémento-chronologique, cette analyse a été pratiquée sur une partie du matériel des zones ouest et centrale du *bone bed* (Annexe 1). Enfin, nous confronterons ces données avec les résultats précédemment publiés à partir des études de l'âge dentaire et osseux réalisées par I. Pidoplichko, N. Belan, A. Starkin et L. Todd sur les vestiges des anciennes et des nouvelles fouilles du *bone bed*.

Nous reportons les attributions saisonnières selon les dénominations suivantes, se référant au rythme biologique des mammifères de l'hémisphère Nord :

⁵² La cémento-chronologie considère l'étude des anneaux de ciment qui se forment de manière cyclique (tout au long de la vie) sur les racines dentaires des dents de mammifères. Ceux-ci se traduisent par des couches alternées de différentes densités, caractéristiques des saisons de croissance du ciment.

- début de mauvaise saison (DMS) = début de l'hiver ;
- mauvaise saison (MS) = hiver ;
- fin de mauvaise saison (FMS) = fin de l'hiver ;
- début de bonne saison (DBS) = printemps ;
- bonne saison (BS) = été ;
- fin de bonne saison (FBS) = automne.

Notre étude permet, grâce aux âges dentaires et osseux, d'estimer des saisons d'abattage entre la mauvaise saison et le début de la bonne saison. Ceci est confirmé par l'étude des variations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ d'individus dont la couronne des M_3 est en cours de croissance. En effet, ces spécimens nous ont également permis de mettre en évidence des abattages de la mauvaise saison au début de la bonne saison, soit de l'hiver au printemps (Tableau 23). Notons d'ailleurs que pour un même individu (Amv-20), les deux méthodes (âge dentaire et $\delta^{18}\text{O}$) concordent (Annexe 1). En outre, la méthode basée sur les variations de $\delta^{18}\text{O}$ apparaît plus précise que celle basée sur les âges dentaires et osseux.

L'analyse cémento-chronologique a été pratiquée sur des dents d'individus adultes et jeunes adultes dont les racines sont formées ou en cours de formation (comme Amv-21 et 23). Quatorze spécimens étaient suffisamment bien conservés pour se prêter à une analyse cémento-chronologique, dont huit ont pu permettre une lecture des dépôts de ciment (deux sont encore en cours de traitement). Parmi ces huit spécimens, trois proviennent de la zone ouest et cinq de la zone centrale du *bone bed*. Pour chacun de ces individus, les résultats concordent pour estimer des abattages à la fin de la bonne saison, *i.e.* l'automne (Tableau 23).

Ainsi, les résultats de l'analyse cémento-chronologique peuvent paraître contradictoires comparativement aux données obtenues grâce à l'étude des âges dentaires et osseux ainsi que grâce à l'analyse des variations de $\delta^{18}\text{O}$ (Tableau 23). Cependant, dans ces deux derniers cas, nous avons basé nos estimations uniquement sur des individus jeunes ou jeunes adultes ; la cémento-chronologie a considéré des individus jeunes adultes et adultes. Aussi, ces résultats pourraient-ils refléter des différences dans la structure sociale des groupes ou dans le choix des individus abattus selon les saisons ? Pour un même individu (Amv-23) les estimations réalisées

sont différentes si l'on considère les variations de $\delta^{18}\text{O}$ ou la cémentochronologie (Annexe 1), cette hypothèse semble donc peu probable.

Pour d'autres sites où une situation similaire a été observée (résultats différents entre cémentochronologie et méthode basée sur l'éruption et l'usure dentaire), il a été proposé que cela résultait d'une différence liée à un décalage des naissances, biaisant de ce fait les estimations basées sur l'éruption dentaire postulant que les naissances se réalisent sur une saison unique (Rendu, 2007). Il s'agissait toutefois de cas numériquement limités. À Amvrosievka, nous avons démontré que les naissances sont saisonnières (printemps) (*cf.* Chap. III). Elles ont pu être décalées de quelques semaines mais n'ont pas eu lieu à d'autres saisons. En outre, ce décalage n'expliquerait pas les résultats différents obtenus, à partir des variations de $\delta^{18}\text{O}$ et la cémentochronologie, pour le spécimen Amv-23. Aussi, il est très improbable que les distinctions importantes obtenues entre les différents modes d'estimation de la saison d'abattage résultent d'un décalage des naissances.

On pourrait alors contester la validité des méthodes basées sur l'éruption et l'usure dentaire, puisque le taux d'usure dépend principalement du type de nourriture (de son taux d'abrasivité) ainsi que des éléments ingurgités lors de la prise de nourriture. Toutefois, la présence d'os de fœtus ou de nouveaux-nés ainsi que les résultats obtenus via l'étude des variations de $\delta^{18}\text{O}$ confirment les données obtenues par l'analyse des stades d'éruption et d'usure dentaire.

Aussi, cette différence pourrait-elle résulter d'une mauvaise conservation des dépôts de ciment, qui aurait biaisé la lecture des dernières couches, au moins pour Amv-23 ? Lorsque les dépôts de ciments ne permettaient pas une estimation de la saisonnalité d'abattage, les spécimens n'ont pas été considérés (Annexe 1). Aussi, ceci semble peu probable.

Cependant, chez certains grands herbivores actuels, au sein d'une même population morte de façon catastrophique, il a été démontré que la cémentochronologie pouvait présenter une marge d'erreur de plus de 20% lors des estimations de saisonnalité, contre 6% pour les estimations basées sur l'éruption et l'usure (Lubinski & O'Brien, 2001). De plus, au sein d'une même espèce, des différences importantes ont été observées de façon intra-individuelle, au sein d'une même population (entre les deux sexes), ainsi qu'entre des populations provenant de différentes régions dans lesquelles les conditions climatiques (particulièrement la pluviométrie) sont différentes (Lam, 2008). Le comportement différent des individus selon le sexe, mais également l'adaptation

des ongulés à des environnements plus ou moins arides, peuvent donc engendrer une importante variabilité dans la structure des dépôts de ciment (Lam, 2008). Aussi, le référentiel utilisé pour les études cémentochronologiques doit être caractéristique de la région considérée. Pour Amvrosievka, le référentiel est basé sur des bisons nord-américains actuels des plaines septentrionales (Peck, 2001) vivant sous des conditions environnementales distinctes des bisons des steppes d'Europe orientale au LGM. Les différences observées entre les méthodes que nous avons utilisées et la cémentochronologie, peuvent donc s'expliquer par l'absence d'un référentiel approprié pour ce taxon et cette région, au LGM.

Site	Zone ou années fouille	Méthode	Mauvaise saison			Bonne saison			Références
			DMS	MS	FMS	DBS	BS	FBS	
Campement									
	Camp.	$\delta^{18}\text{O}$			1				cette étude
bone bed									
Nouvelles fouilles	WE	Age osseux		1					cette étude
	WE	Erup./usure		5					cette étude
	WE	$\delta^{18}\text{O}$			1			cette étude	
	CE	$\delta^{18}\text{O}$		2				cette étude	
	WE	Cémento.						3	H. Martin, non publié
	CE	Cémento.						4+1?	H. Martin, non publié
	WE (1993)	Erup./usure		2					L. Todd ¹
	CE (1988)	Erup./usure				1			L. Todd ¹
	WE-CE (1986 & 1989)	Erup./usure			1 ^a				N. Belan ²
	anciennes fouilles	1949	Age osseux		+				
1949		Erup./usure						+ ^b	I. Pidoplichko ¹
1940		?						+ ^c	V. Bibikova ¹
1935 & 1949		Usure		5		4		2?	L. Todd ¹

Tableau 23 : Comparaison des résultats obtenus à partir de différentes méthodes d'estimation de la saison d'abattage. Lorsque cela était possible, le NMI a été précisé, même si deux méthodes ou deux études peuvent se référer aux mêmes individus (a : individu âgé de 8-9 mois, b : individus âgés de 2 mois, c : individus âgés de quelques mois) (1 : in Krotova, 2003a ; 2 : in Krotova & Belan, 1993).

Si l'on compare les données obtenues avec celles des analyses de saisonnalité précédemment réalisées sur le matériel du *bone bed* d'Amvrosievka (Tableau 23), il apparaît que les saisons les

plus souvent identifiées sont l'hiver et le printemps, et ce, que ce soit dans le matériel provenant de la zone ouest, de la zone centrale ou des zones fouillées dans les années 1930-40. Notons qu'I. Pidoplichko a également identifié des individus âgés de deux mois (fouilles de 1949 du *bone bed*) indiquant des abattages pendant l'été. Enfin, du matériel provenant des anciennes fouilles du *bone bed* montre la présence d'abattages en fin de bonne saison, *i.e.* à l'automne (Tableau 23).

Quant au campement, l'analyse des variations de $\delta^{18}\text{O}$ indique également des abattages à la fin de la mauvaise saison / début de la bonne saison.

Ainsi, les trois méthodes que nous avons employées témoignent d'abattages hivernaux et printaniers, et ce, dans le *bone bed* et le campement. Les différences obtenues entre ces trois méthodes et l'analyse cémentochronologique, et particulièrement dans le cas du spécimen Amv-23, sont difficiles à interpréter autrement que par l'absence d'un référentiel approprié pour la cémentochronologie. Les résultats obtenus par I. Pidoplichko, V. Bibikova et L. Todd montrent dans le *bone bed*, que des abattages ont pu également avoir lieu à l'été et à l'automne, bien que ceci ne soit pas mis en évidence par notre analyse.

V-1-4-2. Mode d'acquisition et type de chasse

Dans la zone ouest du *bone bed*, la population abattue est composée d'au moins 23 individus, représentés par un minimum de 5 jeunes, 4 jeunes adultes et 6 adultes (*cf.* Chap. IV). L'absence des individus âgés ne semble pas liée à un problème d'échantillonnage, en effet, cela fut également mis en évidence par N. Belan et A. Starkin, sur les collections des fouilles de 1940, 1949, 1986* et 1988-89* (*zones ouest et centrale) (Krotova & Belan, 1993). Par contre, ces auteurs avaient mis en évidence une bimodalité des courbes d'abattage, bimodalité non-observée dans notre étude (Figure 53, p. 163). Cela est peut-être lié à la taille de notre échantillon, l'étude de N. Belan et A. Starkin ayant en effet porté sur 82 M₃ isolées. La bimodalité des courbes d'abattage est généralement considérée comme représentative de plusieurs épisodes d'abattage, ce qui concorde avec nos résultats notamment, taphonomiques et biogéochimiques.

En outre, nous avons pu estimer que la population était composée d'au moins cinq femelles (ou jeunes adultes) et de trois mâles, avec un rapport de 63 vs 37%. Comme nous l'avons souligné dans le chapitre IV de ce mémoire, la cohorte est restreinte. Les études réalisées par V. Bibikova (pour le matériel issu des fouilles de 1940) et N. Belan (pour celui des fouilles de 1940, 1949, 1986 et 1988-89), considérant un nombre beaucoup plus conséquent d'individus, attestent d'une proportion plus importante de mâles⁵³ (environ 60%) comparativement aux femelles (Krotova & Belan, 1993).

Si l'on tient compte de ces données, les proportions de mâles sont étonnamment élevées, particulièrement si l'on considère que la principale saison d'abattage avait lieu entre l'hiver et le printemps, période pendant laquelle les mâles sont séparés des groupes mixtes. Aussi, cela reflète-t-il une différence de conservation des os de mâles, plus robustes et donc plus résistants par rapport aux os de femelles, plus sujets aux altérations et donc moins susceptibles d'être mesurables ? Un abattage après la période du rut ? Un abandon plus systématique des ossements de mâles, peut-être en mauvaise condition physique à cette période de l'année ? Ou, comme précédemment proposé (*cf.* Chap. IV), des abattages de groupes de mâles et de groupes mixtes ?

Sur le site paléolithique moyen d'Il'skaja I, situé sur les marges occidentales du Caucase, une prédominance des mâles a également été observée et fut interprétée comme résultant d'une accumulation réalisée sur une longue période de temps, reflétant une évolution dans la taille des bisons plutôt qu'une réelle dominance des mâles (Hoffecker & Cleghorn, 2000). Compte tenu des données techno-culturelles et des datations, cela semble peu probable à Amvrosievka. Par contre, selon N. Belan et V. Bibikova, les bisons d'Amvrosievka se caractérisent par une grande variabilité de taille (Krotova & Belan, 1993). Une différence marquée de la taille des bisons d'Amvrosievka et d'Anetovka (daté comme Amvrosievka, d'environ 19 833-18 040 BP) a également été mise en évidence par A. Starkin et résulterait d'une régionalisation des populations de bisons au Pléniglaciaire supérieur⁵⁴ (Starkin, 1999). Ceci suggère peu d'échanges génétiques entre ces « sous-populations » et tendrait à favoriser l'hypothèse de mouvements limités, sur des « territoires » bien distincts. Ainsi, il est possible que la grande variabilité de taille des bisons d'Amvrosievka résulte d'un mélange de « populations » morphologiquement variables, ce qui

⁵³ Avec un minimum de 97 mâles et de 67 femelles ou jeunes adultes, selon les talus (Krotova & Belan, 1993).

⁵⁴ Ceci n'est pas sans rappeler les régionalisations observées (paléontologiquement, historiquement et actuellement) en Amérique du Nord (McDonald, 1981 ; Reynolds *et al.*, 2003) (*cf.* Chap. II).

conforte nos résultats indiquant la présence de plusieurs cohortes isotopiques au sein d'une métapopulation « homogène » (*cf.* Chap. III).

En outre, un seul os de fœtus ou de nouveau-né a été retrouvé dans l'assemblage faunique que nous avons analysé. Ce type de vestige fut identifié uniquement dans le matériel provenant des fouilles de 1949 (Tableau 23). La quasi-absence d'os fœtaux ou de nouveaux nés pourrait être liée à la saison d'abattage des individus (*i.e.* en dehors de l'hiver ou du printemps) (Walde, 2006), à la composition sociale de la cohorte (Tisher, 2000), à un prélèvement du liquide amniotique lors du traitement de boucherie pour une consommation éventuelle (Frison, 1971 ; Patou-Mathis, 1997b), à l'action de carnivores, à une conservation différentielle du matériel (Morlan, 1994b), voire au mode d'échantillonnage.

Nous avons démontré que la conservation du matériel faunique est particulièrement bonne. Le *weathering* a très peu affecté les ossements et même des éléments très fragiles comme les sternèbres ou les cartilages costaux ont été conservés et sont représentés dans des proportions relativement abondantes. Aussi, la conservation différentielle ne semble pas être la cause expliquant cette absence relative. Les méthodes de fouilles, ont permis de récolter de nombreux os de petites taille comme les sésamoïdes. Elles ne permettent donc pas non plus d'expliquer l'absence d'os fœtaux ou de nouveaux nés. Soit il n'y avait pas de femelles gravides ou allaitantes dans la cohorte, soit les fœtus ou les nouveaux-nés ont été transportés hors du site par les préhistoriques ou ont été consommés par d'autres prédateurs. Compte tenu des saisons d'abattage des bisons et des résultats taphonomiques (*cf. supra*), une action anthropique semble plus probable. Toutefois, un autre élément à prendre en considération est le mode de prédation. Celui-ci peut en effet permettre ou entraîner un tri au sein des individus abattus.

À Amvrosievka, la structure d'âge des bisons reflète une mortalité de type catastrophique et l'exploitation des bisons, principalement hivernale et printannière, a pu être quasi-annuelle. En outre, les analyses isotopiques tendent à montrer une présence continue de ce gibier dans l'environnement proche du site. En considérant ces données et la topographie du site, il apparaît clair qu'une chasse individuelle (*i.e.* d'un ou deux bisons à la fois) ne permet pas d'expliquer une telle accumulation osseuse. Il est en outre plus simple de réaliser une chasse individuelle sur un terrain plat et un sol dur (Frison, 1991), plutôt que dans le fond ou sur la pente d'un ravin, au sol

bourbeux à certaines périodes de l'année. De plus, un abattage « en masse » et unique, lors de la migration des bisons vers le Nord au printemps, comme cela fut précédemment proposé par I. Pidoplichko (1953), apparaît fort improbable si l'on considère les données relatives aux saisons d'abattage mais également, à la paléoéthologie des bisons d'Amvrosievka mise en évidence par notre étude (cf. Chap. II à IV). Les équivalents archéologiques de la préhistoire européenne et nord-américaine démontrent de plus, que les abattages dits « en masse » sont le plus souvent opérés sur quelques individus à une dizaine d'individus (cf. Chap. II). Ceux-ci peuvent être réalisés de façon répétée, parfois sur plusieurs centaines d'années, en un même lieu. Ce type de prédation crée alors des accumulations pouvant être particulièrement importantes, comme cela est le cas à Mauran ou pour les sites de Horner et d'Agate Basin (Frison & Stanford, 1982 ; Frison & Todd, 1987 ; Farizy *et al.*, 1994)⁵⁵.

À Amvrosievka, les données archéozoologiques tendent à prouver la présence de plusieurs épisodes d'abattage et les données isotopiques confortent l'existence d'au moins deux principales périodes d'utilisation du site. Ceci n'est pas marqué par une distinction de l'industrie lithique et osseuse, mais pourrait s'expliquer soit par les mélanges des niveaux d'occupation (palimpseste), soit par la faible quantité d'artefacts retrouvés dans le *bone bed*, soit par une homogénéité typo-technologique entre les différentes périodes d'utilisation. Nos données tendent donc à prouver que nous sommes face à des chasses récurrentes, comme cela fut précédemment proposé par A. Krotova et N. Belan (1993), et peut-être également successives d'une année sur l'autre. Par contre, la nature même de ces chasses est difficile à appréhender et plusieurs scénarios ont été proposés.

Les fouilles de P. Boriskovskij et A. Krotova mirent au jour de petits « fossés » dans les coins nord-ouest⁵⁶ (de la zone centrale, décapage XVI) et nord-est⁵⁷ du *bone bed*. Les deux fossés étaient remplis par un sédiment stérile (d'environ 25 cm d'épaisseur), se prolongeant dans le *bone bed* (sur une zone limitée) et divisant stratigraphiquement celui-ci en deux niveaux séparés. Le niveau inférieur ne se prolonge pas au-delà du fossé, au contraire du niveau supérieur qui le recouvre. Ces fossés ont été interprétés comme les négatifs de barrières construites dans le fond

⁵⁵ Ou le site d'abattage de chevaux de Solutré (Olsen, 1989 ; Turner, 1999, 2002 ; Bemilli & Bayle, 2006).

⁵⁶ Mesurant trois mètres de longueur sur vingt-cinq centimètres de largeur.

⁵⁷ Mesurant six mètres de longueur sur une quarantaine de centimètres de largeur.

du ravin et il a été proposé qu'Amvrosievka ait pu fonctionner comme une variante de *jump* avec utilisation de *drive lanes* pour canaliser les bisons vers la pente et les diriger vers un piège construit (Boriskovskij, 1953 ; Krotova & Belan, 1993 ; Krotova, 1999) (*cf.* Figure 24, p. 67). Dans ce type de site, le troupeau est en effet dirigé, à l'aide notamment de *drive lanes* (situées sur le plateau), vers la pente menant au piège se situant en contrebas. Si l'angle d'approche du troupeau est correctement appréhendé, la pente permet de cacher le piège construit à la vue du troupeau et de créer un effet de surprise. Le troupeau, se dirige donc lentement en direction du piège (sans le voir), avant d'être forcé de descendre la pente et d'entrer dans celui-ci. Cette méthode est commune dans la Préhistoire récente nord-américaine (Kehoe, 1973b ; Adams, 1977 ; Frison, 1991 ; Julien *et al.*, en prép.). Selon A. Krotova et N. Belan (1993) ce type de chasse devait être saisonnière à Amvrosievka et associée aux migrations des bisons.

Cependant, aucun vestige de *drive lanes* ni trou de poteaux ayant pu constituer les palissades d'un piège n'ont été aujourd'hui mis au jour à Amvrosievka. De plus, le fond du ravin est peu large et se prête peu à ce type de construction. Il semble de plus fort improbable que les Epigravettiens aient disposé, au cours du Pléniglaciaire supérieur, d'une quantité suffisante de bois dans l'environnement proche du site pour réaliser une telle construction (*cf.* Chap. I). Ainsi, dans l'état actuel des connaissances, il nous apparaît peu probable qu'Amvrosievka ait fonctionné comme variante de *jump*.

Une stratégie de chasse à l'affût a également été proposée. Selon A. Krotova et N. Belan (1993), la présence d'une source d'eau à proximité du site aurait constitué une zone d'abreuvement des troupeaux qui, lors de leurs remontées de la vallée vers le plateau, auraient emprunté le ravin où se situaient des chasseurs embusqués. Ce scénario considère que les bisons passaient le printemps dans la région et que des chasses multiples étaient opérées (Krotova & Belan, 1993).

Une autre possibilité serait que le ravin ait été utilisé de la même manière que les *arroyos* nord-américains. Le rabattage du troupeau dans le fond du ravin vers l'extrémité nord-est de celui-ci semble particulièrement envisageable à Amvrosievka. En effet, le ravin atteint actuellement 2,5 à 4,5 mètres de profondeur à proximité du campement et plus de 10 mètres de profondeur près de la zone centrale du *bone bed*. Il présente en outre une pente nord particulièrement raide qui devait limiter la remontée des bisons dans cette direction. Des chasseurs devaient alors être postés préférentiellement sur la pente sud afin d'empêcher le troupeau de sortir du ravin. Il s'agit alors

d'une chasse collective, proche du scénario précédent, mais se différenciant de celui-ci par une acquisition plus active (rabattage), impliquant un nombre plus important de chasseurs et une planification des opérations de chasse⁵⁸. En hiver, le fond du ravin a pu piéger des accumulations importantes de neiges, qui pouvaient alors réduire les mouvements des animaux, et accroître l'efficacité de la chasse, comme cela est proposé pour certains sites de la préhistoire nord-américaine (Frison, 1991).

Si la méthode de chasse impliquait un rabattage, cela a pu entraîner un tri des individus abattus. En effet, selon les données ethno-historiques, les rabattages peuvent avoir lieu sur plusieurs kilomètres, voir une vingtaine à une trentaine de kilomètres pour l'utilisation des *jumps* (Reeves, 1978 ; Barsh & Marlor, 2003). Le rabattage du troupeau engendre progressivement un tri au sein des individus, avec les animaux les plus faibles (les veaux, les âgés ou les femelles gravides) en « queue » de troupeau. Ils sont donc potentiellement moins susceptibles d'être abattus que les adultes dans la force de l'âge (Speth, 1997 ; Speth & Clark, 2006). À Amvrosievka, si l'on considère des abattages surtout entre l'hiver et le printemps, les animaux de tête seront donc les **jeunes mâles et les femelles non-gravides**, ce qui expliquerait la faible représentation des très jeunes, des femelles (gravides ou allaitantes en cette période de l'année et donc en mauvaise condition physique) ainsi que des adultes âgés. Si le mode de chasse fut l'affût, un réel choix des individus abattus a pu être opéré.

Ces deux scénarios sont envisageables à Amvrosievka. Toutefois, compte tenu de la densité importante de vestiges et des analogies avec d'autres sites d'abattages européens et nord-américains (*cf. infra*), une chasse par rabattage a dû constituer le principal mode d'acquisition développé par les Épigravettiens à Amvrosievka. Il s'agit de chasses collectives, impliquant certainement plusieurs groupes de chasseurs, où chaque personne a un (des) rôle(s) bien défini(s). Les avantages impliqués par ce type de pratique cynégétique sont :

- une plus grande efficacité en termes de quantité de viande ou d'énergie acquise par personne par unité d'énergie dépensée, comparativement à une chasse individuelle ;
- la production de surplus pendant les périodes d'abondance et de ce fait, la possibilité de réaliser un stockage ;

⁵⁸ Ces deux techniques de chasse ont également été proposées pour le *kill site* de chevaux de la Roche de Solutré, utilisé du Paléolithique moyen jusqu'à l'époque magdalénienne (Olsen, 1989 ; Turner, 1999, 2002 ; Bemilli & Bayle, 2006). D'après les données archéozoologiques et éthologiques, le rabattage de groupes de chevaux à partir d'un vallon apparaît plus plausible (Bemilli & Bayle, 2006).

- la diminution du temps passé à la recherche de nourriture (en se concentrant sur les animaux grégaires) (Driver, 1990).

V-1-4-3. Mode de traitement et fonction des sites

Nos observations montrent que les carcasses semblent avoir été dépouillées, démembrées et décharnées sur le site. L'exploitation des bisons d'Amvrosievka montre un traitement partiel des carcasses, notamment une fracturation non systématique des os long. Ces données viennent confirmer les observations réalisées par I. Snizhko (2001), qui étudia les vestiges présentant des stigmates d'origine anthropique (stries et fracturation) provenant principalement des fouilles réalisées entre 1986 et 2000 sur le *bone bed* et le campement. En outre, selon cet auteur, la fracturation des os longs, autre l'extraction de la moelle, pourrait avoir été réalisée lors du démembrement de carcasses gelées (Snizhko, 2001). Les stigmates profonds de type pseudo-*chop mark*, observés sur un fragment de côte de la zone ouest pourrait également être un indice de « raideur » des carcasses (*cf.* Chap. IV).

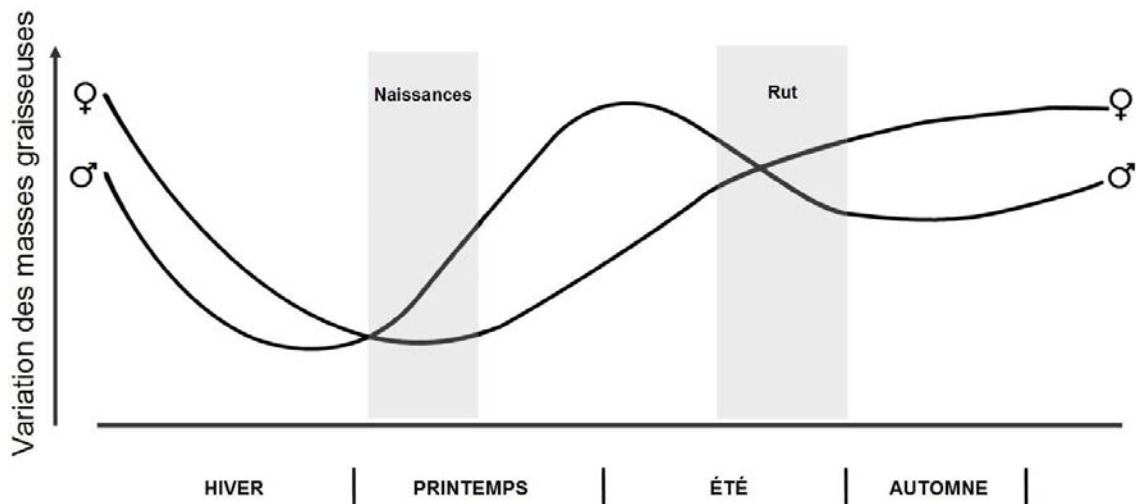


Figure 69 : Variations saisonnières théoriques des masses graisseuses des grands bovidés, selon le sexe (modifié d'après Brugal, 1999).

Nous n'avons pas mis en évidence de lien entre les représentations anatomiques et l'utilité des parties squelettiques ou le pourcentage de graisse des os longs (*cf.* Chap. IV). Toutefois, les

données ethnologiques et ethno-historiques montrent que les chasseurs-cueilleurs tendent à privilégier certaines parties des carcasses plutôt que d'autres, en fonction notamment de leurs teneurs en graisses (Speth & Spielmann, 1983 ; Speth *et al.*, 1991 ; Brink, 2000 ; Cordain *et al.*, 2000). La graisse est prisée pour ses qualités gustatives, elle est également essentielle pour la survie des chasseurs-cueilleurs (Speth, 1983, 1987). Les teneurs en graisse, varient selon les saisons, l'âge et le sexe des animaux (Figure 69). En outre, les femelles défendant leurs veaux sont plus agressives au printemps, tout comme les mâles pendant le rut. Il est donc plus difficile de chasser les femelles au printemps et les mâles à la fin de l'été (*cf.* Chap. II).

D'après ces paramètres, faut-il considérer qu'à Amvronsievka, les mâles, malgré la plus grande dangerosité de leur chasse, ont pu être préférés à la fin de l'hiver ou au printemps (*cf.* Speth, 1997) et les femelles constituer un gibier plus accessible et plus prisé tout au long de l'année (à l'exception peut-être du printemps) (Brink, 2000) ? Celles-ci auraient-elles alors été préférentiellement transportées hors du site, entraînant un déséquilibre du sex-ratio au sein des éléments représentés dans le *bone bed* (*cf. supra*) ? Autrement dit, l'abandon de certaines parties squelettiques voir de certains individus⁵⁹, a-t'il pu être conditionné par leurs qualités nutritives ou gustatives, variables selon les saisons et le sexe ? I. Snizhko (2001) proposa que, du fait que les abattages aient eu lieu à différentes saisons, le choix des parties anatomiques prélevées et des éléments fracturés ou non, a pu dépendre de la condition physique des bisons. D'après les données obtenues dans notre étude, l'absence de lien entre les représentations anatomiques et l'utilité des parties squelettiques, pourrait alors s'expliquer par le fait que l'assemblage correspond à un palimpseste d'occupations à différentes saisons de l'année, mais également par le choix (probable) des individus et des éléments selon leur qualité et les possibilités de transport.

Toutefois, ce scénario impliquerait une abondance prononcée des éléments de faible utilité que nous ne retrouvons pas dans le matériel étudié (Figure 62, p. 175 ; Figure 64, p. 177). De plus, l'absence de choix apparent entre les éléments des membres antérieurs et postérieurs, ainsi qu'entre les différentes parties des os longs (Figure 59, p. 173 ; Figure 60, p. 173), atteste d'un traitement réduit des carcasses et contredit cette hypothèse. Un tri des individus du troupeau causé par le mode de prédation (*i.e.* le rabattage), accompagné d'un traitement limité des carcasses apparaît donc plus plausible.

⁵⁹ Des squelettes complets en connexion anatomique ont été retrouvés dans le *bone bed* (Pidoplichko, 1953 in Krotova & Belan, 1993).

Notre étude apporte de plus, un nouvel indice attestant que le campement et le *bone bed* s'intègrent **dans un même contexte d'occupation** (cf. Chap. III). Ceci confirme les observations réalisées sur l'industrie lithique et osseuse, montrant une grande homogénéité techno-typologique entre les deux sites ainsi que les datations radiocarbone ou les analyses sédimentaires, indiquant que les occupations des sites se rapportent à une même phase chronologique et une même unité stratigraphique (cf. Chap. I). Afin de vérifier la stricte contemporanéité de leurs occupations, des remontages devraient être tentés entre les vestiges lithiques mais aussi osseux (dans ce cas des appariements sont également à essayer) provenant de ces deux sites.

Dans le campement, l'industrie osseuse et lithique est plus diversifiée que dans le *bone bed* (Tableau 24). Les objets lithiques y sont particulièrement bien représentés, avec une densité d'environ 770 artefacts par mètre carré (Krotova & Belan, 1993). La diversité spécifique est limitée mais intègre, outre le bison, quelques ossements de chevaux et de lièvre. Contrairement au *bone bed*, l'ensemble de la chaîne opératoire de production des objets lithiques est représentée dans l'assemblage du campement. Par contre, l'industrie osseuse semble avoir été apportée sous forme de produits finis sur les sites (absence de déchets de production). Les stigmates observées par I. Snizhko (2001) sur les ossements du campement résultent d'activités de consommations (désarticulation et décharnement) et sont donc à rapporter à la boucherie secondaire.

Les bisons actuels pèsent 400 kg environ pour une femelle adulte, à 800-900 kg pour les mâles. Nous avons mis en évidence que la cohorte de la zone ouest du *bone bed* est composée de 23 individus, dont au moins 10 adultes. Si l'on considère un poids de viande moyen de 250 kg (Farizy *et al.*, 1994) l'assemblage correspondrait donc à un minimum 5 750 kg de viande environ. I. Pidoplichko obtient un NMI s'élevant à 223 bisons à partir du matériel des fouilles de 1940 et 1949 du *bone bed* (Pidoplichko, 1956), et il est estimé que la cohorte doit correspondre à environ 500 individus pour l'ensemble des zones fouillées (Krotova, 1999), correspondant alors à un minimum de 125 000 kg de viande. Les datations des vestiges du *bone bed* se concentrent principalement sur un intervalle de 1 000 à 1 500 ans (Figure 11, p. 23). Aussi il est fort probable que de **nombreuses chasses** aient eu lieu **sur une longue période de temps**. Si l'on considère que les abattages devaient être réalisés sur des groupes de bisons de taille réduite à moyenne *i.e.* d'une quinzaine d'individus tout au plus (cf. Chap. II), cela impliquait un séjour de quelques jours des chasseurs pour leur permettre de traiter les carcasses (et peut-être également les peaux) avant un transport secondaire vers un campement de longue durée. Des activités de

consommation liées à un campement au moins temporaire, ont donc du avoir lieu à proximité du *bone bed*, vraisemblablement dans le campement.

	<i>bone bed</i>	campement
Densité des artefacts lithiques	Faible (~ 8/m ²)	Forte
Chaîne opératoire	Objets finis	Complète
Densité des ossements	Elevée (> 1100 os / m ²)	Faible mais inégale
Os complets	Présents	Rares
Connexions anatomiques	Communes (~ 200)	Rares ?
Diversité spécifique	Nulle	Faible
Structures apparentes	?	-
Feu	-	Os et objets lithiques brûlés

Tableau 24 : Principales caractéristiques observables dans le *bone bed* et le campement.

Ainsi, les représentations anatomiques, la présence d'éléments squelettiques en connexion, les modes de traitement des carcasses mais également la présence d'armes de jets et de microlithes vraisemblablement utilisés dans la composition d'armatures composites (*cf.* Chap I), confirment que le *bone bed* a bien fonctionné comme un site d'abattage. En outre, les analyses tracéologiques du matériel lithique montrent que la majorité des éclats et des lamelles du *bone bed* a été utilisé pour découper de la viande (Sapozhnikova, 2003). Les données géochimiques et archéozoologiques confirment que le site a été utilisé à plusieurs reprises, comme cela fut précédemment souligné par P. Efimenko (1953), N. Leonova et E. Min'kov (1987), A. Krotova et N. Belan (1993) et I. Snizhko (2001). La concordance des données biogéochimiques et archéozoologiques, des industries osseuses et lithiques, et la topographie du lieu attestent que le *bone bed* d'Amvrosievka est un site d'abattage et de boucherie, utilisé de façon récurrente.

L'ensemble des données montrent donc que les deux sites d'Amvrosievka ont été utilisés pour des fonctions bien spécifiques : abattage et boucherie primaire dans le *bone bed*, traitement secondaire et activités diversifiées (notamment débitage) dans le campement (Krotova & Belan, 1993 ; Krotova, 1999). D'après les typologies de G. Isaac (1971) et de J. Wheat (1978), le *bone bed* constitue donc un site à fonction spécialisée dans l'abattage et le traitement des carcasses de bisons, le campement est quant à lui caractéristique d'un habitat temporaire avec activités de boucherie. Dans les deux sites, les occupations ont été récurrentes.

V-2. Bisons et économies préhistoriques

Pour la préhistoire européenne, la chasse est maintenant reconnue comme étant la principale source d'acquisition de la nourriture carnée des paléolithiques et ce, dès le Paléolithique moyen (Chase, 1989 ; Burke, 2000 ; Patou-Mathis, 2000). La notion contemporaine de spécialisation est appliquée depuis quelques années aux populations chasseurs-cueilleurs, par essence même généralistes. Selon certaines opportunités ou choix culturels, ces populations vont se « spécialiser » ponctuellement dans l'acquisition d'un taxon, d'une plante ou d'un minéral, dans le but notamment d'échanger ce bien avec d'autres populations.

Toutefois, comme l'a souligné S. Costamagno (2003), il est nécessaire de s'assurer du sens donné à l'expression « chasse spécialisée » ou « économie spécialisée ». Ainsi, selon la définition de L. Binford (1980) ou F. David et J. Enloe (1993), la spécialisation est matérialisée par des abattages en masse (pour le bison, de part sa taille, cela peut correspondre à une quinzaine d'individus) permettant la constitution de stockages de viande. Pour d'autres auteurs, la chasse spécialisée se caractérise par la fréquence relative d'une espèce donnée (>80-90% du NR) comparativement aux autres taxons (Cannon & Meltzer, 2004 ; Mellars, 2004).

Cependant, d'après D. Grayson et F. Delpech (2002), si la diversité spécifique est réduite, la présence quasi exclusive d'une espèce peut alors plus traduire une contrainte écologique qu'un réel choix. Cette « contrainte » peut toutefois être uniquement saisonnière et même dans les environnements les plus « rudes », la diversité des proies potentiellement exploitables n'est jamais réduite à un taxon unique. Ne faudrait-il alors pas considérer au contraire que certaines espèces peuvent être plus accessibles ou préférées à certaines saisons plutôt que d'autres ? Dans ce cas, si le site archéologique est un site occupé de façon saisonnière, il peut alors refléter un moment d'acquisition bien spécifique dans le cycle annuel des chasseurs. De ce fait, s'il est clair que **la spécialisation cynégétique implique une sélection au sein des populations animales disponibles** (Mellars, 1996), celle-ci doit aussi impliquer une consommation préférentielle (*i.e.* majoritaire au sein de l'alimentation carnée) d'un taxon par rapport aux autres espèces chassées. Toutefois, la diversité spécifique et numérique de chaque espèce dans une région à un moment donné, est délicate à mettre en évidence sans la présence d'avens-pièges ou d'autres types de sites de mortalité catastrophiques naturelles, dont les accumulations ne sont pas biaisées par l'activité humaine ou celle des carnivores (Coumont, 2008). Selon cette dernière définition, la

spécialisation cynégétique impliquant un choix, peut être également liée à l'écologie et au comportement de l'espèce chassée et des espèces sympatriques. Nous avons en effet précédemment montré la nécessité de connaître le comportement des gibiers pour comprendre les pratiques cynégétiques passées et identifier les implications d'une sélection humaine potentielle (*cf.* Chap. II).

Certains sites d'abattage et de boucherie ont été considérés comme témoignant d'une spécialisation des chasseurs préhistoriques dans l'acquisition d'une espèce (Mellars, 1996 ; Stanko, 1999). Toutefois, certains auteurs estiment qu'il est problématique de considérer de tels gisements en termes de « spécialisation ». Ces lieux occupés souvent de façon récurrente, ne semblent en effet avoir été utilisés que ponctuellement. Ils font partie d'un ensemble plus large de sites qu'il faut prendre en compte à l'échelle annuelle des chasseurs cueilleurs passés et non à celle du palimpseste qui nous est parvenu (Brugal & Jaubert, 1996). Ainsi, les sites d'abattage ne permettent d'informer que sur l'exploitation des grands mammifères (généralement les espèces grégaires) alors que la variété de proies utilisées par les chasseurs se retrouve dans les campements (Meltzer, 1993 ; Cannon & Meltzer, 2004 ; Hill, 2008).

Cette discussion épistémologique sur les modalités des pratiques cynégétiques, en rapport avec l'économie paléolithique (économie spécialisée ou non) est peut-être stérile, comme semble l'attester la variabilité des comportements de subsistance développés tant au Paléolithique moyen qu'au Paléolithique supérieur en Europe, ainsi qu'au cours de la préhistoire nord-américaine. Le **généralisme** (chasse liée aux aléas des rencontres), la **chasse orientée** (vers l'acquisition d'un gibier, selon sa taille, son âge, son sexe, ou toute autre variable) ou **spécialisée**, voire **hyper-spécialisée** (chasse d'un taxon préférentiel, selon une stratégie d'acquisition saisonnière) constituaient vraisemblablement **un éventail de modes d'acquisition pratiqués par les groupes humains**, en fonction notamment de conditions environnementales locales mais aussi de choix cynégétiques (Burke, 2000 ; Patou-Mathis, 2000 ; Grayson & Delpech, 2002).

Une révision critique de ces notions est ici réalisée à partir des informations apportées par l'étude des sites (de plein air) où le bison est prédominant dans les assemblages. Cette synthèse permettra ainsi de vérifier si une acquisition (voire une économie) de type « spécialisée » fut ou non adoptée vis-à-vis du bison, au cours du Paléolithique.

Nous avons démontré que les sites d'Amvrosievka constituent des sites à **fonctions spécialisées** dans l'acquisition et le traitement/consommation du bison. Aussi, afin de considérer la place tenue par ce taxon au sein des économies paléolithiques des Plaines méridionales d'Europe orientale, il nous est nécessaire maintenant de comparer nos données avec celles d'autres sites de cette région, mais également avec des sites géographiquement et temporellement éloignés. En l'absence de données concernant des sites naturels de type aven-piège, nous considérerons la présence de différents taxons dans des sites sub-contemporains, comme (au moins) partiellement représentative de la biomasse disponible. Si cela ne donne pas d'indications concernant les proportions relatives des différents taxons dans l'environnement, nous pouvons considérer leur taille, leur poids ainsi que leur éthologie, comme des éléments déterminants du point de vue économique.

V-2-1. Amvrosievka et autres sites de plein air « à bison » de la préhistoire européenne

Nous allons considérer dans la discussion suivante uniquement les sites de plein air (*s.l.*), dont les assemblages fauniques sont dominés par le bison. Notons qu'à notre connaissance, aucun site de ce type n'est connu à ce jour en Europe centrale, nous traiterons donc ici de sites d'Europe orientale et occidentale uniquement.

V-2-1-1. Amvrosievka eu sein du Paléolithique supérieur d'Europe orientale

Au cours du Pléistocène, le bison fut chassé par les Préhistoriques sur l'ensemble du territoire de l'actuelle Ukraine et des régions adjacentes (Stanko, 1999). Le site d'Anetovka II, situé à proximité du Boug (Ukraine occidentale), présente des éléments communs avec les sites d'Amvrosievka : une industrie lithique rapportée à l'Épigravettien ancien (Paléolithique supérieur moyen) et des vestiges également datés d'environ 18-19 000 BP (Tableau 28). Les pointes d'industrie osseuse retrouvées sur ce site sont en outre typologiquement très similaires à celles d'Amvrosievka. Le bison, représenté par un minimum 160 individus, constitue plus de 90% (en NR) des restes de grands mammifères (Starkin, 2006) (Tableau 25). Selon les travaux d'A.

Starkin, tous les âges sont représentés, du fœtus à l'adulte âgé. Une acquisition au moins hivernale est donc attestée⁶⁰.

Taxon	NR	%NR	NMI	%NMI
<i>Bison priscus deminutus</i>	25017	97,0	160	80,0
<i>Saiga tatarica</i>	5	0,02	4	2,0
<i>Rangifer tarandus</i>	590	2,3	8	4,0
<i>Cervus elaphus</i>	1	0,00	1	0,5
<i>Equus latipes</i>	120	0,5	12	6,0
<i>Ursus sp.</i>	4	0,02	2	1,0
<i>Gulo gulo</i>	1	0,00	1	0,5
<i>Meles meles</i>	1	0,00	1	0,5
<i>Canis lupus</i>	3	0,01	1	0,5
<i>Alopex sp.</i>	11	0,04	4	2,0
<i>Lepus sp.</i>	4	0,02	1	0,5
<i>Marmota bobac</i>	31	0,1	5	2,5
Total	25788	100	200	100

Tableau 25 : Composition faunique de l'assemblage de grands mammifères d'Anetovka II (fouilles 1979 à 2003) (d'après Starkin, 2006).

Le matériel faunique d'Anetovka est suffisamment abondant pour permettre de réaliser des comparaisons avec les résultats que nous avons obtenus à Amvrosievka. En pourcentage de NR les héli-mandibules, les fémurs et les tibias sont mieux représentés dans le site d'Anetovka II comparativement à la zone ouest du *bone bed* d'Amvrosievka (Figure 70). Par contre, le crâne, les vertèbres et les côtes sont mieux représentés à Amvrosievka.

Si l'on compare les grandes unités anatomiques, les différences entre les deux assemblages fauniques apparaissent plus prononcées (Figure 71). Ainsi, le squelette axial et l'autopode, sont moins bien représentés à Anetovka II comparativement à Amvrosievka. Cette distinction est liée à la fonction des sites, puisque Anetovka II constitue un habitat de longue durée adjacent à une zone de boucherie, où seules des parties de carcasses ont été apportées sur le site (Krotova, 1999 ; Stanko, 1999).

⁶⁰ Selon A. Starkin, la présence de différentes classes d'âge indiquerait des chasses tout au long de l'année (Rakovetz & Starkin, 1990 in Grigorieva, 1999). Au contraire, selon N. Leonova (1994), la présence de l'antilope saïga et du renne montrerait des abattages en hiver et au printemps. Ces arguments apparaissent peu recevables pour une estimation de la saison d'occupation du site.

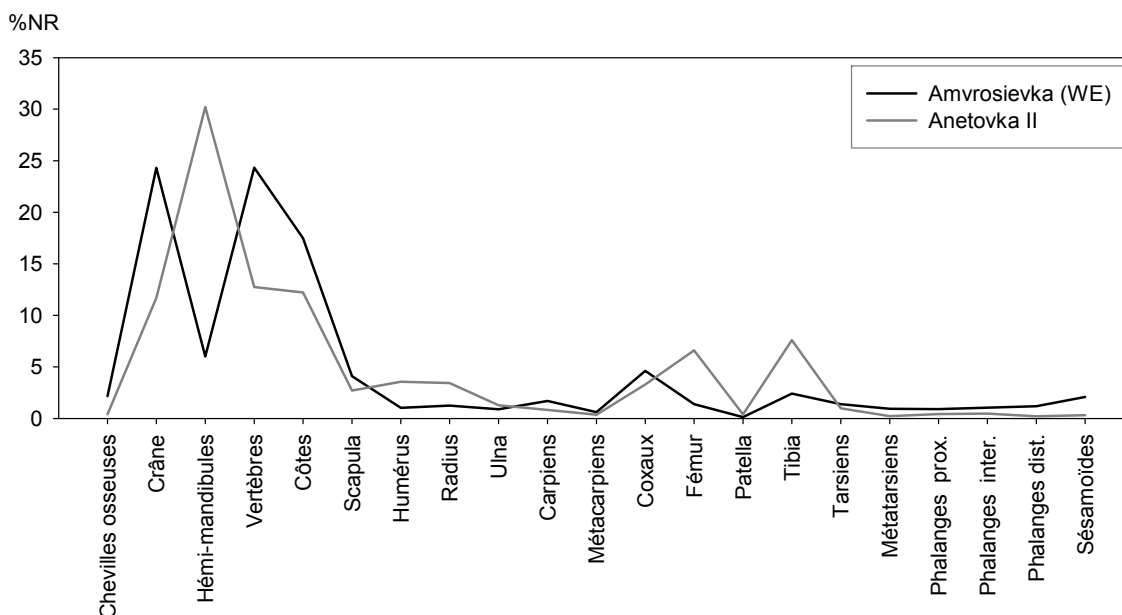


Figure 70 : Proportions comparées (en %NR) des représentations anatomiques de bisons d'Amvrosievka (*bone bed*, zone ouest) avec Anetovka II (fouilles 1979-85) (données d'Anetovka II d'après Stanko *et al.*, 1989).

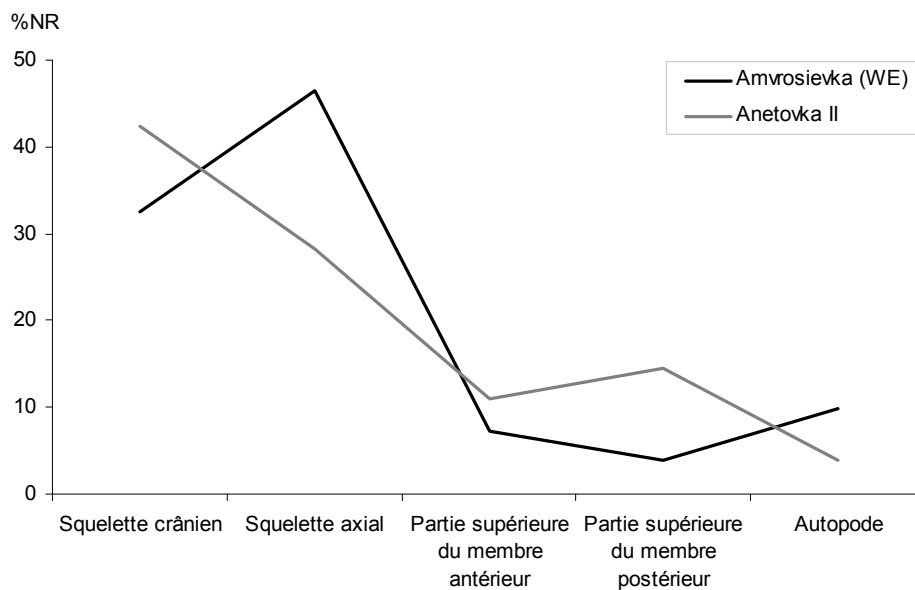


Figure 71 : Proportions comparées des unités anatomiques (en %NR) de bisons d'Amvrosievka (*bone bed*, zone ouest) avec Anetovka II (fouilles 1979-85) (données d'Anetovka II d'après Stanko *et al.*, 1989).

Le site présente en effet différentes structures apparentes et ensembles économique-domestiques : dans la partie ouest, une zone de dépeçage et de débitage ; dans la partie est, une accumulation

importante de vestiges correspondant à des zones de production d'outils lithiques et osseux interprétées comme un espace d'habitat (Grigorieva, 1999 ; Stanko, 1999). Dans ce dernier, plusieurs regroupements de crânes de bisons ocrés et un cercle constitué de neuf hémimandibules également ocrées de bison, situés à proximité d'un crâne humain (ne correspondant pas à un contexte de sépulture) refléteraient également, d'après V. Stanko (1999), une manifestation rituelle sur ce site.

Le site plus récent de Kamennaya Balka II, situé non loin de Rostov-sur-le-Don (Russie), et rapporté à l'Épigravettien récent (Paléolithique supérieur final), peut également être comparé au site d'Amvrosievka. Dans le niveau 2, un minimum de 40 bisons (représentés par 1 189 éléments) et de 35 chevaux (représentés par 1 116 éléments) constituent les deux taxons majoritaires (Tableau 26).

Taxon	NMI
<i>Bison priscus</i>	40
<i>Alces alces</i>	2
<i>Rangifer tarandus</i>	5-6
<i>Ovis sp.</i>	+
<i>Equus ferus (cf. caballus)</i>	35
<i>Ursus arctos</i>	1-3
<i>Lepus sp.</i>	+
<i>Marmota bobac</i>	+
Total	>85

Tableau 26 : Composition faunique de l'assemblage de grands mammifères du niveau 2 de Kamennaya Balka II (fouilles 1959 à 2002) (d'après Leonova et al., 2006).

Les représentations squelettiques de ces deux taxons montrent une quasi-absence du squelette axial, et une faible représentation des éléments crâniens, uniquement représentés par les hémimandibules (Figure 72). Pour le bison, les éléments les mieux représentés sont l'extrémité proximale du radius, le coxal et l'extrémité distale du tibia (Leonova et al., 2006). Les représentations squelettiques du niveau 2 de Kamennaya Balka II se différencient donc nettement de celles d'Amvrosievka, où les éléments les mieux représentés (en NR) sont les éléments crâniens, les côtes et les vertèbres (cf. Chap. IV et Figure 70, p. 215). Cette distinction est également à relier aux fonctions des sites : Kamennaya Balka II étant interprété comme un campement de longue durée, occupé à différentes reprises (Leonova, 1994). Le niveau 2, qui

s'étend sur plus de 2 000 m², présente en effet une forte densité de vestiges (800-4000 éléments / m²), répartis sur 15-20 cm de hauteur. Des micro-horizons au sein de ce niveau attestent la récurrence des occupations (Leonova, 1994).

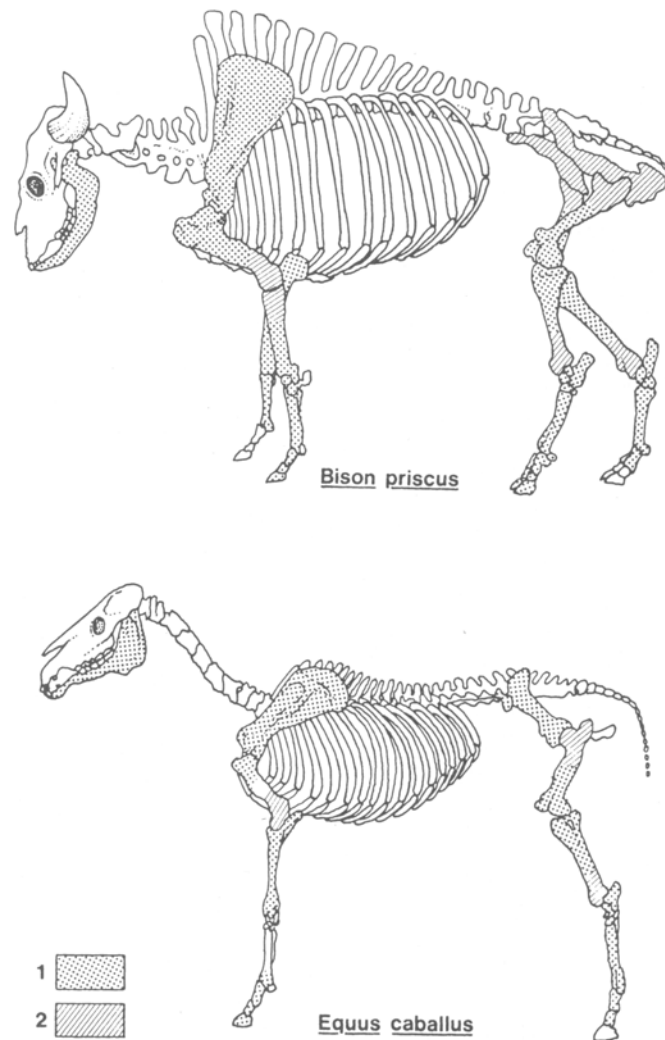


Figure 72 : Représentations squelettiques de *Bison priscus* et *Equus ferus* (cf. *caballus*) de Kamennaya Balka II (1 : fréquent, 2 : prédominant) (d'après Leonova et al., 2006).

Afin d'estimer quelle fut la place du bison au sein des économies de subsistance des chasseurs du Paléolithique supérieur des Plaines méridionales, nous avons comparé les listes fauniques de différents sites. Lorsque nous disposions d'indications concernant les NR ou les NMI, ainsi que la fonction du site et les datations radiocarbones, celles-ci ont été reportées (Tableau 27 et Tableau 28).

Pour l'ensemble des sites, à l'exception d'Anetovka II, la diversité spécifique est très limitée. Si l'on exclut ce gisement, seules trois espèces sont représentées en moyenne par site, et ce, que ce soit au Paléolithique supérieur moyen (PSM) ou récent (PSR).

Les sites géographiquement et temporellement proches d'Amvrosievka : Yami, Muralovka et Osokorivka (interprétés comme des campements de plus ou moins longue durée) présentent toutefois une diversité spécifique plus importante que les sites spécialisés d'Amvrosievka (Tableau 27 et Tableau 28). Le cheval, le cerf mais également le renne et l'antilope saïga y sont présents. Notons également la présence à Osokorivka I du lièvre (niveaux IV-b et Va), du renard polaire et du castor (niveau Va). Nous ne disposons pas de données quantitatives nous permettant de considérer l'importance relative de chacun de ces taxons. Toutefois, pour chacun de ces sites, il est signalé que le bison est dominant (Krotova, 1994 ; Kranokutsky, 1996 ; Shydlovskiy, 2008).

Le bison est, en outre, systématiquement présent dans les sites attribués, comme Amvrosievka, à l'Épigravettien ancien (PSM) mais également à l'Épigravettien récent (PSR). Il est l'unique taxon représenté dans trois sites du PSM (Amvrosievka – *bone bed*, Bolshaya Akkardja, Zolotovka I) et cinq du PSR (Kamennaya Balka I, Kaistrova Balka IV, Yamburg IIA-IIIa, Mindievskii'ya et Govorusha).

Le cheval est le deuxième taxon le mieux représenté. Le bison et le cheval sont présents dans des proportions relativement identiques à Kamennaya Balka II, Dmitrivka, Kaistrova Balka I (PSR) ou Novovlodimirovka II (PSM). Le cheval est moins abondant que le bison à Amvrosievka (campement), à Anetovka II et Sagaidak I (PSM).

Le renne est la troisième espèce la mieux représentée pour ces deux périodes du Paléolithique supérieur (Épigravettien ancien et récent). Le cerf est uniquement présent dans les sites de l'Épigravettien ancien. Les autres taxons sont représentés de façon plus sporadique.

	<i>Mammuthus primigenius</i>	<i>Coelodonta antiquitatis</i>	<i>Bison priscus</i>	<i>Equus ferus</i> (cf. <i>caballus</i>)	<i>Cervus elaphus</i>	<i>Rangifer tarandus</i>	<i>Saiga tatarica</i>	<i>Ovis</i> sp.	<i>Ursus</i> sp.	<i>Gulo gulo</i>	<i>Canis lupus</i>	<i>Vulpes</i> sp.	<i>Alopex</i> sp.	<i>Meles meles</i>	<i>Lepus</i> sp.	<i>Marmota bobac</i>	<i>Castor fiber</i>
Paléolithique supérieur récent	Kamennaya Balka I		+								+						
	Kamennaya Balka II		?/49	?/44	?/1	?/1	?/1				?/1				?/1		
	Dmitrivka		25/4	20/2													
	Kaistrova Balka I		?/2	?/1		?/1											
	Kaistrova Balka IV		+														
	Yamburg (IIa-IIIa)		+			+											
	Dubovaia Balka		+	+								+				+	
	Mindievskii'yar		+														
	Govorusha		+														
Paléolithique supérieur moyen	Zolotovka I		?/5														
	Amvrosievka - <i>bone bed</i> WE		7 353/23														
	Amvrosievka - <i>bone bed</i> 1935-40-49		78 209/223														
	Amvrosievka - campement		++	2/1												+	
	Anetovka I		+	+	?/1	?/6											
	Anetovka II		25 017/160	120/12	1/1	590/8	5/4	4/2	1/1	3/1	11/4	1/1	4/1	31/5			
	Bolshaya Akkardja		210/18														
	Muralovka		?/4	+		+	+										
	Osokorovka I (IV-b)		+			+											+
	Osokorovka I (V-A)		+	+									+		+		+
	Yami		+	+		+											
	Novovladimirovka II		1/1	3/1													
	Sagaidak I		+	++	+												
Leski		+	+	+		+				+							
PSA	Dnieprovo-Kamienka		+	+													

Tableau 27 : Spectres fauniques (NRD/NMI) des différents sites de la région des steppes méridionales du Paléolithique supérieur ancien (PSA) à récent, selon la chronologie d'A. Krotova (2003b) (données d'après Pidoplichko, 1956 ; Krotova, 1994 ; Kranokutsky, 1996 ; Sekerska, 1999 ; Starkin, 2006).

Le seul site rapporté au Paléolithique supérieur ancien présente uniquement des restes de mammoth et de rhinocéros laineux. Ces deux taxons, également présents à Leski et à Sagaidak pour le rhinocéros laineux (datés du début du Paléolithique supérieur moyen), semblent disparaître du corpus mammalien des steppes méridionales vers 21 000 BP (Stanko, 2007).

Région	Site	Culture	MIS	Datations	Type	Fonction
Plaines méridionales orientales	Kamennaya Balka I	PSR	2	14 670 BP ± 105	Plein air	Habitat temporaire
	Kamennaya Balka II	PSR	2	~13 - 15 000 BP	Plein air	Habitat de longue durée
	Zolotovka I	PSM	2	13 600 BP ± 1 000 17 400 BP ± 700	Plein air	Habitat
	Amvrosievka bone bed	PSM	2	~18 630 BP ± 220	Plein air	Site d'abattage et de boucherie
	Amvrosievka Campement	PSM	2	18 450 BP ± 200 18 700 BP ± 200	Plein air	Habitat
	Muralovka	PSM	2	18 780 BP ± 300 19 630 BP ± 200	Plein air	Habitat de longue durée
	Yami	PSM	2	19 300 ± 180	Plein air	Habitat temporaire
Plaines méri. occi.	Anetovka II	PSM	2	18 040 BP ± 150 19 170 BP ± 120	Plein air	Habitat de longue durée & zone de boucherie
	Bolshaya Akkardja	PSM	2	~18 7000 BP ~19 200 BP	Plein air	Habitat de longue durée ⁶¹
	Sagaidak I	PSM	2	20 300 BP ± 200 21 240 BP ± 200	Plein air	Halte de chasse

Tableau 28 : Datations et fonctions des sites du Paléolithique supérieur des steppes méridionales d'Europe orientale (PSR : Paléolithique supérieur récent ; PSM : Paléolithique supérieur moyen) (données d'après Klein, 1973 ; Soffer, 1990 ; Velichko & Kurenkova, 1990 ; Krotova & Belan, 1993 ; Leonova, 1994 ; Kranokutsky, 1996 ; Grigorieva, 1999 ; Krotova, 1999 ; Hoffecker, 2002 ; Krotova, 2003b).

⁶¹ Kamennaya Balka II avait été interprété par P. Boriskovskij (1961, in Leonova, 1994) comme une halte de chasse. Toutefois, la densité de vestiges et la grande variété typologique des artefacts lithiques, composés de lamelles à bord abattu, de microlithes, de burins, de grattoirs et de perçoirs, permettent selon N. Leonova (1994), d'identifier ce site comme un habitat de longue durée.

À partir de ces données, il apparaît clair que le **bison** et dans une moindre mesure le **cheval**, constituaient les gibiers privilégiés des chasseurs de l'Épigravettien ancien de l'Est comme de l'Ouest des Plaines méridionales. Dans les plaines méridionales orientales, Amvrosievka (campement et *bone-bed*), Muralovka, Zolotovka I, Osokorivaka I et Yami, et dans les plaines méridionales occidentales, Sagaidak I, Anetovka II, et Bolshaya Akkardja attestent **l'acquisition préférentielle du bison** et ce, **indépendamment de leur caractérisation fonctionnelle**.

En effet, qu'il s'agisse de sites à fonction spécialisée (sites d'abattage, campements temporaires) ou généralisée (campement de longue durée), le bison constituait vraisemblablement un part importante du « menu paléolithique⁶² », mais devait également être utilisé à des fins plus techniques. Toutefois, comme précédemment souligné, il est délicat de parler en termes de spécialisation économique au Paléolithique. En outre, les auteurs utilisant ce concept, n'en donnent pas nécessairement la même définition (*cf. supra*). Ainsi, si le gisement d'Amvrosievka et les autres sites des steppes rapportés à l'Épigravettien ancien, sont généralement considérés représenter des économies spécialisées dans l'acquisition du bison, **les données précédemment présentées indiquent plutôt une orientation qu'une réelle spécialisation cynégétique**. Si un choix s'est apparemment préférentiellement porté vers le bison et le cheval, les données dont nous disposons ne permettent pas d'identifier avec certitude l'ampleur de ce choix par rapport à la biomasse disponible.

L'étude de sites naturels et la réalisation de mesures des teneurs géochimiques des collagènes osseux de restes humains (comme le crâne mis aux jours à Anetovka II) permettrait de confirmer si la place du bison dans l'alimentation carnée était aussi importante que semblent l'attester les données archéologiques. En effet, les valeurs mesurées dans le collagène rendent compte de plusieurs années de vie d'un individu et permettrait de mettre en évidence une consommation annuelle (et donc spécialisée au sens binfordien) ou plus limitée de ce taxon.

⁶² Si l'on considère sa représentation en termes de poids de viande.

V-2-1-2. Sites à bisons du Paléolithique moyen d'Europe orientale

Le bison est également l'espèce majoritaire des assemblages fauniques de certains sites de plein air des plaines méridionales d'Europe orientale (*s.l.*) datés du Paléolithique moyen, comme Suskhaja Mechetka, Kodak, Rozhok I et II ou Il'skaja I (Hoffecker, 2002). Ces quatre gisements sont géographiquement très éloignés : Kodak est situé dans le bassin inférieur du Dniepr, Suskhaja Mechetka sur la rive occidentale de la Volga, les sites de Rozhok, sur les marges septentrionales de la mer d'Azov, et Il'skaja I (gisement en contexte alluvial) dans les contreforts occidentaux du Caucase, à l'extrémité méridionale des steppes.

Mis à part Il'skaja, peu de données archéozoologiques sont disponibles pour ces gisements. À Suskhaja Mechetka le bison représente 70% des vestiges (NR = 366) et 86% à Il'skaja I (NR=1 334 ; NMI = 51) (Hoffecker *et al.*, 1991 ; Baryshnikov & Hoffecker, 1994 ; Stanko, 1999 ; Hoffecker, 2002). En termes de fonctionnalité des sites, Suskhaja Mechetka et Il'skaja I sont interprétés comme des occupations de longue durée et récurrentes, à activités multiples, *i.e.* des habitats. Rozhok I serait un site occupé pendant de courtes périodes pour le traitement des carcasses de grands mammifères, principalement de bisons (Hoffecker, 2002) (Tableau 29).

Région	Site	Culture	MIS	Type	Fonction
Ouest	Kodak	PM	?	Plein air	?
Est	Rozhok I	PM	5a-d	Plein air	Habitat temporaire, site de boucherie (occupations récurrentes)
Est	Suskhaja Mechetka	PM	?	Plein air	Habitat de longue durée à occupations récurrentes
Sud	Il'skaja I	PM	3 à 5	Plein air	Habitat de longue durée à occupations récurrentes

Tableau 29 : Sites de plein air du Paléolithique moyen d'Europe orientale, pour lesquels le bison est le taxon dominant (d'après Hoffecker *et al.*, 1991 ; Hoffecker & Cleghorn, 2000 ; Hoffecker, 2002).

Bien que le bison domine les spectres fauniques des ces gisements, d'autres ongulés sont également présents dans les corpus fauniques, notamment le mammoth, le mégacéros, le cerf ou le cheval (Hoffecker *et al.*, 1991 ; Baryshnikov & Hoffecker, 1994 ; Hoffecker, 2002).

L'assemblage réduit de Suskhaja Mechetka montre que les adultes dans la force de l'âge dominant (Hoffecker, 2002). Il en est de même à Il'skaja I (Hoffecker *et al.*, 1991). Une fréquence importante de jeunes est notable pour le niveau inférieur de Rozhok I (Praslov 1968, in Hoffecker, 2002).

L'assemblage d'Il'skaya I montre des chasses récurrentes au bison avec une sélection d'adultes dans la force de l'âge, bien que les jeunes soient certainement sous-représentés du fait de la conservation différentielle (Hoffecker *et al.*, 1991). Un profil de mortalité de type catastrophique est donc plus probable qu'un profil dominé par les adultes dans la force de l'âge (Hoffecker & Cleghorn, 2000). Les bisons semblent avoir été abattus à différentes saisons de l'année : trois spécimens témoignent d'abattages au printemps-automne, à l'été et à l'automne-hiver (Hoffecker *et al.*, 1991). Toutefois, les données paléontologiques, particulièrement les représentations squelettiques, sont faussées par une collecte sélective et une perte partielle du matériel faunique (Hoffecker *et al.*, 1991). Nous n'avons donc pas comparé ces données avec celles d'Amvrosievka.

Pour le Paléolithique moyen des plaines méridionales d'Europe orientale, les travaux archéozoologiques ont démontré que les Néandertaliens pratiquaient une chasse active au bison, notamment à Il'skaja I, ainsi que dans les sites en grotte du Caucase comme Mezmaizskaya (Hoffecker *et al.*, 1991). Cependant, aucun site ne montre d'abattages de grande ampleur (Hoffecker, 2002). D'après O. Soffer (1985) et V. Stanko (1999), une économie spécialisée dans la chasse au bison se développa dès le Paléolithique moyen dans cette région. Toutefois, nous avons démontré précédemment qu'il est délicat de parler en termes de spécialisation économique pour le Paléolithique supérieur. Pour les raisons exposées précédemment et au vue des données disponibles, il en est de même pour le Paléolithique moyen.

V-2-1-3. Sites à bisons de la préhistoire d'Europe occidentale

Paléolithique supérieur

Pour le Paléolithique supérieur d'Europe occidentale, plus précisément dans le sud-ouest de la France, les sites de Fongaban (couche 3) et de Bordeneuve, respectivement attribués au

Magdalénien final et ancien, montrent une nette prédominance des restes de bison dans leurs assemblages fauniques.

À Fongaban, le bison représente en effet 98,6% du NR (NR = 1095). La saïga, le renne et le cheval représentent chacun moins de 1% des vestiges (sur un NRDt = 1 111). Le bison est représenté par un NMI de 23. Les âges dentaires indiquent la prédominance des jeunes adultes. Le squelette axial (sauf le squelette crânien représenté majoritairement par des dents) et la partie supérieure des membres sont quasiment absents de l'assemblage. Les éléments les mieux représentés (en %NR) sont les éléments crâniens (dents), les carpiens, les tarsiens, les métapodiens et les phalanges, soit ceux correspondant aux parties les moins charnues (Delpech, 1972). Les métapodiens semblent ne pas avoir été fracturés par les hommes. D'après F. Delpech (1972), le site a fonctionné soit comme une halte de chasse soit comme une zone de boucherie (Tableau 30).

À Bordeneuve, le bison est représenté par 182 restes (dont 165 restes dentaires), correspondant à un NMI de 12. Il représente 98,4% du NR. Le mammoth est représenté par 2 restes (1,1% du NR ; NMI =1) et le cheval par un seul vestige (0,5% du NR ; NMI = 1). Les représentations squelettiques sont vraisemblablement biaisées par la conservation différentielle. Il a été mis en évidence, comme à Fongaban, une importante représentation des adultes dans la force de l'âge (Ferullo *et al.*, 1999). La répartition spatiale des vestiges, la présence de structures apparentes et les caractéristiques de l'industrie lithique permettent aux auteurs d'identifier ce site comme un habitat (Ferullo *et al.*, 1999) (Tableau 30).

Pays	Site	Culture	Datation	Type	Fonction
France	Fongaban (c. 3)	Magdalénien final	OIS 2 14 300 ± 680 BP	Abri et plein air	Halte de chasse ou zone de boucherie
	Bordeneuve	Magdalénien ancien	OIS 2	Plein air	Habitat

Tableau 30 : Datations et fonctions des sites de plein air du Paléolithique supérieur d'Europe occidentale, dont le spectre faunique est dominé par le bison (données d'après Delpech, 1972 ; Ferullo *et al.*, 1999).

Dans ces deux sites, les individus étant âgés de plus de 2 ans, le matériel n'a pas permis d'estimer la saison d'abattage des bisons (Delpech, 1972 ; Ferullo *et al.*, 1999). Toutefois, à Bordeneuve,

d'après O. Ferullo *et al.* (1999), la possible répétitivité des occupations pourrait indiquer que ce site ait été occupé de façon saisonnière.

Notons également la découverte récente d'un gisement gravettien pour lequel le bison domine l'assemblage faunique : le site des Bossats, dans le bassin parisien (Bodu *et al.*, *in press*).

La notion de spécialisation des Magdaléniens pour l'acquisition du renne est remise en cause par de nombreuses études (notamment Costamagno, 2003 ; Crépin, 2007). À Fongaban et Bordeneuve, le bison semble avoir été chassé de façon préférentielle, mais l'absence de données de saisonnalité ne permet pas de connaître s'il fut chassé de façon saisonnière ou non. Toutefois, la place de ce taxon au sein de l'alimentation humaine a pu être particulièrement importante dans le sud-ouest de la France au cours du Magdalénien moyen, comme les données biogéochimiques réalisées sur les vestiges humains de Saint-Germain-la-Rivière l'attestent (Drucker & Henry-Gambier, 2005).

Paléolithique moyen

Situés également dans le sud-ouest de la France, les sites du Paléolithique moyen de Mauran (Haute-Garonne) et de Coudoulous I (couche 4) montrent, eux aussi, une représentation quasi-exclusive du bison dans les assemblages osseux.

Le premier se situe à proximité d'une barre rocheuse, le bison y constitue plus de 90% de la faune (NMI = 137). Les abattages semblent avoir eu lieu à la fin de la bonne saison, entre la fin de l'été et le début de l'automne (Rendu, 2007). Les courbes d'abattage montrent une dominance des adultes, bien que, comme à Il'skaja I, la faible représentation des plus jeunes est peut être à rapporter à une mauvaise conservation de ces vestiges. Les représentations anatomiques semblent être au moins en partie liées à la conservation différentielle. À l'exception du sternum et des vertèbres caudales, l'ensemble du squelette est représenté. Les stigmates d'origine anthropique attestent le dépouillement, le démembrement et la désarticulation des membres. Les os longs n'ont pas été systématiquement fracturés, particulièrement les métapodiens, comme cela est le cas à Fongaban et à Amvrosievka. Les phalanges sont également intactes. Il semblerait que ce site ait été utilisé comme site d'abattage par rabattage de troupeaux, avec une orientation vers les adultes dans la force de l'âge (Brugal & David, 1993 ; Farizy *et al.*, 1994) (Tableau 31).

À Coudoulous, la structure d'âge dominée par les jeunes et, suivis en nombre décroissant, par les adultes et les âgés, correspond à une courbe de mortalité « catastrophique ». Les périodes d'abattages ont été estimées à la fin du printemps et au début de l'été. L'analyse de ce matériel est en cours, mais il semble que le squelette crânien, principalement les dents et les os pétreux, soit la partie squelettique la mieux représentée (Jaubert *et al.*, 2005).

Bien que les conditions topographiques soient différentes, dans ces deux sites, les structures d'âge pourraient témoigner de rabattages préférentiels (et donc sélectifs) de femelles et de jeunes (Brugal & David, 1993 ; Brugal, 1999).

Dans le site fluviatile de Wallertheim (Allemagne), le bison de steppes a également été chassé de façon saisonnière et quasi exclusive, avec une sélection des individus dans la force de l'âge (Gaudzinski, 1995). Comme pour Il'skaja I, les représentations squelettiques, sont faussées par une collecte sélective et une perte d'une partie du matériel faunique (Gaudzinski, 1995, 1996).

Pays	Site	Datation	Type	Fonction
France	Mauran	OIS 3	Plein air	Site d'abattage et de boucherie
	Coudoulous I (c. 4)	OIS 6	Aven	Site d'abattage (?)
Allemagne	Wallertheim (c. B1)	OIS 5 (d ?)	Plein air	Site d'abattage

Tableau 31 : Datations et fonctions des sites de plein air du Paléolithique moyen d'Europe occidentale, dont le spectre faunique est dominé par le bison (Données d'après Brugal & David, 1993 ; Farizy *et al.*, 1994 ; Gaudzinski, 1995, 1996 ; Jaubert *et al.*, 2005).

En Europe occidentale, dans le sud-ouest de la France, certains auteurs considèrent que les Moustériens possédaient une économie pouvant être « spécialisée » dans l'acquisition de grands bovidés (Mellars, 1996). Toutefois, cette interprétation se fonde uniquement sur les proportions relatives des espèces mammaliennes dans les assemblages fauniques et ne tient pas compte de l'utilisation saisonnière de ces gisements. Pour cette même région, l'étude de J. P. Brugal et J. Jaubert (1996) a effectivement démontré que la prédominance des bovinés au sein des

assemblages fauniques des sites paléolithiques moyens (Mauran, Coudoulous I et Les Fieux⁶³ pour le bison) n'attestait pas une spécialisation économique, mais une spécialisation fonctionnelle (sites d'abattage et de traitement).

Comme le site de Wallertheim, ces gisements, semblent monter des chasses sélectives au bison sans spécialisation économique (*cf. supra*). Toutefois, les analyses biogéochimiques réalisées sur les restes humains provenant des niveaux inférieurs (stade isotopique 4 ou 3) du site de Marillac (les Pradelles, Charente) attestent que les Néandertaliens de ce site ont consommé une grande quantité de viande de bovinés, très certainement de bison (Bocherens, *in press*) alors que dans ces mêmes niveaux, le renne domine largement en NR comme en NMI les assemblages fauniques⁶⁴ (Costamagno *et al.*, 2006). Lorsque l'on considère les représentations en poids de viande, l'écart entre ces deux taxons est moins prononcé particulièrement pour le niveau 10, mais reste en faveur du renne⁶⁵.

La fonction spécialisée du site de Marillac, correspondant à une halte de chasse saisonnière (Costamagno *et al.*, 2006), explique cette différence entre données archéozoologiques et biogéochimiques. Ainsi, comme pour les niveaux Magdalénien moyen de Saint-Germain-la-Rivière (Drucker & Henry-Gambier, 2005), l'assemblage faunique des niveaux moustériens de Marillac restitue la fonction spécialisée du site, et les données biogéochimiques, la proportion réelle d'un taxon au sein de l'alimentation humaine. Ces deux exemples montrent la complémentarité de ces deux approches et la nécessité de considérer la fonction du site dans les interprétations paléolithographiques.

V-2-2. Le bison dans la préhistoire nord-américaine

Le même type de discussion est aujourd'hui réalisé pour la préhistoire du Nouveau Monde, discussion qui porte également sur la notion de spécialisation et sur la place des grands

⁶³ Pour lequel peu de données sont actuellement disponibles.

⁶⁴ Dans le niveau 9 le renne est représenté par 800 restes (89,7% des vestiges) correspondant à 33 individus ; les bovinés par un NR de 39 et un NMI de 4. Dans le niveau 10, le NR du renne s'élève à 477 (78,1 % du NRT) pour un NMI de 22 ; pour les bovinés ces valeurs sont respectivement de 54 et 4 (Costamagno *et al.*, 2006).

⁶⁵ Pour un poids de viande moyen de 65 kg pour le renne et 250 kg pour les bovinés, à Marillac ces deux taxons correspondent respectivement à 2 145 et 1 000 kg de viande pour le niveau 9 et 1 430 et 1 000 kg de viande pour le niveau 10.

mammifères, particulièrement du bison, dans l'alimentation des Préhistoriques (Letourneau, 2000 ; Hill, 2001 ; Grayson & Meltzer, 2002 ; Cannon & Meltzer, 2004 ; Cooper, 2008 ; Kornfeld & Larson, 2008).

Jusque très récemment (XVII^{ème}-XIX^{ème} siècle), le bison tenait une place particulièrement importante dans certaines cultures traditionnelles d'Amérique du Nord. Les découvertes de nombreux sites datés de la fin du Pléistocène jusqu'au moment des premiers contacts⁶⁶ où le bison domine le spectre faunique, permet de suivre cette « économie du bison » dans l'espace et le temps. Particulièrement marquant est le nombre de sites d'abattage de bisons, en comparaison, toutes proportions gardées, avec les sites de même nature connus en Europe sur une période de temps bien plus longue (*i.e.* du Paléolithique moyen à supérieur) (*cf. supra*). Ainsi comme le souligne R. D. Guthrie (1990 : 193) : « *Although bison are not uncommon fossil in the Old World, they occur in far greater quantities in the American Great Plains sites. It is relatively safe to say that herds of millions of bison were unique to the Holocene Great Plains.* ».

Les archéologues des Plaines nord-américaines ont porté une attention particulière aux grands sites d'abattage de bisons. Ceux-ci constituent en effet des accumulations osseuses importantes et facilement reconnaissables, qui ont fait l'objet de nombreuses études. Toutefois, il n'est pas certain que l'image d'économies dépendantes de chasses collectives planifiées et cycliques ne soit pas exagérée par un biais induit par les enregistrements ou les recherches archéologiques, mais également par la documentation ethno-historique.

Le modèle d'économie spécialisée dans l'acquisition du bison est remis en cause pour la préhistoire ancienne mais également récente⁶⁷ des Grandes Plaines. Comme le souligne P. Letourneau (2000 : 24-30), « *There are a number of reasons to question whether bison specialization existed. [...] Few ethnographic groups were specialized hunters, much less specialized bison hunters, and those that did focus on bison did so in significantly different ways than the evidence for the Folsom period indicates* ». En effet, la plupart des groupes ethnographiques utilisés comme « modèles » de spécialisation envers le bison, utilisaient des chevaux dans leurs modes d'acquisition (Wheat, 1972 ; Bamforth, 1988). Comme cela fut

⁶⁶ Entre les Premières Nations et les Euro-américains.

⁶⁷ Nous nous référons à la chronologie établie notamment G. Frison (1991) et B. Kooyman (2000) pour la Préhistoire nord-américaine. Le Paléoindien (ou Préhistoire ancienne) correspond aux cultures de la fin du Pléistocène et du début de l'Holocène (~11 500-7 500 BP), suivies par les cultures de l'Archaïque des Plaines (~7 500-2 000 BP) (Préhistoire moyenne), puis de la Préhistoire récente (~2 000 – 250 BP).

précédemment souligné dans ce mémoire, l'utilisation du cheval à la période historique augmenta considérablement les capacités de chasse et de transport (et donc de stockage) des populations des plaines. Cela a également pu permettre un changement dans la saisonnalité de la chasse : les chasses estivales furent plus communes et les mâles étaient souvent inclus et ce, même au moment du rut (moment où les bisons sont difficiles à chasser sans monture) (Speth, 1997). En outre, l'économie centrée sur l'acquisition du bison développée à la période historique résulte de profonds changements culturels, démographiques, technologiques et économiques, particulièrement à travers l'introduction de l'économie de marché et de l'utilisation du cheval (Flores, 1991). Comme le souligne B. Reeves (1990 : 187) « *The bison hunting culture [...] historically emerged when social, political, and ideological systems founded on the technological base of bison hunting, processing, and food storage were perfected* ». De ce fait, avant l'introduction du cheval, la subsistance des populations des Grandes Plaines étaient certainement moins dépendante du bison (Letourneau, 2000 ; Cooper, 2008).

De nombreuses théories ont été développées sur les rapports Hommes/bisons en Amérique du Nord, particulièrement concernant les stratégies d'acquisition et l'économie en rapport avec les saisons pendant lesquelles étaient pratiquées les chasses collectives planifiées. Entre l'époque paléoindienne et la Préhistoire récente, voir la protohistoire et la période historique, les modes d'acquisition et les économies ont été très diversifiées. Les différences au sein des modes de subsistance entre plaines septentrionales, centrales et méridionales sont également très marquées et les modèles généralistes, proposant des adaptations régionales et transrégionales des économies des populations des plaines ne font plus consensus (Letourneau, 2000 ; Hill, 2001 ; Bamforth, 2002 ; Grayson & Meltzer, 2002 ; Cooper, 2008).

Dès 11 000 BP environ, les Préhistoriques des plaines dirigeaient de petits groupes de bisons vers des pièges naturels (Stanford, 1978 ; Reeves, 1990 ; Frison, 1998), augmentant ainsi l'efficacité de leurs chasses. Au cours de la préhistoire, la chasse au bison dans les plaines nord-américaines ne suit toutefois pas le même schéma entre les plaines du nord et les plaines du sud. Ainsi, dans les plaines méridionales des abattages collectifs sont connus jusqu'à 9 500 BP environ, époque où les populations de bisons semblent diminuer dans cette région et ne plus permettre de telles pratiques cynégétique. Après 9 500 BP, aucun site d'abattage de bisons n'est

connu, et seuls quelques ossements de ce boviné sont retrouvés dans les campements et semblent en disparaître vers 8 000 BP. Le bison réapparaît ensuite dans les enregistrements archéologiques à l'Archaique récent (vers 3 000 BP) où quelques petits sites d'abattage sont connus jusqu'à la fin de la Préhistoire récente (Dillehay, 1974 ; Reeves, 1990).

À l'opposé, la chasse au bison dans les plaines septentrionales semble continue et croissante (en intensité) dans le temps (Frison, 1991). Ceci étant peut-être lié à une plus grande stabilité écologique de cette région (Reeves, 1990).

Entre 11 000 et 5 000 BP, les abattages collectifs étaient réalisés dans des ravins⁶⁸ (*arroyos*), des zones bourbeuses, des dunes de sable⁶⁹, mais également des barrières (*pounds*) de bois et de branchages permettaient d'encercler une dizaine de bisons ou plus (Frison, 1991 ; Chatters *et al.*, 1995). Les *arroyos* semblent avoir été les pièges les plus utilisés pendant la période paléoindienne et archaïque, et ce, sur l'ensemble des plaines (Reeves, 1990 ; Frison, 1991).

Les abattages plus conséquents, utilisant les *jumps* apparurent vers 5 500 BP. Ces sites ont pu être utilisés à de multiples reprises pendant des centaines d'années, comme cela est le cas à Head-Smashed-in-Buffalo-Jump (Alberta, Canada) (Reeves, 1978 ; Brink & Dawe, 1989 ; Frison, 1991). La plupart des *jumps* sont situés dans les contreforts orientaux des Montagnes Rocheuses, en Alberta, au Montana et au Wyoming, dans des environnements de forêt ouverte (*parkland*) et de prairie. Ils étaient utilisés du printemps au début de l'été, ainsi que de l'automne au début de l'hiver (Malainey & Sherriff, 1996). Malgré des similarités écologiques et topographiques, de tels sites sont absents de la Préhistoire moyenne et récente des plaines méridionales. Diriger les troupeaux sur de longues distances est indispensable pour l'utilisation des *jumps*. En effet, ces derniers nécessitent d'une part un troupeau de taille importante mais également un mouvement important de débandade à l'approche de la falaise, afin que la vitesse de course soit suffisante pour empêcher l'animal de tête de se retourner à l'approche du précipice⁷⁰ (Frison, 1991). Le

⁶⁸ Le site éponyme de Folsom constitue peut-être l'un des meilleurs exemples de l'utilisation d'un *arroyo* par les chasseurs Paléoindiens (Meltzer, 2006).

⁶⁹ Le mode opératoire d'utilisation des dunes de sable paraboliques était en quelque sorte l'inverse des *jumps* (Chatters *et al.*, 1995).

⁷⁰ « *The secret of operating a jump is to have enough animals moving close together at a high rate of speed, so that when the lead animals balk or try to turn sideways the mass of moving animals behind prevents them from stopping or turning and carries them along with many others over the precipice. The leader or leaders of a small herd can detect a jump-off in time to stop, turn sideways, or do a 180° turn. Unless some force is there that is sufficient magnitude to carry the animal over the jump-off, the animal in question will be able to avoid it* » (Frison, 1991: 218).

nombre de sites où étaient pratiqués des *jumps* augmenta considérablement à partir de 2 000 BP⁷¹, ainsi que l'utilisation des corrals (Reeves, 1990).

À la **Préhistoire récente**, avec la généralisation de l'utilisation de l'arc et des flèches à partir de la période Avonlea (~1 450-830 BP), la chasse au bison, qu'elle soit collective ou individuelle semble s'intensifier dans les Plaines du nord-ouest. Il est alors généralement admis que la « culture des chasseurs de bisons » atteint sa pleine expression dans cette région, avant de se généraliser à l'ensemble des Plaines à la fin de la Préhistoire récente (~700-250 BP) (Reeves, 1990).

À la suite du *Symposium on Buffalo Jumps* qui eu lieu en 1961 dans le Montana, la question suivante fut posée au cours d'une table ronde : « *Were the buffalo jumps used indiscriminately throughout the year, or were they used more in the spring or fall, or just whenever they could get a buffalo close?* » (Taylor, 1962 : 45). Une seule réponse fut donnée par Joseph Medicine Crow. Celui-ci expliqua que les Indiens Crow organisaient des jumps aux premières neiges d'automne, pour tirer partie des animaux dans leur meilleure condition avant que les troupeaux ne partent dans le sud (Taylor, 1962). D'après J. Brink (2000), pendant la **période historique**, les abattages réalisés tenaient en effet pleinement compte de l'état physique des animaux. Ainsi, les mâles étaient préférés entre la fin du printemps et le début de l'été, et au contraire évités pendant et après le rut. Les femelles étaient préférées la majeure partie du reste de l'année. Toutefois, les femelles gravides étaient particulièrement recherchées entre la fin de l'automne et l'hiver. Selon les récits historiques, elles étaient considérées comme inutilisables en tant que nourriture à l'approche de la mise-bas ainsi qu'au cours des premiers mois après la mise-bas. Au printemps, les chasseurs préféraient toutefois les femelles non-gestantes, non-allaitantes ou stériles parfois même, plutôt que les mâles (*ibid*).

Certains archéologues ont proposé un modèle basé à la fois sur les données ethno-historiques et archéologiques, expliquant une orientation privilégiée vers l'abattage des femelles en automne ou au début de l'hiver. Selon ce modèle, les chasses collectives de la **Préhistoire récente** étaient

⁷¹ Les récits des explorateurs européens et les données archéologiques montrent que l'utilisation des *jumps* et des corrals étaient très commune pendant la période historique, le cheval permettant de diriger (parfois pendant plusieurs jours) les troupeaux pouvant comporter plusieurs dizaines à quelques centaines d'individus sur de longues distances (Kehoe, 1973b ; Reeves, 1978 ; Barsh & Marlor, 2003).

organisées chaque année afin de réaliser des réserves de viande, de graisse et de peaux en prévision de l'hiver. De plus, ils préféraient chasser les femelles car celles-ci formaient à cette période de l'année des groupes séparés des mâles, elles étaient alors également en meilleure condition physique que ces derniers et plus facile à « manœuvrer ». Selon ce modèle, les chasses automnales étaient cruciales pour la survie des populations humaines pendant les mois d'hiver et le traitement des carcasses était particulièrement intensif. Développé principalement par G. Frison (1991) à partir des plaines du nord-ouest, ce modèle était considéré invariant au cours de la Préhistoire récente et applicable à l'ensemble des Grandes Plaines. Toutefois, il est basé en réalité sur un nombre limité de sites, répartis également sur une région limitée, le Wyoming : Piney Creek, Big Goose Creek, Glenrock, Wardell et Vore (Frison, 1970 ; Frison, 1973 ; Reher, 1978 ; Frison, 1991). À l'exception de Wardell, ces sites datent de l'extrême fin de la Préhistoire récente, voire de la période historique pour le site de Glenrock. Comme le souligne J. Cooper (2008 : 296) « *While the Annual and Fall Procurement model can explain patterns at few sites in Wyoming, it does not adequately explain the record for the entire Northwestern Plains, let alone the entire Great Plains [...]* ». En outre, l'augmentation du nombre de sites d'abattage de bisons dans le Wyoming à partir de 400 BP (période dont les sites de Piney Creek, Big Goose Creek sont datés) semble correspondre avec l'arrivée de nouvelles populations venues de l'Est (Missouri) dans cette région : les Crow, soit, de nouveaux chasseurs de bisons (*ibid*).

D'après les données archéologiques, il semblerait que l'acquisition collective du bison n'ait pas été réalisée selon la même intensité au cours de la Préhistoire récente, et ce, de façon régionale mais également sur l'ensemble des plaines (Cooper, 2008). À l'exception de l'Alberta et du Montana, où les sites d'abattage sont particulièrement nombreux, ceux-ci sont rares dans le reste des plaines. Ainsi, dans les plaines du sud et les plaines centrales la chasse au bison ne fut jamais aussi importante que dans les plaines du nord-ouest (Figure 73). Elle apparaît y avoir été opérée à une échelle plus restreinte, certainement selon des chasses individuelles réparties tout au long de l'année (Brooks, 1994), événements moins visibles dans les enregistrements archéologiques et plus susceptibles d'être détruits par les processus taphonomiques (Landals, 1990). Le bison semble donc avoir eu un rôle différent dans les économies de subsistance des populations de la Préhistoire récente des plaines méridionales et des plaines centrales comparativement aux plaines du nord-ouest.

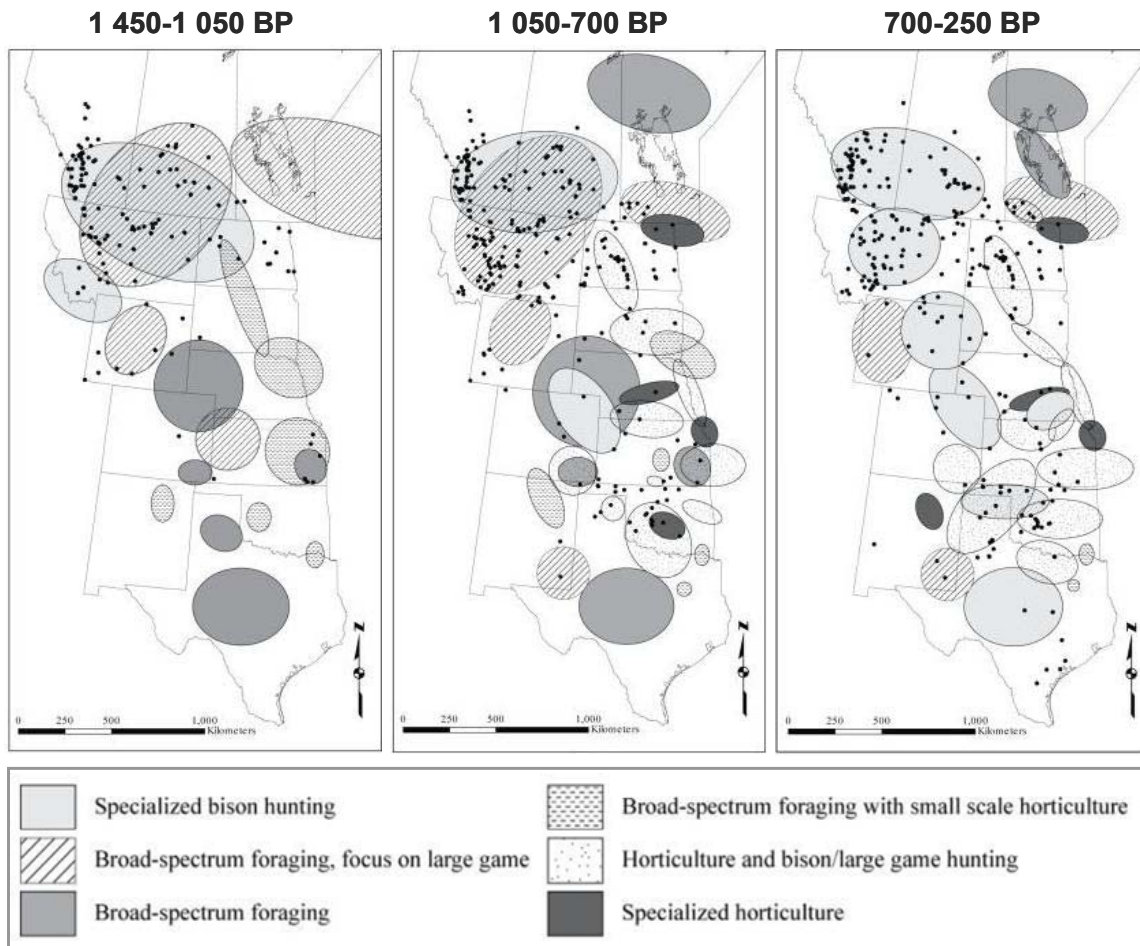


Figure 73 : Modes d'acquisition du bison, modes de subsistance et sites d'abattages de bisons (points) de la Préhistoire récente des Grandes Plaines (modifié d'après Cooper, 2008).

En outre, contrairement au modèle précédemment exposé, la révision des données archéologiques de la Préhistoire récente des plaines du nord-ouest réalisée par J. Cooper (2008) tend à montrer que les chasses collectives étaient réalisées de façons très irrégulières. Elles peuvent avoir été dépendantes de conditions climatiques favorables au développement de troupeaux de bisons de taille suffisamment importante pour permettre un rabattage (Bamforth, 1988). En dehors de ces périodes, les stratégies de subsistance impliquaient l'acquisition de plantes, de proies de taille moyenne à petites et une chasse limitée au bison. En outre, si les abattages pendant l'automne étaient de grande taille mais peu fréquents, **la majorité des abattages avaient lieu en hiver ou au début du printemps** (Figure 74). Il s'agissait alors d'abattages **très fréquents et de petite taille** (Cooper, 2008).

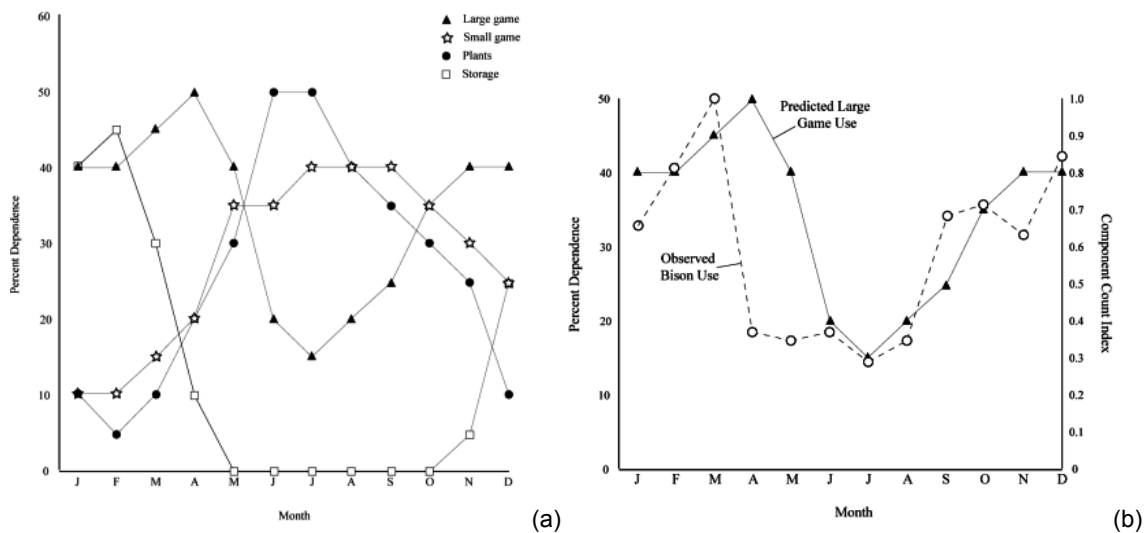


Figure 74 : Modèle annuel d'utilisation des différentes ressources disponibles dans les Plaines septentrionales nord-américaines établi par M. Kornfeld (1994) (a) et confrontation du modèle d'acquisition des grands herbivores avec les données archéologiques (fréquence des *kill sites*) (b) (d'après Cooper, 2008).

La grande fréquence des abattages hivernaux peut s'expliquer par une diminution des autres ressources (plantes et mammifères de taille plus restreinte) à cette période de l'année (Figure 74). De plus, B. Reeves (1990) note que les données **historiques** et **archéologiques** montrent que les Premières Nations des plaines septentrionales pratiquaient des chasses collectives non seulement à l'automne et au printemps, mais également à l'hiver car la viande fraîche était préférée à la viande séchée. Il note également que « *Many winter kills were quite wasteful, to our Europeanized way of thinking, since only prime cuts were sometimes taken* » (Reeves, 1990 : 171-172). Ainsi, peu de **sites d'abattage** de la Préhistoire récente, **attestent d'un traitement intensif de carcasses et/ou de stockage** matérialisés par l'extraction de la moelle, la fracturation intense des ossements ou la présence de fosses pour la confection de bouillons gras (Cooper, 2008), éléments caractéristiques des zones de traitement et des campements (Fisher & Roll, 1999). Ceci peut s'expliquer par le fait que les abattages collectifs ayant principalement lieu pendant l'hiver, il était alors possible d'acquérir de la viande fraîche à cette saison, de ce fait, ne nécessitant pas un traitement intensif des carcasses lors des abattages d'automne (Cooper, 2008). Ces données se limitent toutefois, dans l'état actuel des connaissances, aux plaines du nord-ouest, car peu de données de saisonnalité sont disponibles pour les sites d'abattage des plaines centrales et méridionales.

De plus, pour la Préhistoire récente des plaines septentrionale, il a été proposé que la mobilité des groupes humains n'était pas strictement liée au bison, mais dépendait plus de la disponibilité en bois (du moins en hiver) : bois de chauffe et de construction pour les corrals, mais également les forêts en fond de vallées pour s'abriter pendant l'hiver (Vickers & Peck, 2004). Pendant la période Old Women (~1 200 BP jusqu'à la période historique), les populations des plaines du nord-ouest chassaient principalement le bison dans le *parkland* en hiver et dans les plaines en été. À cette période de l'année, la collecte de baies étaient également essentielle pour une consommation immédiate et un stockage, pour une consommation différée pendant l'hiver (Peck, 2001). Toutefois il n'est pas certain que les déplacements des chasseurs suivaient ceux des bisons ou si ils étaient simplement similaires, car contraints de se protéger pendant l'hiver dans les zones boisées du *parkland* (Vickers & Peck, 2004). Malgré cela, des stratégies d'**interception** des troupeaux sont proposées (Peck, 2001).

Ainsi, la révision des données archéologiques de la Préhistoire récente montre un schéma relativement différent de ceux proposés dans la littérature (Cooper, 2008). Entre 1 450 et 700 BP les chasseurs « spécialisés⁷² » dans l'acquisition du bison mais également orientés dans l'acquisition d'autres herbivores de grande taille (Peck, 2001), se répartissent principalement dans les Plaines du nord-ouest (Figure 73). Entre 1 050 et 250 BP, des groupes horticoles se généralisent dans les plaines centrales et les plaines méridionales (Meltzer, 1999). Entre 700 et 250 BP, les chasseurs « spécialisés » dans l'acquisition du bison se répartissent entre le nord et le sud des Plaines. Il est généralement proposé que l'intensité de la chasse au bison augmente après 550 BP dans les Grandes Plaines, toutefois, les données archéologiques ne soutiennent pas ce postulat (Cooper, 2008). En effet, après 550 BP, le nombre de *kill sites* augmente, mais reste faible dans les Plaines du sud. En outre, l'intensification de la chasse au bison dans les *High Plains* méridionales est alors peut-être liée au développement de réseaux d'échanges comme cela est connu à la période historique dans les Plaines du sud (Speth & Spielmann, 1983 ; Cooper, 2008).

⁷² Nous rapportons ici le terme de « spécialisation » dans le sens défini par J. Cooper (2008), qui se rapporte plus à la fonction spécialisée des sites et non à l'économie de subsistance, du moins, pour la Préhistoire récente ancienne et moyenne (1 450-700 BP).

Les chasses collectives au bison semblent avoir été réalisées de façon épisodique au cours de la Préhistoire récente, les populations de bisons étant grandement dépendantes de la productivité du milieu (Reher, 1978), du moins pour la période comprise entre 1 050 et 500 BP. Les périodes antérieures et postérieures ne semblent pas suivre ce schéma, impliquant certainement d'autres facteurs que les facteurs environnementaux dans le développement des chasses collectives (Cooper, 2008).

Dans les Grandes Plaines, les chasses collectives ont donc été réalisées à des fréquences diverses et de façon épisodique à l'Holocène récent. L'économie de subsistance n'était pas basée sur des chasses cycliques réalisées à l'automne et la fréquence des chasses collectives pouvait varier indépendamment des conditions environnementales. Comme peu de sites d'abattage attestent de modes de préservation de la viande ou d'extraction de la graisse, ces chasses collectives **n'étaient vraisemblablement pas réalisées uniquement pour constituer des surplus** devant être utilisés dans les mois avenir, **mais aussi pour satisfaire des besoins immédiats** (Fawcett, 1987 in Cooper, 2008).

Les **Paléoindiens anciens** ont longtemps été considérés comme des chasseurs de mégafaune (principalement de mammoths et de mastodontes mais également de bisons) dont les modes de subsistance devaient être uniformes sur tout le continent nord-américain (Haynes, 2002 ; Frison, 2003). La révision des données taphonomiques et archéozoologiques de sites datés entre **11 500 et 10 900 BP**, atteste aujourd'hui d'une plus grande variabilité dans les modes de subsistance ; le choix des espèces chassées dépendant notamment de l'environnement (Grayson & Meltzer, 2002 ; Cannon & Meltzer, 2004 ; Kornfeld, 2007). En effet, l'image des Paléoindiens en tant que chasseurs de mégafaune fut principalement basée sur des sites à fonction limitée, *i.e.* des lieux d'abattage ou de boucherie. Au contraire, les sites d'habitat (comme Aubrey) montrent qu'une grande variété de ressources étaient exploitées (Cannon & Meltzer, 2004). L'acquisition de mégafaune est attestée uniquement dans les plaines et le sud-ouest, notamment celle du bison dans le sud.

En effet, dans les Grandes Plaines, au cours de la **période Paléoindienne**, l'étude de M. Hill (2008) qui a porté sur des assemblages datés entre **11 200 et 7 200 BP**, montre que seulement quelques espèces étaient préférées, avec, par ordre d'abondance (en NR), le bison, l'antilope

pronghorn, les léporidés, la tortue, le mammoth et le mouflon d'Amérique. Cette étude montre également que dans des environnements de prairie, les Paléoindiens pratiquaient des chasses quasi-exclusives envers le bison et le mammoth.

Des études archéozoologiques ont montré que les modes de subsistance des Paléoindiens se différencient de celle des chasseurs de bison de l'Holocène, connus à travers les données archéologiques et les récits ethnohistoriques des premiers exploreurs, des trappeurs, des missionnaires et des militaires. Ainsi, il est généralement admis que les Paléoindiens étaient moins sélectifs que les chasseurs de l'Holocène : les bisons étaient chassés tout au long de l'année, avec toutefois des abattages plus nombreux à la fin de l'automne et au début de l'hiver (McCartney, 1990 ; Todd, 1991). Considérant les données précédemment mises en évidence pour la Préhistoire récente, ces distinctions apparaissent moins importantes que cela est généralement admis.

De plus, il est souvent considéré que les sites d'abattage Paléoindiens étaient moins importants en termes de nombre d'animaux abattus, que les abattages postérieurs⁷³. Si l'on considère les données mises en évidence par J. Cooper (2008) ainsi que le fait qu'une grande partie des sites de taille restreinte n'ont pas été reconnus pour les périodes récentes de la préhistoire des Plaines (*cf. supra*) (Landal, 1990 ; Scheiber, 2001), ce modèle est peut-être alors à nuancer. B. Reeves (1990: 175) note d'ailleurs que les « *Small kills [...] are still very common in much later times after the massive bison jumping and pounding subsistence economy had developed* ». De plus, si les grands *kill sites* de bison ont, comme pour les périodes postérieures de la préhistoire, attiré particulièrement l'attention des chercheurs, il a été démontré qu'à la période Folsom ce type de site ne constitue que 3% des sites Folsom connus (LaBelle et al., 2003 in Meltzer, 2006, 2009).

Au cours de la période Paléolindienne, la **fracturation** des os longs pour en extraire la moelle semble constituer le **seul élément de traitement direct des ossements**. En effet, dans les gisements plus récents la fracturation des os longs est plus systématique, mais surtout, des structures de traitement des os pour en extraire la graisse (bouillons gras) sont généralement retrouvées dans les **campements** associés aux sites d'abattage (Reeves, 1978 ; 1990 ; Frison, 1991). D'après L. Todd (1991), cela indiquerait que les Paléoindiens étaient « *fat-indifferent* » et

⁷³ Voir : Cannon & Meltzer, 2004 pour le détail en NR et NMI des sites Paléoindiens anciens ; Letourneau, 2000 pour les sites Folsom.

il a été proposé que ceux-ci, contrairement aux périodes postérieures, étaient significativement moins soumis à des stress nutritionnels (Hill, 2001 ; Hill, 2008). En outre, le traitement moins intensif des carcasses est indiqué par les représentations relatives des éléments anatomiques et notamment des os des ceintures et des membres. Ainsi, il a été mis en évidence que les Paléindiens désarticulaient moins les carcasses que les populations de la Préhistoire récente (Todd, 1987).

Toutefois cette différence est particulièrement marquée entre les sites Paléindiens et le site historique de Glenrock. Les deux sites de la Préhistoire récente pris en considération (Boarding School 2 et Wardell) présentent des différences moins importantes des représentations des os des ceintures et des membres comparativement aux sites paléindiens, à l'exception toutefois, des sites paléindiens d'Horner II et d'Olsen-Chubbuck (Todd, 1987) pour lesquels des carcasses complètes ont été abandonnées.

Les sites d'abattage paléindiens semblent liés à des zones topographiques (ravins, dunes de sables, etc.) facilitant le piégeage des animaux, alors que les populations plus récentes (utilisant également la topographie naturelle) construisaient également des « barrières » afin de diriger les bisons dans un piège naturel ou artificiel construit dans des lieux stratégiques. Aussi, l'investissement en temps et en énergie pour réaliser des abattages collectifs ne semble pas avoir été aussi important pendant la période Paléindienne comparativement aux périodes postérieures

Ainsi, contrairement aux périodes plus récentes de la préhistoire américaine, les Paléindiens et particulièrement les Paléindiens anciens, pratiquaient vraisemblablement moins de chasses de grande taille. En outre, les sites d'abattage semblent montrer des squelettes parfois plus complets associés à une moins grande intensité de traitement des carcasses, que ce soit sous la forme de stries de boucherie ou de stigmates de percussion (Todd, 1987 ; Frison, 1991). Ces populations sont considérées comme étant très mobiles, pratiquant une chasse de type **rencontre** et il n'est pas certain qu'ils aient ou non pratiqué un stockage de viande (gelée), comme cela fut précédemment proposé (Frison & Stanford, 1982 ; Frison, 1998 ; Hill, 2001). Ces différences sont souvent interprétées comme étant liées à une densité de population moins importante pour les groupes paléindiens comparativement aux périodes récentes de la préhistoire nord-américaine (Fisher & Roll, 1999 ; Meltzer, 2004 ; Meltzer, 2006).

V-3. Conclusions

Au cours de cette étude, nous avons démontré qu'il était essentiel de restituer le comportement des proies afin d'en inférer celui des chasseurs paléolithiques. Nous avons mis en évidence dans le chapitre II de ce mémoire que le comportement animal peut en effet être très variable, et ce, au sein d'un même genre, d'une même espèce et même d'une sous-espèce. Comme J. Enloe l'a précédemment souligné: « [...] *we need to know more about the ecological bases for animal behavior [...]. We cannot simply apply overly broad behavioural generalizations about bison demography and behaviour into the past.* » (Enloe, 1999 : 507-8).

Dans ce but, nous avons développé une approche combinée (paléoéthologique et palethnographique) basée sur le comportement des bisons modernes. Nous l'avons complété par une enquête fondée sur l'étude des marqueurs géochimiques du comportement alimentaire et de la mobilité des bisons fossiles d'Amvrosievka. Nous nous sommes appuyée sur les caractéristiques populationnelles basées sur les outils archéozoologiques. Enfin, les éléments palethnographiques découlant de l'étude archéozoologique et biogéochimique⁷⁴ ont été étudiés. Ainsi, notre étude a permis de mettre en évidence certains aspects du comportement du bison des steppes et des choix économiques et techniques (en réponse à ce comportement) des Épigravettiens d'Amvrosievka.

Les bisons ont été chassés tout au long de la préhistoire européenne, ils sont même majoritaires dans certains gisements de plein air (notamment Amvrosievka, Anetovka II, Il'skaja I, Mauran, Walltertheim). Très fréquents dans les cortèges fauniques, ils sont rarement représentés en grande quantité. Toutefois, les données biogéochimiques obtenues à Saint-Germain-la-Rivière et Marillac, montrent qu'ils ont pu constituer la principale source de nourriture carnée de certaines populations paléolithiques d'Europe occidentale, et ce, bien qu'ils soient faiblement représentés dans les assemblages archéologiques de ces gisements (Drucker & Henry-Gambier, 2005 ; Bocherens, *in press*).

⁷⁴ Concernant notamment la saisonnalité des abattages.

La prédominance du bison dans de nombreux sites de la région des plaines méridionales d'Europe de l'Est est interprétée comme attestant une spécialisation des chasseurs paléolithiques dans l'acquisition de ce taxon et ce, tant au Paléolithique moyen qu'au Paléolithique supérieur (Soffer, 1985 ; Stanko, 1999). Les résultats obtenus à Amvrosievka ainsi que les données disponibles pour d'autres gisements sub-contemporains permettent de nuancer cette interprétation. Si le bison constituait une source importante de nourriture des préhistoriques de cette région au cours du dernier Maximum Glaciaire (Krotova, 1999 ; Stanko, 1999 ; Hoffecker, 2002), compte tenu des modalités d'acquisition et de traitement, mais également de la présence importante d'un autre grand ongulé, le cheval, ainsi que d'autres taxons dans les assemblages fauniques, **une orientation cynégétique préférentielle envers le bison est plus probable**. Nous confirmons donc les résultats de précédentes recherches (Leonova, 1994), selon lesquelles les modes de subsistances des populations des steppes du Paléolithique supérieur étaient variés et impliquaient l'acquisition de diverses espèces de mammifères.

Comme à Mauran ainsi que certains sites Paléoindiens, les carnivores ont peu affecté l'assemblage faunique du *bone bed* d'Amvrosievka. En outre, les os longs, et particulièrement les métapodiens (mais également les phalanges) n'ont pas été systématiquement fracturés pour en extraire la moelle et la graisse. Cette caractéristique a également été soulignée à Fongaban (halte de chasse) ainsi que pour de nombreux sites Paléoindiens ou de la Préhistoire récente du Nouveau Monde. Pour Mauran, cela pourrait s'expliquer par l'abondance de nourriture, puisque les bisons y ont été chassés à la bonne saison (Farizy *et al.*, 1994). Selon I. Snizhko (2001), à Amvrosievka cela pourrait refléter un traitement plus ou moins intensif des carcasses selon les saisons d'abattage, puisque les bisons y ont été chassés tout au long de l'année. Dans le contexte nord-américain il a été proposé que cela puisse refléter une physiologie distincte des bisons de la fin du Pléistocène et du début de l'Holocène, comparativement à leurs homologues de l'Holocène et que les Paléoindiens ne subissaient que peu ou pas les effets de stress nutritionnel (et donc les carences en graisses) comparativement aux populations de la fin de la Préhistoire récente et des périodes historiques (Todd, 1991 ; Hill, 2001 ; Hill, 2008). Une autre possibilité serait peut-être également à lier au type de traitement des carcasses et particulièrement au temps y étant imparti. Le dépouillement peut en effet être réalisé sur la partie distale du tibia et du radius ou les métapodiens, les bas de pattes étant alors abandonnés sans traitement particulier. Ceci expliquerait les connexions souvent retrouvées, comme à Amvrosievka ou à Mauran, de

tarsiens/carpiens - métapodiens et phalanges. La quantité de nourriture et notamment de graisse disponible devait donc être suffisante, ou apportée par d'autres sources alimentaires, pour ne pas nécessiter l'utilisation de la graisse et de la moelle de cette partie du squelette.

Amvrosievka constitue l'unique site d'abattage de bisons datant du Paléolithique supérieur connu en Europe orientale. Les conditions particulières d'enfouissement ont permis à ce site d'être préservé. Il est fort probable que la technique de chasse par rabattage, connue dès le Paléolithique moyen en Europe occidentale, fut pratiquée par d'autres chasseurs du Paléolithique moyen et du Paléolithique supérieur. A. Krotova (1999) considère d'ailleurs que, compte tenu de la fonction très spécialisée des sites de Muralovka et Bolshaya Akkardja, ceux-ci doivent se situer non loin de zones d'abattage. Les processus d'érosion ont très certainement fait disparaître bon nombre de *kill sites* en Europe. Des travaux de recherches plus systématiques devraient être entrepris. En effet, comme nous l'avons démontré, les sites d'abattage apportent des informations importantes sur les modalités d'acquisition et de traitement des ongulés, mais également sur les rapports qu'entretenait l'Homme avec son environnement physique et biotique.

La présence constante du bison (mais également sans doute du cheval) dans la région, devait distinguer la mobilité des chasseurs d'Amvrosievka de celle des sociétés sub-actuelles des régions arctiques et sub-arctiques. Si par leur fonction très spécifique, les sites d'Amvrosievka et les gisements sub-contemporains rappellent la mobilité logistique des collecteurs (Krotova & Belan, 1993 ; Krotova, 1999), il n'est pas certain que ceux-ci, contrairement à ce qui fut proposé (Snizhko, 2001 ; Krotova, 2009), aient pratiqué des réserves. En outre, les différences observées dans les représentations anatomiques entre site d'abattage (Amvrosievka) et site d'habitat de longue durée (Anetova II) sont moins importantes que nous ne pouvions l'envisager pour une économie de type logistique. Toutefois, il s'agit de deux sites particulièrement éloignés et la mesure quantitative dont nous disposons pour comparer les deux assemblages (le NR) reflète certainement plus l'état de fragmentation des ossements que les représentations squelettiques *s.s.* (*cf.* Chap. IV). Enfin, bien que peu de stigmates de carnivores n'aient été observées, contrairement aux Magdaléniens (Audouze, 2007), il est possible que les Épigravettiens des steppes d'Europe orientale disposaient de chiens (Germonpré *et al.*, 2009) et donc peut-être de trivois, augmentant ainsi leur mobilité. Des découvertes complémentaires seraient cependant

nécessaires afin de le confirmer, et en l'absence de données concrètes, nous considérons donc que cela reste une hypothèse.

Ainsi, le bison a tenu une place importante au sein de nombreuses sociétés de chasseurs paléolithiques. Toutefois, mis à part pour Marillac et Saint-Germain-la-Rivière, il n'est pas certain que de réelles économies spécialisées dans l'acquisition de ce taxon se soient développées au cours de la préhistoire européenne. La place de ce taxon au sein des économies préhistoriques nord-américaine n'atteste vraisemblablement pas non plus d'une réelle spécialisation, au moins jusqu'à la fin de la Préhistoire récente.

Conclusions et perspectives

Le bison, grand herbivore de l'hémisphère Nord, est un animal emblématique ayant tenu au cours de la préhistoire, et tenant encore aujourd'hui, une place privilégiée au sein de l'imaginaire des populations humaines. En Europe orientale, la prédominance du bison dans de nombreux sites de la région des plaines méridionales, tant au Paléolithique moyen qu'au Paléolithique supérieur, est généralement interprétée comme attestant une spécialisation des chasseurs paléolithiques dans l'acquisition de ce taxon considéré migrateur. Le comportement des chasseurs (activités cynégétiques, modes de traitement et de consommation, réalisation ou non de stockage) étant intimement lié à celui des proies, nous avons développé une approche permettant d'appréhender à la fois la paléoéthologie des grands ongulés et la palethnographie des chasseurs paléolithiques, afin de restituer les modes de prédation et la place occupée par le bison au sein des économies de subsistance des Préhistoriques des plaines méridionales d'Europe orientale. Le complexe de sites épigravettiens d'Amvrosievka (Ukraine méridionale), composé d'un campement temporaire et d'un *bone bed* dans lequel le bison est l'unique grand mammifère représenté, offrait la possibilité de tester une telle approche. Avec plus de 500 individus représentés, Amvrosievka correspond en effet à l'une des plus importantes accumulations fauniques monospécifiques du Paléolithique supérieur d'Europe orientale, permettant d'appliquer à ce matériel osseux une étude intégrant archéozoologie et biogéochimie isotopique.

Partant du constat que le comportement des bisons était intimement lié à l'environnement et au climat local, à la densité des populations ainsi qu'à la saison considérée, la paléobiologie des bisons (notamment leurs modes de déplacement et leurs structures de population) est apparue particulièrement importante pour caractériser la disponibilité de cette ressource dans le temps (*i.e.* à une échelle saisonnière) et l'espace. À Amvrosievka, l'utilisation de cinq traceurs isotopiques sur différents tissus osseux ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{S}$ de la bioapatite et $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes) a apporté des informations paléobiologiques complémentaires entre elles et avec les données archéozoologiques. La confrontation de ces données avec celles issues des études éthologiques modernes, nous a permis de considérer le comportement animal au niveau **individuel et populationnel**. Pour un même taxon provenant d'un même contexte d'occupation, la taille du corpus considéré pour l'étude biogéochimique est en effet importante en nombre d'individus et ce, particulièrement pour les variations intra-individuelles des valeurs isotopiques. Nous avons ainsi pu comparer inter-individuellement les signatures isotopiques d'un nombre significatif de

specimens et aborder des problématiques intra-populationnelles encore peu développées. L'application de ces divers outils d'analyse nous a permis de restituer directement certains aspects de l'**éthologie du bison des steppes** ayant eu des répercussions directes sur le comportement cynégétique des Épigravettiens d'Amvrosievka.

Les analyses biogéochimiques attestent la présence continue de ce gibier dans l'environnement proche du gisement d'Amvrosievka. En outre, contrairement aux premières interprétations du site considérant un abattage en masse (Pidoplichko, 1953, 1956), les données taphonomiques, paléoéthologiques et palethnographiques indiquent que de petits groupes de bisons ont été chassés à de **multiples reprises**, venant confirmer les interprétations réalisées par P. Efimenko (1953), N. Leonova et E. Min'kov (1987), A. Krotova et N. Belan (1993) et I. Snizhko (2001). Toutes les données démontrent donc l'acquisition de troupeaux vivants sur des territoires relativement limités, mais à des périodes de temps distinctes et bien que l'exploitation des bisons puisse avoir été annuelle ou quasi-annuelle à Amvrosievka, des abattages préférentiels semblent avoir eu lieu en **hiver** et au **printemps**. Le nombre d'abattages réalisés, question faisant débat depuis la découverte du gisement, est difficile à estimer. Toutefois, il est très probable que ceux-ci furent particulièrement nombreux et étalés sur une longue période de temps.

Considérant ces paramètres ainsi que les similarités avec le site Paléolithique moyen de Mauraan et les *kill sites* Paléoindiens d'Amérique du Nord, les stratégies de chasse employées ont préférentiellement dû impliquer un **rabattage** de quelques individus dans le piège naturel constitué par le ravin, réalisé lors de **chasses collectives planifiées**. Compte tenu du caractère vraisemblablement **non migrateur** des bisons d'Amvrosievka et de la saisonnalité préférentielle des chasses, la mobilité des chasseurs n'a pas dû impliquer une acquisition de type « suivi des troupeaux » au sens premier (*cf.* note 3, p. 5) mais devait s'en rapprocher. L'utilisation d'autres techniques de chasse notamment la poursuite ou l'affût, ne peut être totalement exclue (Krotova & Belan, 1993), mais fut certainement plus négligeable dans la constitution de l'assemblage.

Dans le *bone bed*, unique site d'abattage de bisons datant du Paléolithique supérieur connu à ce jour en Europe orientale, l'**exploitation des carcasses** de bisons apparaît **limitée** et aucun élément n'atteste la constitution de stockages ou un prélèvement préférentiel de certaines parties des carcasses. Ainsi, les Préhistoriques d'Amvrosievka, partageant une tradition technique vraisemblablement locale (« pointes d'Amvrosievka »), semblent avoir exploité principalement

en hiver et au printemps, de façon récurrente, une espèce présente toute l'année dans l'environnement proche du site.

Toutefois, si la fonction spécialisée des sites d'Amvrosievka et des gisements sub-contemporains rappelle les économies logistiques (Krotova & Belan, 1993), la mobilité et la gestion des ressources des chasseurs Épigravettiens des steppes semblent se différencier de celles des collecteurs sub-actuels des régions arctiques, mais également de celles des Épigravettiens des régions plus septentrionales, pour lesquels la présence de nombreuses fosses sont généralement interprétées comme attestant de stockage (Soffer, 1985 ; Hoffecker, 2002 ; Krotova, 2009). En outre, si le bison constituait une source apparemment importante (au moins saisonnièrement) de nourriture des populations des steppes du Paléolithique supérieur, les modes de subsistance de ces groupes humains impliquaient l'acquisition de diverses espèces de grands mammifères. Aussi, bien que la présence de sites à fonction spécialisée dans l'acquisition saisonnière du bison soit attestée, **rien n'indique que de réelles économies spécialisées se soient développées** dans cette région.

Ce travail constitue une première approche dans l'étude des modes de subsistance des Épigravettiens des steppes et de la paléoéthologie de leurs gibiers. À une échelle locale, il apparaît maintenant nécessaire d'étudier plus en détails le campement d'Amvrosievka selon une approche combinée paléoéthologique et palethnographique, afin de mieux appréhender les articulations entre les deux sites, *i.e.* entre le site d'abattage et l'habitat temporaire. À une échelle régionale, afin de considérer plus précisément la mobilité et le statut des espèces au sein des économies des groupes Épigravettiens des steppes d'Europe orientale, il serait également nécessaire d'étendre ce type de recherche comparative (paléoéthologique/palethnographique) à d'autres gisements dont les fonctions sont plus diversifiées et les occupations de plus longue durée. L'intégration de sites d'habitats de longue durée permettrait notamment de restituer plus précisément le statut du bison au sein des économies dans une perspective d'exploitation territoriale et temporelle (saisonnalité) des ressources. En parallèle, cette voie de recherche permettrait alors de développer à une échelle régionale une problématique paléoéthologique non seulement en termes individuels et populationnels mais également inter-populationnels. L'élaboration d'une carte de répartition du strontium biologiquement disponible dans la région

ainsi que, la réalisation d'analyse biogéochimiques sur des populations de bovinés actuels, seront alors nécessaires.

Le bison a vraisemblablement tenu une place importante au sein de la sphère économique des Épigravettiens des steppes d'Europe orientale. Ayant démontré toutefois qu'ils n'étaient pas des chasseurs « spécialisés » dans l'acquisition de ce taxon, il serait particulièrement intéressant de nous interroger également sur la place de ce taxon dans la sphère technique (industrie osseuse) et symbolique. Autrement dit, ce grand bovidé a-t-il été représenté ou utilisé en tant que ressource de matières premières pour la confection d'objets manufacturés ? Dans la région des steppes les objets décorés sont rares, par contre, dans les régions plus septentrionales, le bison fut utilisé comme support pour la confection d'objets de parures (comme à Mezhirich) et représenté sur support mobilier à diverses périodes du Paléolithique supérieur d'Europe orientale, notamment à Kostienki, Sungir ou Zaraysk (Abramova, 1995 ; Amirkhanov & Lev, 2003). En outre, à Anetovka II un crâne humain associé à des ossements ocrés de bisons positionnés de façon structurée, montrent que ce taxon tenait une place particulière au sein de la symbolique des Épigravettiens des steppes occidentales (Stanko, 1999). Aussi, le bison, particulièrement bien représenté dans le bestiaire imagé de la préhistoire d'Europe occidentale (Paillet, 1999), a-t-il eu la même importance au sein de l'imaginaire des populations d'Europe orientale et particulièrement des Épigravettiens ?

À travers l'étude des rapports Hommes/bisons au dernier Maximum Glaciaire en Europe orientale, nous avons démontré l'apport et les possibilités offertes par une approche combinée paléoéthologie/palethnographie, via une analyse biogéochimique et archéozoologique. Démontrant que les mammifères fossiles peuvent présenter des comportements bien différents des schémas généralement acceptés (avec à Amvrosievka, un comportement vraisemblablement non migrateur de bisons vivants dans un environnement ouvert), ce travail participe à la connaissance de la complexité des réponses comportementales animales au regard d'écosystèmes aujourd'hui disparus. Au-delà de son apport pour la paléobiologie des faunes pléistocènes, cette étude a mis en exergue l'intérêt de croiser analyses archéozoologiques et biogéochimiques pour répondre, à travers une restitution du comportement animal, à des questions palethnographiques sur les chasseurs paléolithiques, leurs capacités d'adaptation et leurs économies. Ainsi la méthode

d'analyse mise en place permet d'aborder des **problématiques inédites** pour l'étude de matériels fauniques de gisements archéologiques ainsi que pour l'étude de la paléobiologie des mammifères quaternaires. Ce type d'étude, offrant la possibilité de restituer « quand et comment » les choix cynégétiques et économiques sont effectués, s'intègre directement dans la compréhension de la diversité de la nature des rapports Hommes/animal au Paléolithique et apporte de nombreuses perspectives de recherches qui permettront d'approfondir notre connaissance des modes de vie préhistoriques.

Bibliographie

- Abramova Z. A., 1995. *L'art paléolithique d'Europe orientale et de Sibérie*, Grenoble: J. Millon, 367 p.
- Adams G. F., 1977. *The Estuary Bison Pound site in Southwestern Saskatchewan*, Ottawa: National Museums of Canada, 211 p.
- Ambrose S. H., 1990. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Science*, 17(4), p. 431-451.
- Ambrose S. H., 1991. Effects of diet, climate and physiology on nitrogen isotope abundances in terrestrial foodwebs. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), p. 293-317.
- Ambrose S. H., 1998. Prospects for stable isotopic analysis of later Pleistocene hominid diets in West Asia and Europe, in *Origin of Neandertals and Humans in West Asia*, ed. T. Akazawa, K. Aoki & O. Bar-Yosef; New York: Plenum Press, p. 277-289.
- Ambrose S. H. & J. Krigbaum, 2003. Bone chemistry and bioarchaeology. *Journal of Anthropological Archaeology*, 22(3), p. 193-199.
- Amirkhanov H. A. & S. Y. Lev, 2003. The statuette of bison from the Zارايسк camp site: Archaeological and semantic aspects of study. *Rossijskaâ arheologiâ*, 1, p. 14-28.
- Anderung C., J. Baubliene, L. Daugnora & A. Gotherstrom, 2006. Medieval remains from Lithuania indicate loss of a mitochondrial haplotype in *Bison bonasus*. *Molecular Ecology*, 15(10), p. 3083-3083.
- Andrews P. & J. Cook, 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man*, 20(4), p. 675-691.
- Audouze F., 2007. Mobilité résidentielle et stratégie de subsistance dans le magdalénien du bassin parisien, in *Mobilités, immobilismes. L'emprunt et son refus*, ed. P. Rouillard, C. Perlès & E. Grimaud; Paris: De Boccard, p. 1-22.
- Auguste P., 1988. Etude des restes osseux des grands mammifères des niveaux D, D1, II base, in *Le gisement paléolithique moyen de Biache-saint-Vaast (Pas-de-Calais)*, ed. A. Tuffreau & J. Sommé: Mémoires de la Société Préhistorique Française, T. 21, p. 133-168.
- Auguste P., 1994. Actions climatiques et édaphiques. Synthèse générale, in *Outillage peu élaboré en os et en bois de Cervidé, IV*, ed. Patou-Mathis; Treignes (Belgique): CEDRAC, p. 17-27.
- Auguste P., 1995. Cadres biostratigraphique et paléoécologique du peuplement humain dans la France septentrionale durant le Pléistocène. Apport de l'étude paléontologique des grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais), Thèse de Doctorat Paris: M.N.H.N., 724 p.
- Badertscher P. M., L. J. Roberts & S. L. Zotai, 1987. *Hill of the Buffalo Chase. 1982 Excavations at the Stott Site (DlMa-1)* Winnipeg. MB: Department of Cultural Affairs and Historical Resources. Historic Resources Branch. , 447 p.

-
- Bahn P.-G., 1982. Les "boutons d'os" du gisement moustérien de Soulabé (Ariège). *bulletin de la Société Méridionale de Spéléologie et de Préhistoire*, (XXII), p. 31-37.
- Bahn P. G., 1983. The case of the clumsy cave-bears. *Nature*, 301, p. 565.
- Balasse M., 2002. Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis: time resolution of intra-tooth sequential sampling. *International Journal of Osteoarchaeology*, 12(3), p. 155-165.
- Balasse M., 2003. Potential biases in sampling design and interpretation of intra-tooth isotope analysis. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13(1-2), p. 3-10.
- Balasse M., 2004. Teneurs en isotopes stables des os. Les témoins biogéniques de l'histoire individuelle. *Découverte*, 319, p. 48-58.
- Balasse M. & S. H. Ambrose, 2005. Mobilité altitudinale des pasteurs néolithiques dans la vallée du Rift (Kenya) : premiers indices de l'analyse du $\delta^{13}C$ de l'émail dentaire du cheptel domestique. *Anthropozoologica*, 40(1), p. 147-166.
- Balasse M., H. Bocherens & A. Mariotti, 1999. Intra-bone Variability of Collagen and Apatite Isotopic Composition Used as Evidence of a Change of Diet. *Journal of Archaeological Science*, 26(6), p. 593-598.
- Balasse M., A. B. Smith, S. H. Ambrose & S. R. Leigh, 2003. Determining Sheep Birth Seasonality by Analysis of Tooth Enamel Oxygen Isotope Ratios: The Late Stone Age Site of Kasteelberg (South Africa). *Journal of Archaeological Science*, 30(2), p. 205-215.
- Bamforth D. B., 1987. Historical documents and bison ecology on the great plains. *Plains Anthropologist*, 32(115), p. 1-16.
- Bamforth D. B., 1988. *Ecology and Human Organisation on the Great Plains*, New-York: Plenum-Press, 232 p.
- Bamforth D. B., 2002. High-Tech Foragers? Folsom and Later Paleoindian Technology on the Great Plains. *Journal of World Prehistory*, 16(1), p. 55-98.
- Barnes I., P. Matheus, B. Shapiro, D. Jensen & A. Cooper, 2002. Dynamics of Pleistocene Population Extinctions in Beringian Brown Bears. *Science*, 295(5563), p. 2267-2270.
- Barone R., 1986. *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome 1 - Ostéologie*, 761 p.
- Barron E., T. H. van Andel & D. Pollard, 2003. Glacial environments II: Reconstructing the Climate of Europe in the Last Glaciation, in *Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation : archaeological results of the Stage 3 Project*, ed. T. H. van Andel & W. Davies; Cambridge ; Oxford: McDonald Institute for Archaeological Research, p. 57-78.
- Barsh R. L. & C. Marlor, 2003. Driving Bison and Blackfoot Science. *Human Ecology*, 31(4), p. 571-593.

- Bartram L. E., 1993. Perspectives on Skeletal Part Profiles and utility Curves from Eastern Kalahari Ethnoarchaeology, in *From Bones to Behavior: Ethnoarchaeological and Experimental Contributions to the Interpretation of Faunal Remains*, ed. J. Hudson; Carondale: Southern Illinois University at Carbondale, p. 115-137.
- Baryshnikov G. & J. F. Hoffecker, 1994. Mousterian Hunters of the NW Caucasus: Preliminary Results of Recent Investigations. *Journal of Field Archaeology*, 21(1), p. 1-14.
- Behrensmeyer A. K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2), p. 150-162.
- Bemilli C. & G. Bayle, 2006. Aurignacian Animal Exploitation at Solutré (Saône-et-Loire, France), in *XV e Congrès de l'Union Internationale des Sciences Préhistorique (Lisbonne, 4-9 septembre 2006)*, p.
- Benecke N., 2005. The Holocene distribution of European bison - the archaeozoological record. *Munibe (Anthropologia-Arkeologia)*, 57, p. 421-428.
- Bentley A. R., 2006. Strontium Isotopes from the Earth to the Archaeological Skeleton: A Review. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 13(3), p. 135-187.
- Bentley R. A. & C. Knipper, 2005. Geographical patterns in biologically available strontium, carbon and oxygen isotope signatures in Prehistoric SW Germany. *Archaeometry*, 47(3), p. 629-644.
- Berger J., 1992. Facilitation of Reproductive Synchrony by Gestation Adjustment in Gregarious Mammals: A New Hypothesis. *Ecology*, 73(1), p. 323-329.
- Berger J., S. Dulamtserengiin, S. Cain, E. Dulamtserengiin, P. Lichtman, Z. Namshir, G. Wingard & R. Reading, 2001. Back-casting sociality in extinct species: New perspectives using mass death assemblages and sex ratios. *Proceedings of the Royal Society*, 268, p. 131-139.
- Bertran P., A. Lenoble, F. Lacrampe, M. Brenet, C. Cretin & F. Milor, 2005. Le site aurignacien de plein-air de Combemenuie à Brignac-la-plaine (Corrèze) : apport de la géoarchéologie et de l'industrie lithique à la compréhension des processus taphonomiques. *Paléo*, 17, p. 7-29.
- Bibikova V. I., 1950. About some biological properties of fossil bison. *Bulletin of Moscow biological society*, LV(5), p. 35-43.
- Bignon O., 2003. Diversité et exploitation des équidés au Tardiglaciaire en Europe occidentale. Implications pour les stratégies de subsistance et les modes de vie au Magdalénien et à l'Azilien ancien du Bassin parisien, Thèse de Doctorat, *Ethnologie et Sociologie comparative*: Université de Paris X - Nanterre, 856 p.
- Bignon O., 2005. Habitat préférentiel et connectivité des chevaux tardiglaciaires d'Europe occidentale (*Equus caballus arcelini*, Guadelli 1991). *Archaeofauna*, 14, p. 267-284.
- Binford L. R., 1978. *Nunamiut ethnoarchaeology*, New York: Academic Press, 509 p.

-
- Binford L. R., 1981. *Bones : ancient men and modern myths*, New York ; Toronto: Academic Press, 320 p.
- Binford R. L., 1980. Willow Smoke and Dog's Tails : Hunter-Gatherer Settlement Systems and Archaeological Site Formation. *American Antiquity*, 45(1), p. 4-20.
- Bocherens H., 1999. Isotopes stables et reconstitution du régime alimentaire des hominidés fossiles : une revue. *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 11(3-4), p. 261-287.
- Bocherens H., 2000. Preservation of Isotopic Signals (^{13}C , ^{15}N) in Pleistocene Mammals, in *Biogeochemical Approaches to Paleodietary Analysis*, p. 65-88.
- Bocherens H., 2003. Isotopic biogeochemistry and the paleoecology of the mammoth steppe fauna, in *Advances in Mammoth research*, ed. W. F. Reumer, F. Braber, D. Mol & J. de Vos; Rotterdam: Deinsea, p. 57-76.
- Bocherens H., *in press*. Diet and Ecology of Neanderthals – Implications from C and N Isotopes, in *Neanderthal lifeways, subsistence and technology*, ed. N. J. Conard & J. Richter; Heidelberg, New York: Springer, p.
- Bocherens H., D. Billiou, M. Patou-Mathis, D. Bonjean, M. Otte & A. 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), p. 370-380.
- Bocherens H. & D. Drucker, 2003. Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: Case studies from recent and ancient terrestrial. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13(1-2), p. 46-53.
- Bocherens H. & D. Drucker, 2007. Carbonate stable isotopes / Terrestrial Teeth and Bones, in *Encyclopedia of Quaternary Science* Oxford: Elsevier, p. 309-317.
- Bocherens H., D. Drucker, D. Billiou & I. Moussa, 2005. Une nouvelle approche pour évaluer l'état de conservation de l'os et du collagène pour les mesures isotopiques (datation au radiocarbone, isotopes stables du carbone et de l'azote). *L'Anthropologie*, 109(3), p. 557-567.
- Bocherens H., M. Fizet & A. 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*, 107(3-4), p. 213-225.
- Bocherens H., M. Fizet, A. Mariotti, B. Lange-Badre, B. Vandermeersch, J. P. Borel & G. 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), p. 481-492.
- Bocherens H., M. L. Fogel, N. Tuross & M. Zeder, 1995. Trophic structure and climatic information from isotopic signatures in pleistocene cave fauna of Southern England. *Journal of Archaeological Science*, 22(2), p. 327-340.

- Bocherens H., M. Mashkour, D. Billiou, E. Pellé & A. Mariotti, 2001. A new approach for studying prehistoric herd management in arid areas: intra-tooth isotopic analyses of archaeological caprine from Iran. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science*, 332(1), p. 67-74.
- Bodu P., O. Bignon & G. Dumarçay, *in press*. Le gisement gravettien des Bossats à Ormesson, région de Nemours (Seine-et-Marne) : un site gravettien à faune dans le Bassin parisien. *mémoire de la SPF*, p.
- Bonifay M. F., 1966. Les Bovidés, in *Faunes et flores préhistoriques de l'Europe occidentale*, ed. R. Lavocat; Paris: Bourbée et Cie, p. 233-243.
- Boriskovsky P. I., 1953. *Paleolithic in Ukraine*, Moscow-Leningrad: Materials and research in archaeology, 40 p.
- Boriskovsky P. I., 1993. Determining Upper Paleolithic Historicocultural Regions, in *From Kostenki to Clovis. Upper Palaeolithic - Paleo-Indian Adaptations*, ed. O. Soffer & N. Praslov; New-York and London: Plenum Press, p. 143-147.
- Boskey A. L. & A. S. Posner, 1984. Structure and formation of bone mineral, in *Natural and Living Biomaterials*, ed. G. W. Hastings & P. Ducheyne; Boca Raton: CRC Press p. 27-41.
- Bouchud J., 1973. La conservation différentielle des os et le problème des mesures biométriques, in *Problèmes actuels de Paléontologie-évolution des vertébrés* Paris: CNRS, p. 861-871.
- Bouguin A., 1983. Biologie et éthologie du Bison d'Europe, Thèse, *Ecole nationale vétérinaire* Lyon: Université Claude-Bernard, 165 p.
- Bourdillat V., 2008. Hommes – Carnivores ? Caractériser l'action de l'hyène des cavernes : De l'utilisation des données fossiles pour l'interprétation des sites mixtes, Thèse de Doctorat *Quaternaire : Géologie, Paléontologie humaine, Préhistoire* Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 292 p.
- Boyd D. P., 2003. Conservation of North American Bison: Status and Recommendations, Master's Thesis, *Faculty of Environmental Design* Calgary: University of Calgary, Alberta, 222 p.
- Bridault A., 1994. La fragmentation osseuse : modèle d'analyse pour les séries Mésolithiques, in *Outils peu élaborés en os et en bois de Cervidé, IV, Paris, 1991*, ed. M. Patou-Mathis; Treignes, Belgique: CEDRAC, Artifacts 9, p. 17-27.
- Brink J., 1997. Fat Content in Leg Bones of *Bison bison*, and Applications to Archaeology. *Journal of Archaeological Science*, 24, p. 259-274.
- Brink J., 2000. Preferential Selection and Killing of Bison by Plains Indians in *Report to the International Bison Conference, Edmonton, AB. August 2000*, p. 1-4.

-
- Brink J., 2004. The Lessons of Buffalo Bird Woman: Faunal Abundance and Representation from Plains Oral History, in *Archaeology on the Edge*, ed. B. Kooyman & J. Kelley; Calgary, p. 157-185.
- Brink J. & B. Dawe, 1989. *Final report of the 1985 and 1986 field season at Head-Smashed-In Buffalo Jump, Alberta*, Edmonton: Archaeological Survey of Alberta, 357 p.
- Britton K., V. Grimes, J. Dau & M. P. Richards, 2009. Reconstructing faunal migrations using intra-tooth sampling and strontium and oxygen isotope analyses: a case study of modern caribou (*Rangifer tarandus granti*). *Journal of Archaeological Science*, 36(5), p. 1163-1172.
- Broadmeadow M. & H. Griffiths, 1993. Carbon isotope discrimination and the coupling of CO₂ fluxes within forest canopies, in *Stable isotopes and plant carbon-water relations*, ed. J. R. Ehleringer, A. E. Hall & G. D. Farquhar; San Diego: Academic Press, p. 109-129.
- Brooks R. L., 1994. Southern Plains Cultural Complexes, in *Skeletal Biology in the Great Plains: Migration, Warfare, Health, and Subsistence*, ed. D. W. Owsley & R. L. Jantz; Washington: Smithsonian Institution Press, p. 33-50.
- Brugal J.-P., 1999. Etude des populations de grands Bovidés européens : intérêt pour la connaissance des comportements humains au Paléolithique, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Pléistocènes des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A., p. 85-103.
- Brugal J.-P. & F. David, 1993. Usure dentaire, courbe de mortalité et « saisonnalité » : les gisements Paléolithique moyen à grands bovidés, in *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps, XIIIe Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, IVème Colloque International de l'Homme et l'Animal*: A.P.D.C.A., p. 63-77.
- Brugal J. P., 1983. Applications des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands bovidés pléistocènes (grottes de Lunel-Viel, Hérault) ; perspectives évolutives, *Faculté des Sciences de Luminy, Université Aix-Marseille II*, 449 p.
- Brugal J. P., 1992. Les Bovidés, in *Les animaux de la Préhistoire entre Provence et Toscane*, ed. E. Crégut-Bonnoure; Avignon: Société d'étude des Sciences naturelles du Vaucluse p. 54-60.
- Brugal J. P., F. David & C. Farizy, 1994. Quantification d'un assemblage osseux : paramètres et tableaux, in *Outillage peu élaboré en os et en bois de Cervidé, IV*, ed. M. Patou-Mathis; Treignes (Belgique): CEDRAC, p. 143-153.
- Brugal J. P. & J. Jaubert, 1996. Stratégies d'exploitation et mode de vie des populations du Paléolithique moyen : exemples des sites du sud de la France, in *La vie préhistorique*, ed. S.P.F; Dijon: Faton, p. 148-155.
- Bryant J. D., P. N. Froelich, W. J. Showers & B. J. Genna, 1996. A Tale of Two Quarries: Biologic and Taphonomic Signatures in the Oxygen Isotope Composition of Tooth Enamel Phosphate from Modern and Miocene Equids. *PALAIOS*, 11(4), p. 397-408.

- Bunn H. T., L. E. Bartram & E. M. Kroll, 1988. Variability in bone assemblage formation from Hadza hunting, scavenging, and carcass processing. *Journal of Anthropological Archaeology*, 7(4), p. 412-457.
- Burch E. S., Jr. & O. Blehr, 1991. Herd Following Reconsidered. *Current Anthropology*, 32(4), p. 439-445.
- Burke A., 2000. Hunting in the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology*, 10, p. 281-285.
- Burke A., 2006. Palaeoethology as an archaeological tool: a model for the social and spatial behaviour of *E. hydruntinus*., in *Horses in Time and Space*, ed. M. Mashkour: Oxbow Press, p. 13-30.
- Burke A., D. Ebert, J. Cardille & D. Dauth, 2008. Paleoethology as a tool for the development of archaeological models of land-use: the Crimean Middle Palaeolithic. *Journal of Archaeological Science*, 35 p. 894-904.
- Campan R., 2008. Comportement animal: Encyclopaedia Universalis, p.
- Campan R. & F. Scapini, 2002. Les changements de lieu, in *Ethologie - Approche systématique du comportement* Bruxelles: De Boeck Université, p. 371-380.
- Cannon M. D. & D. J. Meltzer, 2004. Early Paleoindian foraging: examining the faunal evidence for large mammal specialization and regional variability in prey choice. *Quaternary Science Reviews*, 23, p. 1955-1987.
- Caro T. M., C. M. Graham, C. J. Stoner & J. K. Vargas, 2004. Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Animal Behaviour*, 67, p. 205-228.
- Castel J. C., 1999. Comportements de subsistance au Solutréen et au Badegoulien d'après les faunes de Combes Saunières (Dordogne) et du Couzoul de Vers (Lot), Thèse de Doctorat: Université de Bordeaux I, 619 p.
- Cerling T. E. & J. M. Harris, 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, 120(3), p. 347-363.
- Cerling T. E. & J. Quade, 1993. Stable Carbon and Isotopes in Soil Carbonates, in *Climate change in continental isotopic records*, ed. P. K. Swart, K. C. Lohmann, J. McKenzie & S. Savin; Washington, DC: American Geophysical Union, p. 217-231.
- Chase P., 1989. How Different was Middle Palaeolithic Subsistence ? A Zooarchaeological Perspective on the Middle to Upper Palaeolithic Transition, in *The Human Revolution. Behavioral and Biological Perspectives on the Origins of Modern Humans.*, ed. P. Mellars & C. Stringers; Princeton: Princeton University Press, p. 321-337.
- Chatters J. C., S. K. Campbell, G. D. Smith & P. E. Minthorn, Jr., 1995. Bison Procurement in the Far West: A 2,100-Year-Old Kill Site on the Columbia Plateau. *American Antiquity*, 60(4), p. 751-763.

-
- Chen S. P. & R. S. Morley, 2005. Observed herd size and animal association. *Ecological Modelling*, 189(3-4), p. 425-435.
- Chenorkian R., 1996. *Pratique archéologique statistique et graphique*, Paris: Errance, 162 p.
- Clementz M. & P. Koch, 2001. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia*, 129(3), p. 461-472.
- Cohen V. Y. & V. N. Stepanchuk, 1999. Late Middle and Early Upper Paleolithic Evidence from the East European Plain and Caucasus: A New Look at Variability, Interactions, and Transitions. *Journal of World Prehistory*, 13(3), p. 265-319.
- Cooper J. R., 2008. Bison hunting and Late Prehistoric human subsistence economies in the Great Plains, PhD Dissertation, *Department of Anthropology* Dallas, Texas - United States: Southern Methodist University, 456 p.
- Cordain L., J. B. Miller, S. B. Eaton, N. Mann, S. H. A. Holt & J. D. Speth, 2000. Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherer diets. *Am J Clin Nutr*, 71(3), p. 682-692.
- COSEPAC, 2004. *Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le bison des prairies Bison bison bison au Canada*, Ottawa: Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, 88 p.
- Costamagno S., 2002. Laboratory Taphonomy-Material Loss and Skeletal Profiles: the Example of Saint-Germain-la-Rivière (Gironde, France). *Archaeometry*, 44(3), p. 495-504.
- Costamagno S., M. Liliane, B. Cédric, V. Bernard & M. Bruno, 2006. Les Pradelles (Marillac-le-Franc, France): A mousterian reindeer hunting camp? *Journal of Anthropological Archaeology*, 25(4), p. 466-484.
- Coumont M. P., 2008. Les avens-pièges. Taphonomie et paléoécologie d'accumulations naturelles fossiles de faune. Apports pour la compréhension des archéofaunes. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 105(4), p. 691-707.
- Craig H., 1961. Isotopic variations in meteoric waters. *Science*, 133, p. 1702-1703.
- Crégut-Bonnoure E. & C. Guérin, 1996. Famille des Bovidae, in *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*, ed. C. Guérin & M. Patou-Mathis; Paris: Masson, p. 62-106.
- Crépin L., 2007. Le statut socio-économique du Renne au Magdalénien, en Europe. Nouvelles données archéozoologiques sur l'économie des derniers chasseurs-collecteurs paléolithiques, Thèse de Doctorat *Quaternaire : Géologie, Paléontologie humaine, Préhistoire* Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, 453 p.
- Cruz-Uribe K., 1991. Distinguishing Hyena from Hominid Bone Accumulations. *Journal of Field Archaeology*, 18(4), p. 467-486.

- d'Errico F. & G. Giacobini, 1988. L'apport des études de surfaces pour l'interprétation des modifications sur l'os au Paléolithique moyen, in *L'Homme de Néandertal*, 4, La Technique Liège, Belgique: ERAUL p. 39-47.
- d'Errico F., G. Giacobini & A.-M. Moigne, 1984. Un pseudo-bouton néolithique de la grotte d'Unang (Vaucluse). Approche méthodologique et étude interprétative. *Cahiers Lignes de Préhistoire et d'Archéologie*, 1, p. 73-83.
- Dansgaard W., 1964. Stable isotopes in precipitation. *Tellus*, 16, p. 436–468.
- Darling W. G., A. H. Bath & J. C. Talbot, 2003. The O & H stable isotopic composition of fresh waters in the British Isles. 2. Surface waters and groundwater. *Hydrology and Earth System Sciences*, 7(2), p. 183–195
- David F. & J. G. Enloe, 1993. L'exploitation des animaux sauvages de la fin du Paléolithique moyen au Magdalénien, in *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps, XIIIe Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, IVème Colloque International de l'Homme et l'Animal*: A.P.D.C.A., p. 29-47.
- Deines P., 1980. The isotopic composition of reduced organic carbon, in *Handbook of environmental isotope geochemistry*, ed. P. Fritz & J. C. Fontes; London: Elsevier, p. 329-406.
- Delpech F., 1972. Troisième partie : la faune. *L'Anthropologie*, 76(7-8), p. 615-630.
- Delpech F., 1999. La chasse au Bison dans le sud-ouest de la France au cours du Würm : choix humain ou contraintes paléoenvironnementales ?, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Pléistocènes des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A., p. 63-84.
- DeNiro M. J., 1985. Postmortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature*, 317, p. 806-809.
- Dillehay T. D., 1974. Late Quaternary Bison Population Changes on the Southern Plains. *Plains Anthropologist*, 19(65), p. 180-196.
- Djindjian F., J. Koslowski & M. Otte, 1999. *Le paléolithique supérieur en Europe*, Paris: Armand Colin, 474 p.
- Dolukhanov P. M. & K. A. Arslanov, 2009. Ecological crises and early human migrations in the Black Sea area. *Quaternary International*, 197(1-2), p. 35-42.
- Driver J. C., 1990. Meat in due season: the timing of communal hunt, in *Hunters of the Recent Past* ed. L. B. Davis & B. O. K. Reeves; London, UK: Cambridge University Press, p. 11-33.
- Drucker D., 2001. Validation méthodologique de l'analyse isotopique d'ossements fossiles et apports aux reconstitutions paléocéologiques du paléolithique supérieur du sud-ouest de la France, *U.F.R des Sciences de la Terre* Paris: Université Paris 6, 245 p.

-
- Drucker D., H. Bocherens, A. Bridault & D. 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(3-4), p. 375-388.
- Drucker D., H. Bocherens, A. Mariotti, F. Lévêque, B. Vandermeersch & J.-L. Guadelli, 1999. Conservation des signatures isotopiques du collagène d'os et de dents du pleistocene supérieur (Saint-Césaire, France) : implications pour les reconstitutions des régimes alimentaires des néandertaliens. *Bulletins et mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 11(3), p. 289-305.
- Drucker D., A. Bridault, K. A. Hobson, E. Szuma & H. Bocherens, 2008. Can carbon-13 in large herbivores reflect the canopy effect in temperate and boreal ecosystems? Evidence from modern and ancient ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266(1-2), p. 69-82.
- Drucker D. & D. 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), p. 19-35.
- Drummond A. J., A. Rambaut, B. Shapiro & O. G. Pybus, 2005. Bayesian Coalescent Inference of Past Population Dynamics from Molecular Sequences. *Mol Biol Evol*, 22(5), p. 1185-1192.
- Ducos P., 1968. *L'origine des animaux domestiques en Palestine*, Bordeaux: CNRS éditions, 208 p.
- Efimenko P. P., 1953. *The ancient society*, Kiyv, 663 p.
- Emerson A. M., 1990. Archaeological Implications of Variability in the Economic Anatomy of *Bison bison*, PhD, *Anthropology Pullman*: Washington State University.
- Enloe J. G., 1999. Hunting specialization: single-species focus and human adaptation, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Pléistocènes des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A., p. 501-509.
- Epstein S. & T. Mayeda, 1953. Variation of O¹⁸ content of waters from natural sources. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 4(5), p. 213-224.
- Faith J. T. & A. D. Gordon, 2007. Skeletal element abundances in archaeofaunal assemblages: economic utility, sample size, and assessment of carcass transport strategies. *Journal of Archaeological Science*, 34(6), p. 872-882.
- Farizy C. & F. David, 1996. De l'acquisition à la consommation du gibier : Analyse technique, spatiale et fonctionnelle d'ensembles osseux du Paléolithique moyen, in *La vie Préhistorique*, ed. S.P.F; Paris: Faton, p. 156-159.

- Farizy C., F. David & J. Jaubert, 1994. *Hommes et Bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne)*: C.N.R.S, 266 p.
- Fenner J. N., 2007. Prehistoric Hunting On The Range Where the Antelope Play: Archaeological Pronghorn Bonebed Formation Analysis, Ph.D. Thesis, *Department of Anthropology Laramie*: University of Wyoming 210 p.
- Fenner J. N., 2008. The use of stable isotope ratio analysis to distinguish multiple prey kill events from mass kill events. *Journal of Archaeological Science*, 35(3), p. 704-716.
- Fenner J. N. & C. D. Frost, 2009. Modern Wyoming plant and pronghorn isoscapes and their implications for archaeology. *Journal of Geochemical Exploration*, 102(3), p. 149-156.
- Ferullo O., A. Lenoble & S. Madelaine, 1999. Bordeneuve : essai d'interprétation d'une spécificité faunique, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Paléoindiens des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A., p. 231-247.
- Fischer C., 1998. Le comestible et l'animalité, in *Si les lions pouvaient parler: essais sur la condition animale*, ed. B. Cyrulnik; Paris: Gallimard, p. 950-959.
- Fischer L. A. & C. C. Gates, 2005. Competition potential between sympatric woodland caribou and wood in southwestern Yukon, Canada. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 83(9), p. 1162-1173.
- Fisher J. W., 1995. Bone surface modifications in zooarchaeology. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 2(1), p. 7-68.
- Fisher J. W. & T. E. Roll, 1999. Prehistoric human exploitation of bison in the Great Plains of Montana (USA) during the last 3000 years, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Paléoindiens des Grandes Plaines*, ed. J.-P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A., p. 417-436.
- Fizet M. & B. Lange-Badré, 1995. $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène des mammifères : reconstitution des relations trophiques et du paléoenvironnement du gisement de Marillac (France, Pléistocène supérieur). *Geobios*, 28(Supplement 1), p. 167-181.
- Fizet M., A. Mariotti, H. Bocherens, B. Lange-Badré, B. Vandermeersch, J. P. Borel & G. Bellon, 1995. Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen stable isotopes of collagen in a late pleistocene anthropic palaeoecosystem: Marillac, Charente, France. *Journal of Archaeological Science*, 22(1), p. 67-79.
- Flerov K. K., 1979. Systematics and evolution., in *European bison : Morphology, systematics, evolution, ecology*, ed. V. E. Sokolov; Moscow: Nauka, p. 9-127.
- Flores D., 1991. Bison Ecology and Bison Diplomacy: the Southern Plains from 1800 to 1850. *The Journal of American History*, 78, p. 465-485.
- Fontana L., 2000. La chasse au renne au Paléolithique supérieur dans le sud-ouest de la France : nouvelles hypothèses de travail. *Paléo*, p. 141-164.

-
- Fortin D., J. M. Fryxell, L. O'Brodivich & D. Frandsen, 2003. Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles. *Oecologia*, 134(2), p. 219-227.
- Fosse P., 1994. L'hyène des cavernes comme agent d'accumulation des ossements à Lunel-Viel 1 (Hérault, France) : observations préliminaires, in *Outillage peu élaboré en os et en bois de Cervidé, IV, Paris, 1991*, ed. M. Patou-Mathis; Treignes, Belgique: CEDRAC, Artefacts 9, p. 91-96.
- Foster S. A. & J. A. Endler, 1999. Thoughts on Geographic Variation in Behavior, in *Geographic variation in behavior : perspectives on evolutionary mechanisms* New York: Oxford University Press, p. 287-307.
- Fricke H. C., W. C. Clyde & J. R. O'Neil, 1998. Intra-tooth variations in $\delta^{18}\text{O}$ (PO_4) of mammalian tooth enamel as a record of seasonal variations in continental climate variables. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 62(11), p. 1839-1850.
- Fricke H. C. & J. R. O'Neil, 1996. Inter- and intra-tooth variation in the oxygen isotope composition mammalian tooth enamel phosphate: Implications for and palaeobiological research. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 126(1-2), p. 91-99.
- Fricke H. C. & J. R. O'Neil, 1999. The correlation between $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios of meteoric water and surface temperature: its use in investigating terrestrial climate change over geologic time. *Earth and Planetary Science Letters*, 170(3), p. 181-196.
- Frison G. C., 1970. The Glenrock Buffalo Jump, 48CO304: Late Prehistoric Period Buffalo Procurement and Butchering on the Northwester Plains. *Plains Anthropologist*, 50(2), p. 1-66.
- Frison G. C., 1971. The Buffalo Pound in North-Western Prehistory: Site 48 CA 302, Wyoming. *American Antiquity*, 36(1), p. 77-91.
- Frison G. C., 1973. *The Wardell Buffalo Trap 48SU301: Communal Procurement in the Upper Green River Basin, Wyoming*, Ann Arbor: Museum of Anthropology, University of Michigan, 111 p.
- Frison G. C., 1991. *Prehistoric hunters of the High Plains*, San Diego ; Toronto: Academic Press, 532 p.
- Frison G. C., 1998. Paleoindian large mammal hunters on the plains of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(4), p. 14576-14583.
- Frison G. C., 2003. Les chasseurs de mammoths de la culture Clovis et les chasseurs de bisons des cultures Goshen et Folsom, in *Berceaux de l'humanité: des origines à l'Age de bronze*, ed. G. Burenhult; Paris: Bordas, p. 185-207.
- Frison G. C., 2004. *Survival by Hunting - Prehistoric Human Predators and Animal Prey*, Berkeley: University of California Press, 266 p.

- Frison G. C. & D. J. Stanford, 1982. *The Agate Basin site : a record of the Paleoindian occupation of the northwestern High Plains*, New York ; Toronto: Academic Press, 403 p.
- Frison G. C. & L. C. Todd, 1987. *The Horner site : the type site of the Cody cultural complex*, Orlando: Academic Press, 586 p.
- Gadbury C., L. Todd, A. H. Jahren & R. Amundson, 2000. Spatial and temporal variations in the isotopic composition of bison tooth enamel from the Early Holocene Hudson-Meng Bone Bed, Nebraska. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 157(1-2), p. 79-93.
- Galimov E. M., 2000. Carbon isotope composition of Antarctic plants. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 64(10), p. 1737-1739.
- Gamble C., 1986. *The Palaeolithic Settlement of Europe*, London: Cambridge University Press, 471 p.
- Gates C. C., R. O. Stephenson, H. Reynolds, C. G. van Zyll de Jong, H. Schwantje, M. Hoefs, J. Nishi, N. Cool, J. Chisholm, A. James & B. Koonz, 2001. *National Recovery Plan for the Wood Bison (Bison bison athabascae)*, Ottawa, Ontario, 50 p.
- Gaudzinski S., 1995. Wallertheim Revisited - a Reanalysis of the Fauna from the Middle Paleolithic Site of Wallertheim (Rheinhessen Germany). *Journal of Archaeological Science*, 22(1), p. 51-66.
- Gaudzinski S., 1996. On Bovid Assemblages and their Consequences for the Knowledge of Subsistence Patterns in the Middle Palaeolithic. *Proceedings of the Prehistoric Society*, 62, p. 19-39.
- Germonpré M., M. Sablin, G. A. Khlopachev & G. V. Grigorieva, 2008. Possible evidence of mammoth hunting during the Epigravettian at Yudinovo, Russian Plain. *Journal of Anthropological Archaeology*, 27(4), p. 475-492.
- Germonpré M., M. V. Sablin, R. E. Stevens, R. E. M. Hedges, M. Hofreiter, M. Stiller & V. 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), p. 473-490.
- Gifford-Gonzalez D., 1991. Examining and refining the quadratic crown height method of age estimation, in *Human Predators and Prey Mortality*, ed. M. C. Stiner; Boulder: Westview Press, p. 41-78.
- Grant A., 1978. Variation in dental attrition in mammals and its relevance to age estimation in *Research problems in zooarchaeology*, ed. K. Thomas & D. Clutton-Brock; London, p. 103-106.
- Grant A., 1982. The use of tooth wear as a guide to the age of domestic ungulates, in *Ageing and sexing animal bones from archaeological sites*, ed. B. Wilson, C. Grigson & S. Payne: BAR International Series, p. 91-108.

-
- Grayson D. & F. Delpech, 2002. Specialized Early Upper Palaeolithic Hunters in Southwestern France ? *Journal of Archaeological Science*, 29, p. 1439-1449.
- Grayson D. K., 1989. Bone transport, bone destruction, and reverse utility curves. *Journal of Archaeological Science*, 16(6), p. 643-652.
- Grayson D. K. & D. J. Meltzer, 2002. Clovis Hunting and Large Mammal Extinction: A Critical Review of the Evidence. *Journal of World Prehistory*, 16(4), p. 313-359.
- Grigorieva G. V., 1999. Les chasseurs de bison au Paléolithique supérieur dans la zone des steppes du nord de la mer Noire, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Pléistocènes des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A, p. 361-365.
- Gröcke D. R., H. Bocherens & A. Mariotti, 1997. Annual rainfall and nitrogen-isotope correlation in macropod collagen: application as a palaeoprecipitation indicator. *Earth and Planetary Science Letters*, 153(3-4), p. 279-285.
- Guérin C., Y. Dewolf & J.-P. Lautridou, 2003. Révision d'un site paléontologique célèbre : Saint-Prest (Chartres, France) *Geobios*, 36(1), p. 55-82.
- Guérin C. & M. F. Valli, 2000. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : Les *Bovidae* (*Mammalia*, *Artiodactyla*). *Cahiers scientifiques - Museum d'histoire naturelle de Lyon*, Fasc. 1, p. 7-39.
- Guthrie R. D., 1990. *Frozen fauna of the Mammoth Steppe: the story of Blue Babe*, Chicago: University of Chicago Press, 323 p.
- Haesaerts P., I. A. Borziac, V. Chirica, F. Damblon, L. Koulakovska & J. van der Plicht, 2003. The East Carpathian loess record: a reference for the middle and late pleniglacial in Central Europe. *Quaternaire*, 14(3), p. 163-188.
- Hare P. E., 1980. Organic geochemistry of bone and its relation to the survival of bone in the natural environment, in *Fossils in the making. Vertebrate taphonomy and paleoecology*, ed. A. K. Behrensmeyer & A. P. Hill: The University of Chicago Press, p. 208-219.
- Haynes G., 2002. *The Early Settlement of North America. The Clovis Era*, Cambridge ; New York: Cambridge University Press, 345 p.
- Heaton T. H. E., 1999. Spatial, Species, and Temporal Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Ratios of C_3 Plants: Implications for Palaeodiet Studies. *Journal of Archaeological Science*, 26(6), p. 637-649.
- Hedges R. E., R. A. Housley, P. B. Pettitt, C. Bronk Ramsey & G. J. Van Klinken, 1996. Radiocarbon Dates from the Oxford AMS System: *Archaeometry* Datelist 21. *Archaeometry*, 38(1), p. 181-207.
- Helmer D. & H. Monchot, 2006. Un site mésolithique de chasse à l'aurochs (La Montagne, Sénas, Bouches-du-Rhône). *Anthropozoologica*, 41(2), p. 215-228.

- Higgins P. & B. J. MacFadden, 2004. "Amount Effect" recorded in oxygen isotopes of Late Glacial horse (*Equus*) and bison (*Bison*) teeth from the Sonoran and Chihuahuan deserts, southwestern United States. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 206(3-4), p. 337-353.
- Hill M. E. J., 2008. Variation in Paleoindian fauna use on the Great Plains and Rocky Mountains of North America. *Quaternary International*, 191(1), p. 34-52.
- Hill M. G., 2001. Paleoindian Diet and Subsistence Behavior on the Northwestern Great Plains of North America, PhD, *Dpt of Anthropology* Madison: University of Wisconsin, 332 p.
- Hillson S., 2005. *Teeth*, New York: Cambridge University Press, 373 p.
- Hobson K. A. & R. D. Norris, 2008. Animal Migration: A Context for Using New Techniques and Approaches, in *Tracking animal migration with stable isotopes*, ed. K. A. Hobson & L. I. Wassenaar; Amsterdam ; Boston: Academic Press, p. 1-19.
- Hoefs J., 1980. *Stable isotope geochemistry*, Berlin ; New York: Springer-Verlag, 208 p.
- Hoffecker J., 2002. *Desolate landscapes - Ice-Age Settlement in Eastern Europe*, Piscataway, NJ: Rutgers University Press, 298 p.
- Hoffecker J., G. Baryshnikov & O. Potapova, 1991. Vertebrate remains from the Mousterian Site of Il'skaja I (Northern Caucasus, U.S.S.R.): New Analysis and Interpretation. *Journal of Archaeological Science* 18, p. 113-147.
- Hoffecker J. & N. Cleghorn, 2000. Mousterian Hunting Patterns in the Northwestren Caucasus and the Ecology of the Neanderthals. *International Journal of Osteoarchaeology*, 10, p. 368-378.
- Hoppe K. A., 2004. Late Pleistocene mammoth herd structure, migration patterns, and Clovis hunting strategies inferred from isotopic analyses of multiple death assemblages. *Paleobiology*, 30(1), p. 129-145.
- Hoppe K. A., 2006. Correlation between the oxygen isotope ratio of North American bison teeth and local waters: Implication for paleoclimatic reconstructions. *Earth and Planetary Science Letters*, 244(1-2), p. 408-417.
- Hoppe K. A., P. L. Koch, R. W. Carlson & D. S. Webb, 1999. Tracking mammoths and mastodons: Reconstruction of migratory behavior using strontium isotope ratios. *Geology*, 27(5), p. 439-442.
- Hoppe K. A., S. M. Stover, J. R. Pascoe & R. Amundson, 2004. Tooth enamel biomineralization in extant horses: implications for isotopic microsampling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3-4), p. 355-365.
- Horwitz E. P., R. Chiarizia & M. L. Dietz, 1992. A novel strontium-selective extraction chromatographic resin. *Solvent Extraction and Ion Exchange*, 10(2), p. 313 - 336.

- Iacumin P., V. Nikolaev & M. Ramigni, 2000. C and N stable isotope measurements on Eurasian fossil mammals, 40 to 10 000 years BP: Herbivore physiologies and palaeoenvironmental reconstruction. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 163(1-2), p. 33-47.
- Isaac G., 1971. The diet of early man: aspects of archaeological evidence from Lower and Middle Pleistocene sites in Africa. *World Archaeology*, 2, p. 278-299.
- Jaubert J., B. Kervazo, J. J. Bahain, J. P. Brugal, P. Chalard, C. Falgueres, M. Jarry, M. Jeannet, C. Lemorini, A. Louchart, V. Maksud, V. Mourre, Y. Quinif & C. Thiebaut, 2005. Coudoulous I (Tour-de-Faure, Lot), site du Pléistocène moyen en Quercy : bilan pluridisciplinaire, in *Données récentes sur les premiers peuplements en Europe. Actes du colloque international, Rennes 2003*, ed. M.-H. Moncel & J. L. Monnier; Oxford: British Archaeological Reports, International Series, p. 227-251.
- Julien M. A., 2003. Nouvelle méthode d'analyse des os longs : application à la couche D du site de Payre (Ardèche, France), Mémoire de Maîtrise Paris: Université Paris I, Panthéon-Sorbonne, 105 p.
- Julien M. A., *in press*. Taphonomical and Archaeozoological study of the Bison bone bed of Amvrosievka (west excavation), in *The paleolithic hunters of the Ukrainian steppe*, ed. A. Krotova, p.
- Julien M. A., A. Burke & M. Patou-Mathis, en prép. Apports de la taphonomie à l'étude paléontologique des vestiges fauniques d'*Estuary Bison Pound* (Ef0k-16) – Saskatchewan (Canada), in *Actes du 133^{ème} Congrès national des Sociétés historiques et scientifiques – Québec (Canada), 2-7 juin 2008* Paris: CTHS, p. 15.
- Julien M. A. & A. Krotova, 2008. Preliminary results of a new zooarchaeological study at Amvrosievka (Ukraine). *Archaeological Almanac*, 19, p. 189-200.
- Kahlke R.-D., 1999. *The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals)*, Rapid City, US, 219 p.
- Kay C. E. & C. A. White, 2001. Reintroduction of bison into the Rocky Mountain parks of Canada: historical and archaeological evidence, in *Crossing boundaries in park management: Proceedings of the 11th conference on research and resource management in parks and on public lands*, ed. D. Harmon; Hancock, Michigan The George Wright Society, p. 143-151.
- Kehoe T. F., 1973a. Ethno-historical evidence: tribes at Gull Lake and impounding on the Northern Plains, in *The Gull Lake Site: a prehistoric bison drive site in southwestern Saskatchewan* Milwaukee: Milwaukee Public Museum, p. 170-188.
- Kehoe T. F., 1973b. *The Gull Lake Site: a prehistoric bison drive site in southwestern Saskatchewan*, Milwaukee: Milwaukee Public Museum, 206 p.

- Kehoe T. F., 1978. Paleo-Indian bison drives: feasibility studies, in *Bison Procurement and Utilisation: A Symposium*, ed. L. B. Davis & M. Wilson: Plains Anthropologist 23(82), Memoir 14, p. 79-83.
- Kendall C. & T. B. Coplen, 2001. Distribution of oxygen-18 and deuterium in river waters across the United States. *Hydrological Processes*, 15, p. 1363–1393.
- Klein R., 1973. *Ice-Age Hunters of the Ukraine*, Chicago: University of Chicago Press, 140 p.
- Klein R. G. & K. Cruz-Urbe, 1984. *The Analysis of Animal Bones from Archaeological Sites*, Chicago and London: University of Chicago Press, 265 p.
- Koch P. L., 2007. Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates, in *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, ed. R. Michener & K. Lajtha; Boston: Blackwell Publishing, p. 99-154.
- Koch P. L., N. S. Diffenbaugh & K. A. Hoppe, 2004. The effects of late Quaternary climate and pCO₂ change on C₄ plant abundance in the south-central United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology - Evolution of grass-dominated ecosystems during the late Cenozoic Session at the North American Paleontological Convention, 2001*, 207(3-4), p. 331-357.
- Koch W., 1935. The age order of epiphyseal union in the skeleton of the European bison (*Bos Bonasus* L.). *The Anatomical Record*, 61(3), p. 371-376.
- Kohn M. J., 2004. Comment: Tooth Enamel Mineralization in Ungulates: Implications for Recovering a Primary Isotopic Time-Series, by B. H. Passey and T. E. Cerling (2002). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68(2), p. 403-405.
- Kohn M. J., M. J. Schoeninger & W. W. Barker, 1999. Altered states: effects of diagenesis on fossil tooth chemistry. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63(18), p. 2737-2747.
- Kooyman B., L. V. Hills, P. McNeil & S. Tolman, 2006. Late Pleistocene Horse Hunting at the Wally's Beach Site (DhPg-8), Canada. *American Antiquity*, 71(1), p. 101-121.
- Kooyman B. P., 2000. *Understanding stone tools and archaeological sites*, Calgary, Albuquerque: University of Calgary Press ; University of New Mexico Press, 206 p.
- Kornfeld M., 2007. Are Paleoindians of the Great Plains and the Rocky Mountains subsistence specialists?, in *Foragers of the terminal Pleistocene in North America*, ed. R. B. Walker & B. N. Driskell; Lincoln: University of Nebraska Press, p. 32–58.
- Kornfeld M. & M. L. Larson, 2008. Bonebeds and other myths: Paleoindian to Archaic transition on North American Great Plains and Rocky Mountains. *Quaternary International*, 191(1), p. 18-33.
- Kranokutsky G., 1996. *Bison Hunting and Human Adaptation: A Case of Comparative Study of the Upper Palaeolithic of Southern Ukraine*, Odessa: Polis Press, 216 p.

-
- Krasinska M., Z. A. Krasinski & A. N. Bunevich, 2000. Factors affecting the variability in home range size and in European bison in the Polish and Belarussian parts of the Forest. *Acta Theriologica*, 45(3), p. 321-334.
- Krasinska M. & Z. A. Krasinski, 1995. Composition, Group-Size, and Spatial-Distribution of European Bison Bulls in Bialowieza Forest. *Acta Theriologica*, 40(1), p. 1-21.
- Kreutzer L. A., 1992. Bison and deer bone mineral densities: Comparisons and implications for the interpretation of archaeological faunas. *Journal of Archaeological Science*, 19(3), p. 271-294.
- Krotova A., 1994. Late Palaeolithic Bison Hunters of the Northern Black Sea. *Archaeological Almanac*, 3, p. 151-160.
- Krotova A., 1999. The Upper Paleolithic Bison Hunters : Amvrosievka, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Pléioindiens des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A, p. 333-341.
- Krotova A., 2003a. The determination of seasonal use of the Amvrosievka bison bone bed. *Kam'jana Doba*, 2, p. 75-81.
- Krotova A., 2003b. The problems of date and periodization of Upper Paleolithic sites in the steppe zone. *Kam'jana Doba*, 4, p. 183-198.
- Krotova A., 2009. The Storage of Food and the Adaptation of Epigravettian Hunters in East Europe, in *S.N. Bibikov and Prehistoric Archaeology* St. Petersburg, p. 129-140.
- Krotova A. & N. Belan, 1993. Amvrosievka: A unique Upper Palaeolithic site in Eastern Europe, in *From Kostenki to Clovis. Upper Palaeolithic - Paleo-Indian Adaptations*, ed. O. Soffer & N. Praslov; New-York and London: Plenum Press, p. 125-142.
- Krotova A. & I. Snizhko, 1996. The broken bison bones from Amvrosievka. *Archaeological almanac - Donetsk*, 5, p. 139-146.
- Krotova A., A. Starkin, V. Logvinenko, I. Snizhko, Y. Gribchenko & O. Kurenkova, 2006. The investigations of the Upper Palaeolithic complex of Amvrosievka, in *Archaeological investigation in Ukraine 2004-2005* Kiyv: Dyke Pole, p. 247-249.
- Krotova A. A., 1995. Chronostratigraphie du Paléolithique supérieur des steppes d'Azov et de la mer Noire, in *Les industries à pointes foliacées d'Europe centrale - Actes du colloque commémoratif international, Miskolc (Hongrie), 10-15 septembre 1991* Miskolc, Hongrie: Paléo. Supplément, p. 227-233.
- Krotova O. & I. Snizhko, 1993. The traces of utilisation of the bag at Amvrosievka. *Archeology*, 4, p. 72-84.
- Kuijper D. P. J., J. P. G. M. Cromsigt, M. Churski, B. Adam, B. Jedrzejewska & W. Jedrzejewski, 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*, In Press, Corrected Proof, p.

- Lam Y. M., 2008. Variability in cementum deposition in springbok from the South African Cape. *Journal of Archaeological Science*, 35(4), p. 1062-1073.
- Lam Y. M., X. Chen & O. M. Pearson, 1999. Intertaxonomic Variability in Patterns of Bone Density and the Differential Representation of Bovid, Cervid, and Equid Elements in the Archaeological Record. *American Antiquity*, 64(2), p. 343-362.
- Lam Y. M. & O. M. Pearson, 2005. Bone density studies and the interpretation of the faunal record. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 14(3), p. 99-108.
- Lam Y. M., O. M. Pearson, C. W. Marean & X. Chen, 2003. Bone density studies in zooarchaeology. *Journal of Archaeological Science*, 30, p. 1701-1708.
- Landals A., 1990. The Maple Leaf site: implications of the analysis of small-scale bison kills, in *Hunters of the Recent Past* ed. L. B. Davis & B. O. K. Reeves; London, UK: Cambridge University Press, p. 122-151.
- Larson R. M., L. C. Todd, E. K. Kelly & J. M. Welker, 2001. Carbon stable isotopic analysis of bison dentition. *Great Plains Research*, 11, p. 25-64.
- Larter N. C. & C. C. Gates, 1990. Home Ranges of Wood Bison in an Expanding Population. *Journal of Mammalogy*, 71(4), p. 604-607.
- Larter N. C. & C. C. Gates, 1991. Diet and Habitat Selection of Wood Bison in Relation to Seasonal-Changes in Forage Quantity and Quality. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 69(10), p. 2677-2685.
- Larter N. C. & C. C. Gates, 1994. Home-Range Size of Wood Bison - Effects of Age, Sex, and Forage Availability. *Journal of Mammalogy*, 75(1), p. 142-149.
- Lavocat R. d., 1966. *Faunes et flores préhistoriques de l'Europe occidentale*, Paris.
- Lee-Thorp J. & M. Sponheimer, 2003. Three case studies used to reassess the reliability of fossil bone and enamel isotope signals for paleodietary studies. *Journal of Anthropological Archaeology*, 22(3), p. 208-216.
- Lee-Thorp J. A. & N. J. van der Merwe, 1991. Aspects of the chemistry of modern and fossil biological apatites. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), p. 343-354.
- Lenstra J. A., E. L. C. Verkaar & I. J. Nijman, 2005. Phylogeny and hybridization of bovine species, in *Reproductive Biotechnology for Improved Animal Breeding in Southeast Asia - Proceedings of the International Asia Link Symposium* Denpasar, Bali, p. 91-95.
- Leonova N., 1994. The Upper Paleolithic of the Russian steppe zone. *Journal of World Prehistory*, 8(2), p. 169-210.
- Leonova N. B. & E. V. Min'kov, 1987. Questions about interpretations of Amvrosievka's bone bed. The unique Upper Palaeolithic site in Priasov'e territory, in *The problems of interpretation of archaeological sources* Ordjonikidze, p. 34-50.

- Leonova N. B., S. A. Nesmeyanov, E. A. Vingradoa, O. A. Voeikova, M. D. Gvozdorev, E. V. Mink'ov, E. A. Spiridonova & S. A. Sycheva, 2006. *The Paleoecology of the Plains Paleolithic (The Kamennaja Balka Upper Paleolithic sites North of Sea of Azov)*, Moscow: IEG RAS, 342 p.
- Lepetz S., 1996. Les méthodes d'étude. *Revue archéologique de Picardie*, 12(1), p. 11-14.
- Letourneau P. D., 2000. Folsom Toolstone Procurement in the Southwest and Southern Plains, PhD, *Anthropology* Albuquerque: The University of New Mexico, 609 p.
- Linklater W. L., 2000. Adaptive explanation in socio-ecology: lessons from the Equidae. *Biological Reviews*, 75(01), p. 1-20.
- Liouville M., 2008. Variabilité du Cerf elaphe (*Cervus elaphus* Linné 1758) au cours du Pleistocene moyen et supérieur en Europe occidentale : approches morphométrique, paleoécologique et cynégitique Thèse de Doctorat *Quaternaire : Géologie, Paléontologie humaine, Préhistoire* Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, 412 p.
- Lott D. F., 2002. *American bison : a natural history*, Berkeley, Calif. ; London: University of California Press, 229 p.
- Lubinski P. M. & C. J. O'Brien, 2001. Observations on Seasonality and Mortality from a Recent Catastrophic Death Assemblage. *Journal of Archaeological Science*, 28(8), p. 833-842.
- Luenser K., J. Fickel, A. Lehnen, S. Speck & A. Ludwig, 2005. Low level of genetic variability in European bisons (*Bison bonasus*) from the Bialowieza National Park in Poland. *European Journal of Wildlife Research*, 51(2), p. 84-87.
- Luz B., Y. Kolodny & M. Horowitz, 1984. Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(8), p. 1689-1693.
- Lyman R. L., 1985. Bone Frequencies: Differential Transport, *In Situ* Destruction, and the MGUI. *Journal of Archaeological Science*, 12, p. 221-236.
- Lyman R. L., 1992. Anatomical considerations of utility curves in Zooarchaeology. *Journal of Archaeological Science*, 19(1), p. 7-22.
- Lyman R. L., 1994a. Quantitative Units and Terminology in Zooarchaeology. *American Antiquity*, 59(1), p. 36-71.
- Lyman R. L., 1994b. *Vertebrate taphonomy*, Cambridge England: Cambridge University Press, 524 p.
- Lyman R. L., 2008. *Quantitative paleozoology*, New York: Cambridge University Press, 348 p.
- Lyman R. L., L. E. Houghton & A. L. Chambers, 1992. The effect of structural density on Marmot skeletal part representation in archaeological sites. *Journal of Archaeological Science*, 19(5), p. 557-573.

- Major C. O., S. L. Goldstein, W. B. F. Ryan, G. Lericolais, A. M. Piotrowski & I. Hajdas, 2006. The co-evolution of Black Sea level and composition through the last deglaciation and its paleoclimatic significance. *Quaternary Science Reviews*, 25(17-18), p. 2031-2047.
- Malainey M. E. & B. L. Sherriff, 1996. Adjusting our perceptions: Historical and archaeological evidence of winter on the Plains of Western Canada. *Plains Anthropologist*, 41(158), p. 333-357.
- Marean C. W. & C. J. Frey, 1997. Animal Bones from Caves to Cities: Reverse Utility Curves as Methodological Artifacts. *American Antiquity*, 62(4), p. 698-711.
- Markova A., A. Puzachenko & A. E. Scott, 2007. Vertebrate Records - Late Pleistocene of Northern Asia, in *Encyclopedia of Quaternary Science* Oxford: Elsevier, p. 3158-3175.
- Marshall L. G., 1989. Bone Modification and "The Laws of Burial", in *Bone modification*, ed. R. Bonnicksen & M. Sorg.; Orono, Ma.: Center for the Study of the First Americans, Institute for Quaternary Studies University of Maine, p. 7-24.
- Martin L., 2000. Gazelle (*Gazella* spp.) behavioural ecology: predicting animal behaviour for prehistoric environments in south-west Asia. *Journal of Zoology*, 250, p. 13-30
- McArthur J. M., R. J. Howarth & T. R. Bailey, 2001. Strontium Isotope Stratigraphy: LOWESS Version 3: Best Fit to the Marine Sr-Isotope Curve for 0-509 Ma and Accompanying Look-up Table for Deriving Numerical Age. *The Journal of Geology*, 109(2), p. 155-170.
- McCartney P. H., 1990. Alternative hunting strategies in Plains Paleoindian adaptations, in *Hunters of the Recent Past*, ed. L. Davis & B. Reeves; London, Boston: Unwin Hyman, p. 111-121.
- McDonald J. N., 1981. *North American bison : their classification and evolution*, Berkeley: University of California Press, 316 p.
- McGuaig Balkwill D. & S. L. Cumbaa, 1992. *A Guide to the Identification of Postcranial Bones of Bos taurus and Bison bison* Ottawa: Canadian Museum of Nature, 277 p.
- Meagher M., 1986. Bison bison. *Mammalian Species*, 266, p. 1-8.
- Mellars P., 1996. *The Neanderthal Legacy: An Archaeological Perspective from Western Europe*, Princeton: Princeton University Press, 471 p.
- Mellars P., 2004. Reindeer specialization in the early Upper Palaeolithic: the evidence from the south west France. *Journal of Archaeological Science*, 31, p. 613-617.
- Meltzer D. J., 1993. Is there a Clovis adaptation, in *From Kostenki to Clovis: Upper Paleolithic-Paleo-Indian Adaptations*, ed. O. Soffer & N. D. Praslov; New York: Plenum Press, p. 293-310.
- Meltzer D. J., 1999. Human Responses to Middle Holocene (Altithermal) Climates on the North American Great Plains. *Quaternary Research*, 52, p. 404-416.

-
- Meltzer D. J., 2004. Peopling of North America, in *The Quaternary period in the United States*, ed. A. Gillespie, S. C. Porter & B. Atwater; New York: Elsevier Science, p. 539-563.
- Meltzer D. J., 2006. *Folsom : new archaeological investigations of a classic Paleoindian bison kill*, Berkeley: University of California Press, 374 p.
- Meltzer D. J., 2009. *First peoples in a new world : colonizing ice age America*, Berkeley: University of California Press, 446 p.
- Mitchell J. A. & C. C. Gates, 2002. *Status of the Wood Bison (Bison bison athabascae) in Alberta*, Edmonton, AB: Wildlife Status Report, No. 38, 32 p.
- Monchot H., 2000. Sex-ratio et stratégies de chasse au Paléolithique: l'apport de l'analyse des mélanges. *Ibex Journal of Mountain Ecology N°5 - Anthropozoologica*, 31, p. 49-55.
- Monchot H. & L. K. Horwitz, 2002. Représentation squelettique au Paléolithique inférieur, le site d'Holon (Israël). *Paléorient*, 28(2), p. 71-86.
- Mooring M. S., D. D. Reisig, E. R. Osborne, A. L. Kanallakan, B. M. Hall, E. W. Schaad, D. S. Wiseman & R. R. Huber, 2005. Sexual segregation in bison: a test of multiple hypotheses. *Behaviour*, 142, p. 897-927.
- Morlan R. E., 1994a. Bison Bone Fragmentation and Survivorship: a Comparative Method. *Journal of Archaeological Science*, 21(6), p. 797-807.
- Morlan R. E., 1994b. Oxbow Bison Procurement as Seen from the Harder Site, Saskatchewan. *Journal of Archaeological Science*, 21(6), p. 757-777.
- Niven L. B., C. P. Egeland & L. C. Todd, 2004. An inter-site comparison of enamel hypoplasia in bison: implications for paleoecology and modeling Late Plains Archaic subsistence. *Journal of Archaeological Science*, 31(12), p. 1783-1794.
- Noe-Nygaard N., 1977. Butchering and Marrow Fracturing as a Taphonomic Factor in Archaeological Deposits. *Paleobiology*, 3(2), p. 218-237.
- Nuzhnyi D., 1990. Projectile Damage on Upper Paleolithic Microliths and the Use of Bow and Arrow among Pleistocene Hunters in the Ukraine, in *The Interpretative Possibilities of Microwear Studies. Proceedings of the international conference on lithic use-wear analysis, 15th-17th February 1989 Uppsala, Sweden*: Societas Archaeologia Upsaliensis, p. 113-124.
- Nuzhnyi D., 2008. *Development of microlithic technics in the Stone Age (In Ukrainian)*, Kyiv: KNT, 306 p.
- O'Connell J. F., K. Hawkes & N. Blurton-Jones, 1988. Hadza Hunting, Butchering, and Bone Transport and Their Archaeological Implications. *Journal of Anthropological Research*, 44(2), p. 113-161.
- O'Connell J. F., K. Hawkes & N. Blurton Jones, 1990. Reanalysis of large mammal body part transport among the Hadza. *Journal of Archaeological Science*, 17(3), p. 301-316.

- Olsen S. J., 1960. *Post-cranial skeletal characters of Bison and Bos*, Cambridge, Mass.: Peabody Museum, 15 p.
- Paillet P., 1999. *Le bison dans les arts magdaléniens du Périgord*, Paris: CNRS éditions, 475 p.
- Pales L. & M. A. Garcia, 1981. *Atlas ostéologique pour servir à l'identification des Mammifères du Quaternaire. T. II : Tête, Rachis, Ceintures scapulaires et pelvienne : Herbivores – Carnivores / Homme*, Paris: CNRS, 177 p.
- Pales L. & C. Lambert, 1979. *Atlas ostéologique pour servir à l'identification des Mammifères du Quaternaire. T. I : Les membres : Herbivores et Carnivores*, Paris: CNRS, 132 p.
- Palmqvist P., J. A. Pérez-Claros, C. M. Janis & D. R. Gröcke, 2008. Tracing the ecophysiology of ungulates and predator-prey relationships in an early Pleistocene large mammal community. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266(1-2), p. 95-111.
- Passey B. H. & T. E. Cerling, 2002. Tooth enamel mineralization in ungulates: implications for recovering a primary isotopic time-series. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66(18), p. 3225-3234.
- Patou-Mathis M., 1996. Techniques d'acquisition et de traitement des grands mammifères par les Néandertaliens européens: exemple de "chaînes opératoires". *Quaternaria Nova*, VI, p. 187-203.
- Patou-Mathis M., 1997a. Etude de la fracturation des os longs de renne. Méthode et résultats : le niveau magdalénien « archaïque » de la grotte de Tournal à Bize (Aude), in *Proceedings of the 1993 Bone Modification Conference, Hot Springs, South Dakota*, ed. L. A. e. a. Hannus, p. 195-219.
- Patou-Mathis M., 1997b. Les marques de boucherie au Paléolithique. *Revue de médecine vétérinaire*, 148(12), p. 959-968.
- Patou-Mathis M., 2000. Neandertal Subsistence Behaviours in Europe. *International Journal of Osteoarchaeology*, 10, p. 379-395.
- Patou M., 1989. Subsistance et approvisionnement au Paléolithique moyen, in *L'Homme de Néandertal*, 6, *La Subsistance* Liège, p. 11-18.
- Péan S., 2001. Comportements de subsistance au Gravettien en Europe centrale (Autriche, République tchèque, Pologne, Hongrie): Thèse de Doctorat, MNHN, Paris, 345 p.
- Peck T. R., 2001. Bison Ethology and Native Settlement Patterns During the Old Women's Phase on the Northwestern Plains, PhD Thesis, *Department of Archaeology* Calgary: University of Calgary, 296 p.
- Pétillon J.-M. & C. Letourneux, 2006. Des gibiers, des armes... et des questions. Les pratiques cynégétiques du Magdalénien supérieur à Isturitz (Paléolithique), in *La chasse. Pratiques sociales et symboliques. Actes du 2e colloque de la maison René Ginouvès*, ed. I. Sidera, E. Vila & P. Erikson; Paris: de Boccard, p. 13-26.

-
- Pianka E. R., 2000. *Evolutionary ecology*, San Francisco, Calif. ; Don Mills, Ont.: Benjamin Cummings, xv, 512 p.
- Pidoplichko I. G., 1953. Amvrosievka palaeolithic site and its specificity. *Short information of the Archaeological Institute of Ukraine*, 2, p. 65-68.
- Pidoplichko I. G., 1956. *Tools for studying Ukrainian fossil fauna* Kyiv: Naukova dumka, 234 p.
- Plumb G. E., P. J. White, M. B. Coughenour & R. L. Wallen, 2009. Carrying capacity, migration, and dispersal in Yellowstone bison. *Biological Conservation*, In Press, Corrected Proof, p.
- Pollard A. M., C. Batt, B. Stern & S. M. M. Young, 2007. *Analytical chemistry in archaeology*, Cambridge: Cambridge University Press, 404 p.
- Poplin F., 1976. A propos du nombre de restes et du nombre d'individus dans les échantillons d'ossements *Cahier du Centre de Recherches Préhistoriques (Univ. Paris I)*, 5, p. 61-74.
- Poplin F., 1977. Problèmes d'Ostéologie Quantitative Relatifs à L'Etude de l'Ecologie des Hommes Fossiles, in *Approche Ecologique de l'Homme Fossile*, ed. H. Laville & J. Renault-Miskovsky, p. 63-68.
- Praslov N. D., V. N. Stanko, Z. A. Abramova, I. V. Sapozhnikov & I. A. Borziac, 1989. The steppes in the Late Palaeolithic. *Antiquity*, 63, p. 784-792.
- Price T. D., J. H. Burton & R. A. Bentley, 2002. The Characterization of Biologically Available Strontium Isotope Ratios for the Study of Prehistoric Migration. *Archaeometry*, 44(1), p. 117-135.
- Pucek Z., I. P. Belousova, M. Krasinska, Z. A. Krasinski & W. Olech, 2004a. *Status Survey and Conservation Action Plan : European Bison*, Gland, Switzerland: IUCN/SSC Bison Specialist Group, 54 p.
- Pucek Z., I. P. Belousova, Z. A. Krasinski, M. Krasinska & W. Olech, 2002. *European bison: Current state of the species and an action plan for its conservation: Conservation on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats - European Council*, 53 p.
- Pucek Z., I. P. Belousova, Z. A. Krasinski, M. Krasinska & W. Olech, 2004b. *European bison (Bison bonasus) - Current state of the species and strategy for its conservation: Council of Europe Publishing*, 82 p.
- Rautian G. S., B. A. Kalabushkin & A. S. Nemtsev, 2000. A New Subspecies of the European Bison, *Bison bonasus montanus* ssp. nov. (Bovidae, Artiodactyla). *Doklady Biological Sciences*, 375(1 - 6), p. 636-640.
- Reeves B., 1978. Head-Smashed-In: 5500 years of Bison Jumping in the Alberta Plains, in *Bison Procurement and Utilisation: A Symposium*, ed. L. Davis & M. Wilson: Plains Anthropologist 23(82), Memoir 14, p. 151-174.
- Reeves B., 1990. Communal bison hunters of the Northern Plains, in *Hunters of the Recent Past*, ed. L. Davis & B. Reeves; London, Boston: Unwin Hyman, p. 168-194.

- Reher C. A., 1978. Buffalo Population and Other Deterministic Factors in a Model of Adaptive Process on the Shortgrass Plains. In *Bison Procurement and Utilisation: A Symposium*, ed. L. B. Davis & M. Wilson: Plains Anthropologist 23(82), Memoir 14, p. 23-39.
- Reitz E. J. & E. S. Wing, 2008. *Zooarchaeology*, Cambridge: Cambridge University Press, 533 p.
- Rendu W., 2007. Planification des activités de subsistance au sein du territoire des derniers Moustériens. Cémento-chronologie et approche archéozoologique de gisements du Paléolithique moyen (Pech-de-l'Azé I, La Quina, Mauran) et Paléolithique supérieur ancien (Isturitz), Thèse de doctorat, *Préhistoire et Géologie du Quaternaire* Bordeaux: Université Bordeaux 1, 352 p.
- Renfrew C. & P. G. Bahn, 2005. *Archaeology : the key concepts*, New York: Routledge, 298 p.
- Reynolds H., C. C. Gates & R. Glahoht, 2003. Bison, in *Wild mammals of North America: biology, management, and economics*, ed. J. Chapman & G. Feldhamer; Baltimore and London: Johns Hopkins University Press, p. 1009-1060.
- Rivals F., M.-H. Moncel & M. Patou-Mathis, 2009. Seasonality and intra-site variation of Neanderthal occupations in the Middle Palaeolithic locality of Payre (Ardèche, France) using dental wear analyses. *Journal of Archaeological Science*, 36(4), p. 1070-1078.
- Rivals F., N. Solounias & M. C. Mihalbachler, 2007. Evidence for geographic variation in the diets of late Pleistocene and Early Holocene *Bison* in North America, and differences from diets of recent *Bison*. *Quaternary Research*, 68, p. 338-346.
- Rodière E., H. Bocherens, J.-M. Angibault & A. Mariotti, 1996. Particularités de l'azote chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.): implications pour les reconstitutions paléoenvironnementales. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 323 IIa, p. 179-185.
- Roe F. G., 1970. *The North American buffalo, a critical study of the species in its wild state*, Toronto: University of Toronto Press, 991 p.
- Rozanski K., L. Aragua's-Aragua's & R. Gonfiantini, 1993. Isotopic patterns in modern global precipitation, in *Climate Change in Continental Isotopic Records*, ed. P. K. Swart, K. C. Lohmann, J. McKenzie & S. Savin; Washington: American Geophysical Union, p. 1-36.
- Ryan W. B. F., C. O. Major, G. Lericolais & S. L. Goldstein, 2003. Catastrophic flooding of the Black Sea. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 31, p. 525-554.
- Saint-Germain C., 1997. The production of bone broth : A study in nutritional exploitation. *Anthropozoologica*, 25-26, p. 153-156.
- Sala B., 1986. *Bison schoetnesacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Middle Pleistocene, Italy) and revision of European species of *Bison*. *Paleontographia Italica*, 74, p. 113-170.
- Sapozhnikov I. V., 2003. Steppe area of East Europe in Late Palaeolithic: season prevalence of sites and year-round economic cycle. *Kam'jana Doba*, 2, p. 87-107.

-
- Sapozhnikova G. V., 2003. Functional purpose of Amvrosievka bone concentration (after results of use-wear study of stone tool). *Kam'jana Doba*, 2, p. 82-86.
- Schmid E., 1972. *Atlas of Animal Bones. For Prehistorians, Archaeologists and Quaternary Geologists*, Amsterdam: Elsevier Publishing Company, 159 p.
- Sealy J. C., N. J. van der Merwe, A. Sillen, F. J. Kruger & H. W. Krueger, 1991. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ as a dietary indicator in modern and archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), p. 399-416.
- Sekerska O., 1999. Fauna complex of the Upper Palaeolithic of the Lower Dnieper and of the Sivash area. *Archaeological Almanac*, 1, p. 44-47.
- Shapiro B., A. J. Drummond, A. Rambaut, M. C. Wilson, P. E. Matheus, A. V. Sher, O. G. Pybus, M. T. P. Gilbert, I. Barnes, J. Binladen, E. Willerslev, A. J. Hansen, G. F. Baryshnikov, J. A. Burns, S. Davydov, J. C. Driver, D. G. Froese, C. R. Harington, G. Keddie, P. Kosintsev, M. L. Kunz, L. D. Martin, R. O. Stephenson, J. Storer, R. Tedford, S. Zimov & A. Cooper, 2004. Rise and fall of the Beringian steppe bison. *Science*, 306(5701), p. 1561-1565.
- Shydlovskiy P. S., 2008. Cultural Adaptation of Eastern European primitive Hunters (18–10 thousands years BP), *Department of Historical sciences Kyiv, Ukraine: Taras Shevchenko National University*.
- Snizhko I. A., 2001. *The utilisation of hunting bag on the Amvrosievka Upper Palaeolithic complex*, Kyiv, 20 p.
- Soffer O., 1985. *The Upper Paleolithic of the Central Russian Plain*, New-York: Academic Press, 539 p.
- Soffer O., 1990. The Russian Plain at the Last Glacial Maximum, in *The World at 18000 BP. Vol. I, High latitudes.*, ed. O. Soffer & C. Gamble; London: Hunwin Hyman, p. 229-251.
- Soffer O. & N. Praslov (ed.), 1993. *From Kostenki to Clovis. Upper Palaeolithic - Paleo-Indian Adaptations*, ed. New-York and London: Plenum Press.
- Speth J. & E. Tchernov, 1999. The Role of Hunting and Scavenging in Neandertal Procurement Strategies, in *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*, p. 223-239.
- Speth J. D., 1983. *Bison kills and bone counts: decision making by ancient hunters*, Chicago: University of Chicago Press, 227 p.
- Speth J. D., 1987. Les stratégies alimentaires des chasseurs-cueilleurs. *La Recherche*, 190, p. 894-903.
- Speth J. D., 1991. Taphonomy and Early Hominid Behavior: Problems in Distinguishing Cultural and Non-Cultural Agents, in *Human Predators and Prey Mortality*, ed. M. C. Stiner; Boulder: Westview Press, p. 31-40.

- Speth J. D., 1997. Communal bison hunting in western North America: background for the study of Palaeolithic bison hunting in Europe, in *L'alimentation des hommes au Paléolithique*, ed. M. Patou-Mathis; Liège: E.R.A.U.L, p. 23-57.
- Speth J. D. & J. L. Clark, 2006. Hunting and Overhunting in the Levantine Late Middle Palaeolithic. *Before Farming*, 3(1), p. 1-42.
- Speth J. D. & K. A. Spielmann, 1983. Energy source, protein metabolism, and hunter-gatherer subsistence strategies. *Journal of Anthropological Archaeology*, 2(1), p. 1-31.
- Speth J. D., E. M. Widdowson, O. T. Oftedal, R. A. Foley & P. V. Soest, 1991. Protein Selection and Avoidance Strategies of Contemporary and Ancestral Foragers: Unresolved Issues [and Discussion]. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 334(1270), p. 265-270.
- Stanford D., 1978. The Jones-Mille site: an example of Hell Gap Bison Procurement strategy, in *Bison Procurement and Utilisation: A Symposium*, ed. L. Davis & M. Wilson: Plains Anthropologist 23(82), Memoir 14, p. 90-98.
- Stanford D., 1999. Analysis and interpretation of Hell Gap hunting strategies at the Jones-Miller site, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Plaéindiens des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A, p. 437-454.
- Stanko V. N., 1999. Bison hunters in the Late Palaeolithic of the Ukraine, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Plaéindiens des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A, p. 343-359.
- Stanko V. N., 2007. Fluctuations in the Sea level of the Black Sea and Mesolithic Settlement of the Northern Pontic Area, in *The Black Sea flood question changes in coastline, climate and human settlement*, ed. V. Yanko-Hombach, A. S. Gilbert, N. Panin & P. Dolukhanov; Dordrecht: Springer, p. 371-385.
- Stanko V. N., G. V. Grigorieva & T. N. Shvaiko, 1989. *The Upper Paleolithic Sites of Anetovka II. Issues of Cultural-Historical Periodization of the Upper Paleolithic of the Northern Prichernomorje*, Kiev Nauka Dumka, 138 p.
- Starkin A., 1999. Subfossil Remains of Bison of the Late Pleistocene in Southern Ukraine, in *Le Bison : gibier et moyen de subsistance des Hommes du Paléolithique aux Plaéindiens des Grandes Plaines*, ed. J. P. Brugal, F. David, J. G. Enloe & J. Jaubert; Antibes: A.P.D.C.A, p. 41-49.
- Starkin A., 2006. The Particularities of the Ukraine steppe area Upper Palaeolithic faunae communities. *Archaeological Almanac*, p. 79-104.

-
- Stephenson R. O., S. Gerlach, R. D. Guthrie, C. R. Harington, C. R. Mills & H. G., 2001. Wood bison in late Holocene Alaska and adjacent Canada: Paleontological, Archaeological and Historical records, in *People and Wildlife in North America: Essays in Honor of R. Dale Guthrie*: BAR International Series, p. 125-159.
- Stiner M. C., 1994. *Honor among thieves : a zooarchaeological study of Neandertal ecology*, Princeton, N.J.: Princeton University Press, 447 p.
- Sturdy D. A. & D. P. Webley, 1988. Palaeolithic Geography: Or Where Are the Deer? *World Archaeology*, 19(3), p. 262-280.
- Tieszen L. L., 1991. Natural variations in the carbon isotope values of plants: Implications for archaeology, ecology, and paleoecology. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), p. 227-248.
- Tisher J. C., 2000. EgPn-440: A Late Prehistoric Bison Pound on the Northwestern Plains, PhD Thesis, *Department of Archaeology* Calgary: University of Calgary, 235 p.
- Todd L., 1987. Analysis of Kill-Butchery Sites and Interpretation of Paleoindian Hunting, in *The Evolution of Human Hunting*, ed. M. H. Nitecki & D. V. Nitecki; New-York: Plenum Press, p. 225-266.
- Todd L., 1991. Seasonality Studies and Paleoindian Subsistence Strategies, in *Human Predators and Prey Mortality*, ed. M. C. Stiner; Boulder: Westview Press, p. 217-238.
- Todd L. C., *in press*. The recognition of kill-season from the Amvrosievka bone bed, in *The Upper Paleolithic Hunters of the Black-Azov Sea steppes*, ed. A. Krotova, p.
- Todd L. C. & J. L. Hofman, 1987. Bison Mandibles from the Horner and Finley Sites, in *The Horner site : the type site of the Cody cultural complex*, ed. G. C. Frison & L. C. Todd; Orlando: Academic Press, p. 493-539.
- Todd L. C. & D. J. Rapson, 1988. Long bone fragmentation and interpretation of faunal assemblages: Approaches to comparative analysis. *Journal of Archaeological Science*, 15(3), p. 307-325.
- Truett J. C., 2003. Migrations of grassland communities and grazing philosophies in the Great Plains: a review and implications for management. *Great Plains Research*, 13, p. 3-26.
- Tütken T., C. Knipper & K. W. Alt, 2008. Mobilität und Migration im archäologischen Kontext: Informationspotential von Multi-Element-Isotopenanalysen (Sr, Pb, O), in *Kulturwandel in Mitteleuropa Langobarden – Awaren – Slawen*, ed. J. Bemmman & M. Schmauder; Bonn, p. 1-30.
- Tütken T., T. W. Vennemann, H. Janz & E. P. J. Heizmann, 2006. Palaeoenvironment and palaeoclimate of the Middle Miocene lake in the Steinheim basin, SW Germany: A reconstruction from C, O, and Sr isotopes of fossil remains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241(3-4), p. 457-491.

- Valensi P., 1991. Etude des stries de boucherie sur les ossements de cerf élaphe des niveaux supérieurs de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *L'Anthropologie*, 95(4), p. 797-830.
- van Zyll de Jong C. G., 1986. *A systematic study of recent bison, with particular consideration of the wood bison (Bison bison athabascae Rhoads, 1898)*, Ottawa: National Museums of Canada National Museum of Natural Sciences, viii, 69 p.
- van Zyll de Jong C. G., C. C. Gates, H. Reynolds & W. Olson, 1995. Phenotypic Variation in Remnant Populations of North American Bison. *Journal of Mammalogy*, 76(2), p. 391-405.
- Velichko A. & E. Kurenkova, 1990. Environmental conditions and human occupation of northern Eurasia during the Late Valdai, in *The World at 18000 BP. High latitudes*, ed. S. O. e. G. C.; London: Hunwin Hyman, p. 255-265.
- Velichko A. A., E. I. Kurenkova & P. M. Dolukhanov, 2009. Human socio-economic adaptation to environment in Late Palaeolithic, Mesolithic and Neolithic Eastern Europe. *Quaternary International*, 203(1-2), p. 1-9.
- Verbicky-Todd E., 1984. *Communal Buffalo Hunting among the Plains Indians: An Ethnographic and Historic Review*: Archaeological Survey of Alberta, 262 p.
- Vereshchagin N. K. & G. Baryshnikov, 1989. Quaternary Mammalian Extinctions in Northern Eurasia, in *Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution*, ed. P. S. Martin & R. Klein, G.; Tucson, Arizona: The University of Arizona Press, p. 483-516.
- Verkaar E. L. C., I. J. Nijman, M. Beeke, E. Hanekamp & J. A. Lenstra, 2004. Maternal and Paternal Lineages in Cross-Breeding Bovine Species. Has Wisent a Hybrid Origin? *Molecular Biology and Evolution*, 21(7), p. 1165-1170.
- Vialou D., R. Jousaume & J. P. Pautreau, 2004. *La Préhistoire : histoire et dictionnaire*, Paris: R. Laffont, 1637 p.
- Vickers J. R. & T. R. Peck, 2004. Islands in a Sea of Grass: The Significance of Wood in Campsite selection on the Northwestern Plains, in *Archaeology on the Edge*, ed. B. Kooyman & J. Kelley; Calgary, p. 95-124.
- Villa P. & E. Mahieu, 1991. Breakage Patterns of Human Long Bones. *Journal of Human Evolution*, 21(1), p. 27-48.
- Vogel J. C., 1993. Variability of carbon isotope fractionation during photosynthesis, in *Stable isotopes and plant carbon-water relations*, ed. J. R. Ehleringer, A. E. Hall & G. D. Farquhar; San Diego: Academic Press, p. 29-46.
- Walde D. A., 2006. Bison Breeding Characteristics and Interpretation of Archaeological Seasonality Revisited. *International Journal of Osteoarchaeology*, 16(6), p. 481-492.

-
- Wassenaar L. I., 2008. An Introduction to Light Stable Isotopes for Use in Terrestrial Animal Migration Studies, in *Tracking animal migration with stable isotopes*, ed. K. A. Hobson & L. I. Wassenaar, p. 21-44.
- Webb D. S., R. W. Graham, A. Barnovsky, C. J. Bell, R. Franz, E. A. Hadly, E. L. J. Lundelius, H. G. MacDonald, R. A. Martin, H. A. Semken & D. W. Steadman, 2004. Vertebrate paleontology, in *The Quaternary Period in the United States: Developments in Quaternary Science*, ed. A. R. Gillespie, S. C. Porter & B. F. Atwater: Elsevier, p. 519-538.
- Wheat J. B., 1972. The Olsen-Chubbuck site: A Paleo-Indian Bison Kill. *Memoirs of the Society for American Archaeology*, 26, p. 1-180.
- Wheat J. B., 1978. Olsen-Chubbuck and Jurgens sites: Four aspects of Paleo-indian Bison Economy, in *Bison Procurement and Utilisation: A Symposium*, ed. L. B. Davis & M. Wilson; Lincoln: Plains Anthropologist 23(82), Memoir 14, p. 84-89.
- Whittaker W. E. & J. G. Enloe, 2000. Bison dentition studies revisited: Resolving ambiguity between archaeological and modern control samples. *Archaeozoologia*, 11(1-2), p. 113-120.
- Widga C. C., 2006a. Bison, Bogs, and Big Bluestem: The Subsistence Ecology of Middle Holocene Hunter-Gatherers in the Eastern Great Plains, PhD thesis, *Department of Anthropology* Kansas (United States): University of Kansas, 333 p.
- Widga C. C., 2006b. Niche variability in late Holocene bison: a perspective from Big Bone Lick, KY. *Journal of Archaeological Science*, 33(9), p. 1237-1255.
- Wilson G. & K. Zittlau, 2004. *COSEWIC Status Report on Plains Bison - Bison bison bison*, 90 p.
- Wilson G. A., W. Olson & C. Strobeck, 2002. Reproductive success in wood bison (*Bison bison athabasca*) using molecular techniques. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 80(9), p. 1537-1548.
- Wilson M., 1969. Problems in the Speciation of American Fossil Bison, in *Post-Pleistocene Man and his Environment on the Northern Plains*, ed. R. G. Forbis, L. B. Davis, O. A. Christensen & G. Fedirchuck; Calgary: The Student's Press, p. 177-199.
- Wilson M., L. Hills & B. Shapiro, 2008. Late Pleistocene northward-dispersing *Bison antiquus* from the Bighill Creek Formation, Gallelli Gravel Pit, Alberta, Canada, and the fate of *Bison occidentalis*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 45(7), p. 827-859.
- Yermoloff A., 1907. The Bison of the Caucasus. *Annual Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution*, p. 345-353.
- Yurtsever Y. & J. R. Gat, 1981. Atmospheric waters, in *Stable Isotope Hydrology: Deuterium and Oxygen-18 in the Water Cycle*, ed. J. R. Gat & R. Gonfiantini; Vienna: International Atomic Energy Agency, p. 103-142.

- Zazula G. D., G. MacKay, T. D. Andrews, B. Shapiro, B. Letts & F. Brock, 2009. A late Pleistocene steppe bison (*Bison priscus*) partial carcass from Tsiigehtchic, Northwest Territories, Canada. *Quaternary Science Reviews*, In Press, Corrected Proof, p.
- Zwyns N., 2004. La problématique de l'Aurignacien tardif dans la zone des steppes nord-pontiques. *L'Anthropologie*, 108(3-4), p. 471-493.

Annexes

Site	Zone	N° lab.	N° de fouille	Méthode Klein-Spinage		Méthode Grant		Méthode Reher & Frison		Saison		Cémento-chronologie*		
				Ht méta.	Ages estimés	Stades de Grant	Ages estimés	Stades d'usure	Ages estimés	Eruption & usure	$\delta^{18}\text{O}$	Ages	Saison	
bone bed	WE-I	Amv-1	A88(IV)-2B	65,79	2,7	e	(3,5) 4	9	4,5			A venir	A venir	
		Amv-2	A88(IV)	56,5	3,4	g	5,5	-	5,5 ?			5,5	FBS	
		Amv-4	A94(VIII-XII)-4B	74,68	2,5	d	2	8	4			-	-	
		Amv-5	A92(VI)-3A-8	40,62	5,5	j	8	-	7,5/8,5			4,5	FBS	
		Amv-20	A94(VIII-XII)-4B-22	-	-	a	<2,5 ?	A ₀	<2 (1,5-2)	MS	FMS-DBS	-	-	
		WE-II	Amv-3	A05-4D-25	32,47	7,1	k	(10,5) 10	-	8,5/9,5			4,5	FBS
	CE	Amv-6	A88(II-III)-XXIV-XIV-225	47,87	4,4	j	8	-	7,5/8,5 ?			-	-	
		Amv-7	A89(I)-XVIc	48,65	4,3	j	8	-	7,5/8,5 ?			-	-	
		Amv-8	A88(II-III)-XVII	-	-	-	-	-	-			-	-	
		Amv-9	A86(I)-IV-42	51,88	3,9	h	6,5	-	6,5 ?			4,5	FBS	
		Amv-11	A88(II-III)-XXIV-253	62,3	2,9	g	5,5	-	5,5 ?			illisible	illisible	
		Amv-12	A05(II)-Ic	43,72	5	j	8	-	7,5/8,5 ?			-	-	
		Amv-13	A05(II)-VIa	43,16	5,1	j	8	-	7,5/8,5 ?			4,5	FBS	
		Amv-14	A05/89(I)-Id-181	52,72	3,8	j	8	-	7,5/8,5 ?			-	-	
		Amv-15	A05(II)-Ib-99	27,41	8,3	k	10,5	-	8,5/9,5			illisible	FBS	
		Amv-16	A05(II)-XVIc-47	59,13	3,1	g	5,5	-	5,5 ?			-	-	
		Amv-17	A89(I)-XVIa/cc	50,11	4,1	j	8	-	7,5/8,5 ?			-	-	
		Amv-21	A88(II-III)-XXIXac-279	66,85	2,7	b	-	1	2/2,5		MS	A venir	A venir	
		Amv-22	A05(II)-VI-247	70,78	2,5	b	-	2	2,5			illisible	illisible	
		Amv-23	A90(II-III)-XII	73,27	2,5	b	-	1	2/2,5		MS	illisible	FBS	
		Amv-24	A05(II)-XVI-153	52,05	3,8	j	8	-	7,5/8,5 ?			illisible	FBS	
		Amv-25	A05(II)-VIa-195	58,48	3,2	g	5,5	-	5,5 ?			illisible	illisible	
		Amv-26	A05(II)-XVIc	32,14	7,2	l	14	-	9,5			illisible	illisible	
		Camp.	Amv-18	A05(I)-IX/7-99	46,62	4,5	j	8	-	7,5/8,5 ?			-	-
			Amv-19	A05(I)-IX/4-135	-	-	b	-	1	2/2,5		FMS-DBS	-	-

Annexe 1 : Estimation de l'âge (en années) et de la saison de mort à partir des M₃ droites utilisées pour les analyses isotopiques, selon différentes méthodes (* données H. Martin, non publiées). MS : mauvaise saison, FMS : fin de mauvaise saison, DBS : début de bonne saison, FBS : fin de bonne saison.

N° échantillon	N° enregistrement	Elément	Latéralité	$\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ (‰)	
				N	valeurs
OxA-4890	CE : A86(I)-V	os	-	1	-19,8
OxA-4891	CE : A89(I)-XVIa	os	-	1	-19,7
OxA-4892	CE : A88(II-III)-XXI	os	-	1	-19,9
OxA-4893	WE : A86(II-III)	fgt d'os long	-	1	-17,8
OxA-4894	WE : A88(IV)-3A	fgt d'os long	-	1	-18,5
OxA-4895	WE : A93(VI)-3B-N51	fgt d'os long	-	1	-18,1

(1)

N° échantillon	N° enregistrement	Elément	Latéralité	$\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ (‰)	
				N	moyenne
U(amv) 27	-	M ₃	G	3	-9,9
U(amv) 28	-	M ₃	G	3	-10,3
U(amv) 29	-	M ₃	G	2	-9,6
U(anet) 30	-	M ₂	G	3	-9,6

(2)

Annexe 2 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ de six os ainsi que de $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ de trois M₃ du *bone bed* d'Amvrosievka et d'une M₂ d'Anetovka (CE = zone centrale ; WE = zone ouest ; N = nombre de prélèvements) (d'après les données publiées par R. Hedges *et al.*, 1996 (1) et R. Larson *et al.*, 2001 (2)).

Élément Anatomique	N
Chevilles osseuses	2
Crâne	1
Os pétreux	2
Hémi-maxillaires	2
Déciduales sup.	6
Jugales définitives sup.	12
Hémi-mandibules	2
Jugales déciduales inf.	6
Jugales définitives inf.	12
Labiales déciduales	8
Labiales définitives	8
Sous-total squelette crânien	61
Atlas	1
Axis	1
Vertèbres cervicales (3e-7e)	5
Vertèbres thoraciques	14
Vertèbres lombaires	5
Sacrum (vertèbres sacrées)	1 (5)
Vertèbres coccygiennes	17 (15-18)
Sternum (sternèbres)	1 (6)
Côtes	28
Sous-total squelette axial	73
Scapula	2
Coxal	2
Sous-total squelette cingulaire	4
Humérus	2
Radius	2
Ulna	2
Sous-total partie sup. mb. anté.	6
Fémur	2
Patella	2
Tibia	2
Os malléolaire	2
Sous-total partie sup. mb. post.	8

Élément Anatomique	N
Scaphoïde	2
Lunatum	2
Pyramidal	2
Pisiforme	2
Capitato-trapézoïde	2
Hamatum	2
Métacarpien (principal)	2
Mc rudimentaire	2
Talus	2
Calcaneus	2
Cubo-naviculaire	2
Grand cunéiforme	2
Petit cunéiforme	2
Métatarsien (principal)	2
Mt rudimentaire	2
Phalanges proximales	8
Phalanges intermédiaires	8
Phalanges distales	8
Grand sésamoïdes	16
Petits sésamoïdes	8
Sous-total autopode	78
TOTAL	230

Annexe 3 : Coefficient spécifique du bison (d'après Olsen, 1960 ; Barone, 1986).

Elément	Lat.	Méthode Klein-Spinage		Méthode de Grant		Méthode de Reher et Frison					
		Ht métaconide	Âges estimés	Stade de Grant	Âges estimés	Stade d'usure	Âges estimés				
Séries dentaires droites											
A93	4B	N35	dp4	D	22,77	-	j	-	-	-	
			M1	D	55,72	0,5	c	-	<1,5?	6	0,5-1
			M2	D	-	-	a	-	-	A ₀	<1 ?
A94	4B	N72	dp4	D	-	-	j	-	-	-	-
			M1	D	55,7	0,5	e	-	<1,5?	8	1
			M2	D	-	-	a	-	-	A ₀	<1 ?
A93	3B	N31	M1	D	52,35	0,6	c	-	<1,5?	6	0,5-1
			M2	D	-	-	a	-	-	A ₀	<1 ?
A94	4B	N22	dp4	D	-	-	l	-	-	-	-
			M1	D	48,12	0,9	f	-	<2,5?	-	-
			M2	D	71,49	1,5	c	-	-	6	1,5-2
			M3	D	-	-	a	-	-	A ₀	<2
A88	2B	"crâne"	M1	D	36,08	2,7	k	5,5	-	-	-
			M2	D	56,45	2,2	j	6	4	-	4,5
			M3	D	65,79	2,7	e	3,5	-	9	-
A90	3B	N29	M1	D	17,14	8,6	m	14	-	-	-
			M2	D	32,14	6,2	k	9,5	11	-	9,5
			M3	D	41,34	5,4	k	10,5	-	-	-
A92	3A	N8	M1	D	17,4	8,5	l	5,5	-	-	-
			M2	D	28,19	7,2	k	9,5	8	-	7,5/8,5
			M3	D	40,62	5,5	j	8	-	-	-
A05	4D	N25	M1	D	12,46	10,6	l	10	-	-	-
			M2	D	24,89	8,1	k	9,5	10	-	8,5/9,5
			M3	D	32,47	7,1	k	10,5	-	-	-
Dents isolées droites											
A93	3B	N29	dp4	D	22,68	-	k	-	-	-	-
A05-II		N128	M1	D	-	-	f	-	-	8	1
A93	4B	N34	M2	D	64,14	1,7	h	3	-	-	-
A88			M3	D	56,5	3,4	g	5,5	-	-	5,5 ?
A94	4B		M3	D	74,68	2,5	d	2	-	8	4
A05-II		N62	M3	D	57,63	3,3	e	3,5	-	9	4,5
Séries dentaires gauches											
A94	4B	N23	dp4	G	?	-	j	-	-	-	-
			M1	G	57,09	0,5	c	-	<1,5?	6	0,5-1
			M2	G	-	-	a	-	-	A ₀	<1
A93	3B	N30	dp4	G	-	-	k	-	-	-	-
			M1	G	-	-	d	-	<1,5?	7	0,5-1
			M2	G	-	-	a	-	-	A ₀	<1
A93	3B	N32	M1	G	51,67	0,8	d	-	<1,5?	7	0,5-1
			M2	G	-	-	a	-	-	A ₀	<1 ?
A88	2B	"crâne"	M1	G	35,85	2,8	k	5,5	-	-	-
			M2	G	58,33	2,0	j	6	4	-	4,5
			M3	G	66,85	2,7	e	3,5	-	9	-
A92	3A	N4	M1	G	-	-	-	-	-	-	-
			M2	G	-	-	-	-	-	-	-
Dents isolées gauches											
A94	4B		dp4	G	-	-	j	-	-	-	-
A93	3B	N31	dp4	G	18,36	-	j	-	-	-	-
A05-II		N85	M1	G	22,83	6,4	l	10	-	-	-
A88			M1	G	-	-	k	5,5	-	-	-
A88	3D		M1	G	33,76	3,3	k	5,5	-	-	-
A05-II		N106	M2	G	38,7	4,8	k	9,5	-	-	-
A94	4B	N72 bis	M2	G	-	-	a	-	-	A ₀	<1 ?
A93	3B		M3	G	-	-	a	-	-	A ₀	<2?
A90	3A		M3	G	45,97	4,6	j	8	-	-	-
A05	4D	N4	M3	G	55,26	3,5	f	4	-	9	4,5
A05	4D	N33	M3	G	54,61	3,5	f	4	-	9	4,5

Annexe 4 : Résultats des différentes méthodes d'estimation de l'âge (en années) basées sur les jugales inférieures.

Chasseurs de bisons – Annexes

Elément anatomique	NR	NME	UAM	NMif	NMlc
Chevilles osseuses	149	11	5,5	6	6
Fragments crâniens	1234	16	16,0	16	16
Os pétreux	51	46	23,0	23	23
Hémi-maxillaires	52	4	2,0	2	2
Jugales déciduales sup.	11	10	1,7	3	3
Jugales définitives sup.	144	109	9,1	16	16
Dents sup. indét.	6	-	-	-	-
Hémi-mandibules	293	18	9,0	9	9
Jugales déciduales inf.	7	7	1,2	2	2
Jugales définitives inf.	72	59	4,9	7	7
Labiales	40	38	2,4	5	5
Dents indét.	168	-	-	-	-
Sous-total squelette crânien	2227	318	5,2	23	23
Atlas	51	11	11,0	11	11
Axis	16	8	8,0	8	8
Vertèbres cervicales (3è à 7è)	187	41	8,2	12	13
Vertèbres thoraciques	470	101	7,2	8	8
Vertèbres lombaires	212	46	9,2	10	10
Sacrum (vertèbres sacrées)	105	11	11,0	11	11
Vertèbres coccygiennes	93	76	4,5	4	4
Vertèbres indét.	533	24?	-	-	-
Sternum (sternèbres)	21	2 (9)	2,0	2	2
Côtes	1198	124	4,4	5	6
Cartilages costaux	163	70	-	2	2
Coxaux	317	32	16,0	17	17
Sous-total squelette axial	3366	546	4,0	17	17
Scapula	281	15	7,5	10	11
Humérus	71	15	7,5	8	9
Radius	86	14	7,0	7	11
Ulna	61	10	5,0	6	6
Partie supérieure du membre antérieur	499	54	6,8	10	11
Fémur	95	12	6,0	6	7
Patella	9	9	4,5	5	6
Tibia	165	16	8,0	10	10
Os malléolaire	10	10	5,0	6	6
Partie supérieure du membre postérieur	279	47	5,9	10	10
Carpéens	117	113	9,4	16	16
Métacarpien (principal)	42	16	8,0	10	10
Mc rudimentaire	11	11	5,5	6	6
Tarsiens	95	70	7,0	10	11
Métatarsien (principal)	64	23	11,5	12	13
Mt rudimentaire	8	8	4,0	8	8
Phalanges proximales	62	58	7,3	9	9
Phalanges intermédiaires	72	70	8,8	9	9
Phalanges distales	81	62	7,8	8	9
Grand sésamoïdes	89	89	5,6	6	6
Petits sésamoïdes	54	54	6,8	4	4
Carpéens/Tarsiens	4	-	-	-	-
Métopodien	22	1	0,1	-	-
MP rudimentaire	2	2	0,3	-	-
Phalanges indét.	7	-	-	-	-
Autopode	730	577	5,3	16	16
Fragments d'os longs	252	-	-	-	-
Sous-total squelette appendiculaire	1760	678	6,3	17	17
Total	7353	1542	-	23	23

Annexe 5 : Quantification en NR, NME, MAU, NMif et NMlc des différents éléments squelettiques de *Bison priscus*.

