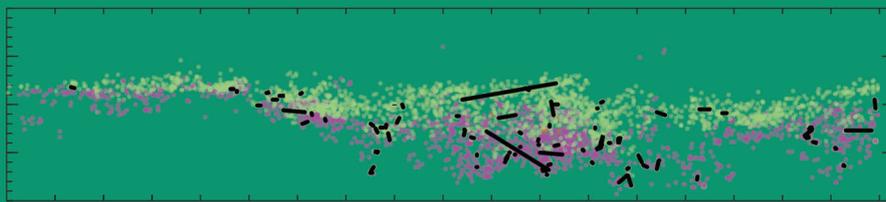
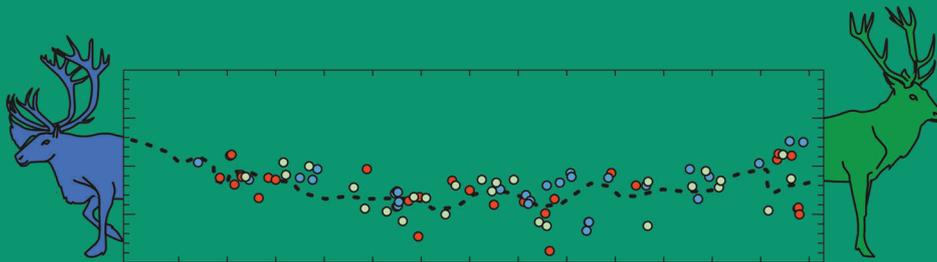


Étude taphonomique et spatiale des associations de grands mammifères non analogues du Pléistocène supérieur de la Grotte XVI (Dordogne, France)

Emmanuel DISCAMPS & Christelle DANCETTE



DIRECTEURS DE LA PUBLICATION / PUBLICATION DIRECTORS :
Bruno David, Président du Muséum national d'Histoire naturelle
Étienne Ghys, Secrétaire perpétuel de l'Académie des sciences

RÉDACTEURS EN CHEF / EDITORS-IN-CHIEF: Michel Laurin (CNRS), Philippe Taquet (Académie des sciences)

ASSISTANTE DE RÉDACTION / ASSISTANT EDITOR: Adenise Lopes (Académie des sciences; cr-palevol@academie-sciences.fr)

MISE EN PAGE / PAGE LAYOUT: Audrina Neveu (Muséum national d'Histoire naturelle; audrina.neveu@mnhn.fr)

RÉVISIONS LINGUISTIQUES DES TEXTES ANGLAIS / ENGLISH LANGUAGE REVISIONS: Kevin Padian (University of California at Berkeley)

RÉDACTEURS ASSOCIÉS / ASSOCIATE EDITORS (*, *took charge of the editorial process of the article/a pris en charge le suivi éditorial de l'article*):

Micropaléontologie/*Micropalaeontology*

Maria Rose Petrizzo (Università di Milano, Milano)

Paléobotanique/*Palaeobotany*

Cyrille Prestianni (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels)

Métazoaires/*Metazoa*

Annalisa Ferretti (Università di Modena e Reggio Emilia, Modena)

Paléochthyologie/*Palaeoichthyology*

Philippe Janvier (Muséum national d'Histoire naturelle, Académie des sciences, Paris)

Amniotes du Mésozoïque/*Mesozoic amniotes*

Hans-Dieter Sues (Smithsonian National Museum of Natural History, Washington)

Tortues/*Turtles*

Juliana Sterli (CONICET, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew)

Lépidosauromorphes/*Lepidosauromorphs*

Hussam Zaher (Universidade de São Paulo)

Oiseaux/*Birds*

Eric Buffetaut (CNRS, École Normale Supérieure, Paris)

Paléomammalogie (mammifères de moyenne et grande taille)/*Palaeomammalogy (large and mid-sized mammals)*

Lorenzo Rook* (Università degli Studi di Firenze, Firenze)

Paléomammalogie (petits mammifères sauf Euarchontoglires)/*Palaeomammalogy (small mammals except for Euarchontoglires)*

Robert Asher (Cambridge University, Cambridge)

Paléomammalogie (Euarchontoglires)/*Palaeomammalogy (Euarchontoglires)*

K. Christopher Beard (University of Kansas, Lawrence)

Paléoanthropologie/*Palaeoanthropology*

Roberto Macchiarelli (Université de Poitiers, Poitiers)

Archéologie préhistorique/*Prehistoric archaeology*

Marcel Otte (Université de Liège, Liège)

RÉFÉRÉS / REVIEWERS: <https://sciencepress.mnhn.fr/periodiques/comptes-rendus-palevol/referes-du-journal>

COUVERTURE / COVER:

Made from the Figures of the article.

Comptes Rendus Palevol est indexé dans / *Comptes Rendus Palevol is indexed by:*

- Cambridge Scientific Abstracts
- Current Contents® Physical
- Chemical, and Earth Sciences®
- ISI Alerting Services®
- Geoabstracts, Geobase, Georef, Inspec, Pascal
- Science Citation Index®, Science Citation Index Expanded®
- Scopus®.

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Comptes Rendus Palevol* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Comptes Rendus Palevol are registered on:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Comptes Rendus Palevol est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris et l'Académie des sciences, Paris
Comptes Rendus Palevol is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris and the Académie des sciences, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*

Adansonia, Geodiversitas, Zoosystema, Anthropolozologica, European Journal of Taxonomy, Naturae, Cryptogamie sous-sections *Algologie, Bryologie, Mycologie*.

L'Académie des sciences publie aussi / *The Académie des sciences also publishes:*

Comptes Rendus Mathématique, Comptes Rendus Physique, Comptes Rendus Mécanique, Comptes Rendus Chimie, Comptes Rendus Géoscience, Comptes Rendus Biologies.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle

CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)

Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40

diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

Académie des sciences, Institut de France, 23 quai de Conti, 75006 Paris.

© This article is licensed under the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (imprimé / print): 1631-0683/ ISSN (électronique / electronic): 1777-571X

Étude taphonomique et spatiale des associations de grands mammifères non analogues du Pléistocène supérieur de la Grotte XVI (Dordogne, France)

Emmanuel DISCAMPS
Christelle DANCETTE

UMR5608 TRACES, CNRS & Université Toulouse Jean Jaurès, Toulouse 31058 (France)
emmanuel.discamps@cirs.fr (auteur correspondant)
christelle_dancette@orange.fr

Soumis le 30 octobre 2020 | Accepté le 23 février 2021 | Publié le 22 août 2022

urn:lsid:zoobank.org:pub:A0951EB4-EA4C-473F-84BA-8FF26E588BA4

Discamps E. & Dancette C. 2022. — Étude taphonomique et spatiale des associations de grands mammifères non analogues du Pléistocène supérieur de la Grotte XVI (Dordogne, France). *Comptes Rendus Palevol* 21 (27) : 551-594. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a27>

RÉSUMÉ

L'étude d'ensembles osseux fossiles conclut parfois à l'existence d'associations fauniques pléistocènes sans analogues actuels. Par exemple, certains sites paléolithiques ont délivré, dans les mêmes couches, les vestiges d'espèces aujourd'hui rarement sympatriques. Les couches moustériennes et châtelperroniennes de la Grotte XVI (Dordogne, France) sont un exemple de telles faunes « composites » : toutes deux associent de fortes proportions de Cerf (21 %-34 %), de Chevreuil (14 %-17 %) et de Renne (26 %-42 %). Afin d'aider à l'interprétation de ces communautés non-analogues, les vestiges de grands mammifères des couches B et C de la Grotte XVI sont ici analysés de nouveau. Déterminations taxonomiques, données taphonomiques, indices de saisonnalité et remontages osseux sont combinés et analysés dans le cadre d'une étude spatiale tridimensionnelle des nappes de vestiges. Les résultats obtenus permettent de proposer que les associations fauniques « composites » de la Grotte XVI ne représentent pas une réalité passée (i.e., l'existence d'écosystèmes passés non-analogues), mais sont le résultat, d'une part, d'une erreur de publication (inversion des décomptes de Chevreuil et de Bouquetin dans la publication princeps) et, d'autre part, du mélange de plusieurs assemblages osseux suite à d'intenses perturbations post-dépositionnelles d'origines multiples (dont notamment l'action de l'Ours des cavernes). Certains secteurs mieux préservés de la Grotte semblent enregistrer une succession d'associations fauniques plus homogènes et cohérentes d'un point de vue paléo-environnemental. Cette étude souligne de nouveau l'utilité, voire la nécessité, d'une analyse taphonomique et spatiale complète, avec critique et redéfinition des découpages stratigraphiques opérés à la fouille, avant toute interprétation archéologique ou paléo-environnementale.

MOTS CLÉS
Sud-Ouest de la France,
Moustérien,
Châtelperronien,
Cervidés,
Ours des cavernes,
paléoécologie,
archéozoologie,
taphonomie.

ABSTRACT

Taphonomic and spatial analysis of the Late Pleistocene no-analog large mammal communities from Grotte XVI (Dordogne, France).

The study of fossil bone assemblages has brought up evidence of the existence in the Pleistocene of faunal communities with no modern analogues. This is notably the case for Palaeolithic archaeological sites that have yielded, in the same stratigraphic layers, remains of species that are rarely sympatric in present-day ecosystems. The Mousterian – layer C – and Châtelperronian – layer B – of Grotte XVI (Dordogne, France) provide examples of such “composite” faunas: high proportions of Red deer (21 % and 34 % of the total number of identifiable remains of ungulates, respectively), Roe deer (17 % and 14 %) and Reindeer (42 % and 26 %) have been described in the same assemblages. In order to better interpret these no-analog communities, large mammal remains from layers B and C of Grotte XVI are reanalysed here. Taxonomic identifications, taphonomic data (cortical surface states, anthropic marks, evidences of carnivore activity, etc.), season-of-death estimates and bone refits (intra- and inter-layers) are combined and analysed as part of a three-dimensional spatial study of the faunal assemblages.

KEY WORDS

Southwestern France,
Mousterian,
Châtelperronian,
Cervidae,
Cave bear,
paleoecology,
zooarchaeology,
taphonomy.

KEY RESULTS OF THIS STUDY

a) Compared to previous publications on the Grotte XVI fauna, new species identifications show a much smaller proportion of roe deer remains (0.9% and 5%, instead of 17.5% and 14.3%), and, inversely, a higher proportion of Ibex remains (16.6% and 18.8%, instead of 1.9% and 2.2%). It appears that roe deer and ibex NISP counts were inverted in previous publications, therefore artificially increasing the “composite” nature of the mammal communities.

b) Taphonomic analysis highlights that the faunal assemblages of Grotte XVI mix several components; although the bones were partly accumulated by Neanderthal groups, a large proportion of them belong to cave bear and represent periods of intense cave bear denning.

c) Spatial and taphonomic analyses identify what most likely used to be separate bone assemblages (with distinct taxonomic compositions and bone surface states), subsequently mixed by post-depositional disturbances of multiple origins, including cave bear activity and cryoturbation. These processes considerably altered the stratigraphic integrity of the deposits (as evidenced by the three-dimensional spatial distribution of the remains) as well as the artefacts themselves, of which a considerable portion is smoothed and/or trampled (the percentage of these alterations is strongly spatially correlated with the frequency of cave bear remains).

d) It is possible to distinguish parts of the cave where post-depositional mixing and cave bear activity were less intense, notably in the “Coulloir” sector. In the “Coulloir”, three more homogeneous and coherent faunal assemblages can be identified with the succession of, from the bottom of layer C to the summit of layer B, a Reindeer – Ibex fauna, a Red deer dominated assemblage, and, at the top, a higher proportion of Cave bear remains.

e) Consequently, the field denominations “layer B” and “layer C” are poor stratigraphic subdivisions that do not adequately capture the intra-layer variability of the Grotte XVI faunal assemblages.

The results obtained support the hypothesis that the no-analog mammal communities of Grotte XVI do not represent true past species associations (i.e., the “composite” faunas of the site do not document the past existence of no-analog ecosystems), but rather to the combined effect of publication error and intense post-depositional mixing of distinct bone assemblages. This study underlines once again the usefulness, if not the necessity, of a complete taphonomic and spatial analysis that critically revises field stratigraphic units prior to any archaeological or paleo-environmental interpretation.

INTRODUCTION

Dans le Sud-Ouest de la France, les herbivores consommés par les groupes humains au Paléolithique moyen et supérieur ancien sont certes divers (plus d’une dizaine de taxons recensés), mais rarement associés de manière aléatoire. Les analyses menées sur de larges corpus d’associations fauniques (Delpech *et al.* 1983; Discamps *et al.* 2011) ont ainsi pu montrer que certains types d’associations se retrouvent de façon récurrente : les faunes sont souvent soit dominées par le Renne, soit par des associations fauniques « tempérées » où Cerf et Chevreuil sont abondants, soit par le duo Bovinés/Cheval. Dans l’immense majorité des cas, les associations fauniques révèlent une certaine cohérence écologique, avec des taxons qui partagent aujourd’hui des exigences écologiques relativement proches, à tel point qu’un simple déplacement latitudinal ou altitudinal de leurs aires de répartition sous forçage climatique suffirait à expliquer leur cohabitation dans le passé, et donc leur découverte dans les mêmes assemblages (e.g. Renne et Bouquetin; Cerf, Chevreuil et Sanglier; Bovinés, Cheval et Rhinocéros, etc.). Cependant, dans certains sites archéologiques ou paléontologiques, on retrouve parfois des associations que l’on pourrait qualifier de non-analogues, mosaïques ou « composites », qui rassemblent des taxons aux préférences écologiques différentes.

Les périodes de changements climatiques pourraient être particulièrement favorables à l'émergence de communautés non-analogues : la modification des différents facteurs abiotiques (précipitations, ensoleillement, températures, etc.) au cours de ces périodes induit de nouvelles combinaisons des conditions environnementales, auxquelles les espèces animales et végétales répondent de manière variée et individuelle, pouvant conduire à la création d'écosystèmes sans équivalent actuel. Le cas le plus emblématique – et sans doute le mieux documenté – est celui des communautés animales (Amérique du Nord : FAUNMAP Working Group 1996 ; Stafford *et al.* 1999 ; Semken *et al.* 2010) et végétales (Amérique du Nord : Anderson *et al.* 1989 ; Overpeck *et al.* 1992 ; Williams *et al.* 2001 ; Amérique du Sud : Bush *et al.* 2004 ; Béringie : Edwards *et al.* 2005 ; Europe : Huntley 1990) non-analogues de la déglaciation de la fin du Pléistocène.

L'interprétation de ces faunes « composites » ou « non-analogues » est toutefois délicate (Stafford *et al.* 1999 ; Stewart 2005 ; Semken *et al.* 2010 ; Discamps 2011 ; Polly & Eronen 2011 ; Discamps & Royer 2017), et plusieurs hypothèses, mutuellement non-exclusives, peuvent être avancées pour les expliquer :

1) ces faunes « composites » marqueraient la mise en place d'environnements non-analogues (e.g. Guthrie 1982, 1990 ; FAUNMAP Working Group 1996 ; Stafford *et al.* 1999 ; Stewart 2005 ; Semken *et al.* 2010 ; Royer *et al.* 2016). Ces derniers pourraient s'expliquer, par exemple, si les aires de distributions actuelles des espèces ne correspondent pas à leurs extensions maximales possibles (Polly & Eronen 2011), si bien que notre perception de leurs préférences et tolérances écologiques est biaisée ;

2) les associations fauniques « composites » relèvent d'un mélange fortuit dans une même couche de faunes distinctes, soit suite à des processus de remaniements post-dépositionnels, soit parce que le découpage en unités stratigraphiques sur le terrain n'est pas suffisamment précis (Discamps *et al.* 2019) ;

3) dans le cas d'archéofaunes, le caractère « composite » des associations fauniques peut aussi être induit par des comportements anthropiques avec, par exemple, l'apport dans le site de restes de différentes espèces provenant de territoires de chasses éloignés (et donc potentiellement des biotopes variés) et/ou ayant été chassées à des périodes de l'année distinctes (e.g. selon la disponibilité saisonnière de proies migratrices) ;

4) enfin, une partie des restes fauniques peut ne pas avoir été correctement identifiée spécifiquement, ce qui expliquerait des associations peu communes (Polly & Eronen 2011).

Pour pouvoir avancer la première hypothèse, il paraît nécessaire de réfuter les suivantes. Dans cette contribution, nous nous intéressons au cas des associations fauniques composites des couches châtelperroniennes et moustériennes (couches B et C, respectivement) de la Grotte XVI, en Dordogne. Les techniques de fouilles minutieuses employées sur ce site permettent de mener une révision des ensembles fauniques sur la base d'une étude taphonomique, spatiale et archéozoologique, et de questionner ainsi les hypothèses 2 à 4 listées ci-dessus pour l'interprétation de faunes composites non-analogues. Cette étude se propose notamment de porter un regard critique

sur le découpage stratigraphique opéré à la fouille (couches B et C) au travers de l'analyse en trois dimensions de données fauniques spatialisées.

PRÉSENTATION DE LA GROTTTE XVI

LOCALISATION ET HISTORIQUE DES RECHERCHES

La Grotte XVI (Cénac-et-Saint-Julien, Dordogne) fait partie des 22 cavités s'ouvrant aux pieds de la falaise du Conte, vaste massif calcaire surplombant la confluence entre le Céou et la Dordogne (Fig. 1A). D'une profondeur d'environ 25 m, la cavité se compose d'une chambre principale (d'orientation OSO/ENE) suivie d'un couloir menant vers une galerie terminale (d'orientation ONO/ESE ; Fig. 1B).

Les premiers travaux démarrent en 1982 par une série de sondages effectués sous la responsabilité de J.-Ph. Rigaud et J. Simek, qui révèlent l'existence d'une longue séquence couvrant le Paléolithique moyen et supérieur. Ces résultats positifs les conduisent, à partir de l'année 1983 et jusqu'en 2002, à y entreprendre des fouilles systématiques (Rigaud *et al.* 1995). Au cours de ces vingt années de terrain, de nombreuses couches moustériennes (C à I), ainsi que des couches châtelperronienne (B), aurignaciennes (Ab et Abb), gravettienne (Abc), solutréenne (As) et magdalénienne (0 ou Oa) seront mises au jour. Pauvres en mobilier archéologique, les couches inférieures E, F, G, H et I (Moustérien à débitage Levallois), n'ont que très peu été fouillées (environ 9 m² ; Rigaud *et al.* 1995). Les fouilles se concentreront essentiellement sur les ensembles supérieurs A, B et C, dont l'emprise concerne une partie importante de la salle principale et du couloir intermédiaire, soit les tranchées H, I, J, K et une partie des tranchées L et M (Fig. 1B). La couche magdalénienne Oa (ou 0), riche en matériel archéologique, n'a été identifiée que dans le fond de la salle principale et dans le couloir qui fait la jonction avec la galerie terminale.

Les couches B et C, qui font l'objet de cette étude, ont été fouillées sur une surface d'environ 60 m². À la fouille, consigne était donnée de coordonner en trois dimensions tous les objets de plus de 1 cm (y compris les restes fauniques indéterminables), et le sédiment était tamisé à l'eau (maille de 2 mm). Ces techniques de fouilles constituent un enregistrement idéal pour les analyses spatiales telles que celle tentée ici : en effet, dans le corpus étudié, 94 % des vestiges osseux de plus de 2 cm saisis dans la base de données ont été coordonnés à la fouille (Annexe 1).

GÉOLOGIE, INDUSTRIES LITHIQUES ET DATATIONS NUMÉRIQUES

D'un point de vue géologique, les couches A, B et C peuvent être rattachées à la même entité lithostratigraphique (unité IV), constituée par une série de lithofaciès qui se relaient latéralement. Un faciès de ruissellement est décrit vers l'entrée de la cavité, et un éboulis vers le fond de la salle principale, près de la paroi nord. Dans tout le reste de la cavité, le dépôt résulte principalement de l'action conjointe du ruissellement et de l'éboulisation des parois, ayant conduit à la

formation d'un diamicton dont les éléments les plus grossiers comprennent des fragments de calcaire (principalement) et de spéléothèmes (plus rares), suspendus dans une matrice de sables limono-argileux brune à brune-jaune incluant des grains de quartz et de phosphate, des fragments osseux et des micas (Kervazo & Texier 2010). Postérieurement à leurs dépôts, les couches A, B, C, ont été déformées par d'importants phénomènes de cryoturbation liés à la fonte d'un pergélisol, probablement au cours du Tardiglaciaire (Kervazo & Texier 2010); particulièrement visibles au niveau du foyer polyphasé de la couche C (Fig. 1C), ces événements ont sans doute eu un impact sur l'agencement des éléments qui composent toute la séquence.

Selon J.-Ph. Rigaud (comm. pers.), le sédiment des couches B et C était à la fouille relativement homogène, avec seulement quelques variations de couleur. D'abord identifiées à l'entrée de la grotte (carrés de la travée 6) sur la base de critères géologiques, les couches B et C sont devenues plus difficiles à distinguer avec la progression de la fouille vers le fond de la cavité. La distinction en deux couches a ainsi, par la suite, principalement été opérée d'après les industries lithiques, avec à la base une industrie moustérienne avec une production Levallois et bifaciale (couche C), et au sommet (dans les 10-15 cm supérieurs) des éléments d'une production laminaire (réduite) et quelques pointes de Châtelperron (couche B). Ainsi, les couches B et C ont été dissociées, tout en soulignant qu'elles ne correspondaient pas nécessairement à deux entités sédimentaires distinctes. Leurs épaisseurs respectives varient selon les secteurs, de 1 à 30 cm pour la couche C et de 10 à 15 cm pour la couche B.

L'association dans la couche B de pointes typiques du Châtelperronien à des «souvenirs moustériens» (pièces possédant des «*typological and technological traits that are clearly Mousterian*», cf. Lucas *et al.* 2003) a conduit certains auteurs (Soressi 2002; Lucas *et al.* 2003) à utiliser la Grotte XVI pour appuyer la thèse d'une filiation entre les industries du Moustérien de tradition acheuléenne et du Châtelperronien (Bordes 1972; Pelegriin 1995; Soressi 2002; Pelegriin & Soressi 2007). De nouvelles données ont depuis permis de fortement remettre en question le bien-fondé de cette filiation supposée (Bachelierie 2011; Bordes & Teyssandier 2011; Jaubert *et al.* 2011; Gravina & Discamps 2015; Gravina *et al.* 2018). Trois datations radiocarbone (GifA-95581 : 35 000 ± 1200, AA-2997 : 38 100 ± 1670, AA-2674 : > 39 800) placent les dépôts de la couche B autour de 37-46 ka cal. BP, mais la fiabilité de telles datations (AMS sans ultrafiltration) dans un contexte paléolithique supérieur ancien, en limite de méthode, peut être remise en question (Higham 2011).

La couche C sous-jacente a fait l'objet d'une série de six datations par thermoluminescence (sur sédiments chauffés; Guibert *et al.* 1999), dont les mesures s'échelonnent entre 58 800 ± 5200 BP et 69 900 ± 4600 BP, pour une moyenne pondérée de 64 600 ± 3100 BP. L'industrie lithique qui la compose avait donné lieu à son attribution au MTA-B (Rigaud *et al.* 1995; Soressi 2002), techno-complexe de la fin du Moustérien dont l'existence comme entité cohérente a été depuis remise en cause (Gravina & Discamps 2015). D'une

épaisseur centimétrique vers l'entrée de la cavité, la couche C atteint une puissance maximale de 30 cm au centre de la salle, où se trouve une vaste aire de combustion (surface estimée : 30 m²; Rigaud *et al.* 1995) subdivisée en trois sous-ensembles superposés : un membre inférieur constitué de sables limoneux bruns, un membre moyen constitué de nombreuses lentilles de couleurs vives (e.g. brun sombre, brun jaune, rouge) et séparé en deux par un sol pédologique, et enfin, un membre supérieur – le plus riche en vestiges archéologiques – constitué de sables limoneux brun sombre. L'empilement lenticulaire de sédiments aux couleurs vives et aux limites nettes qui compose la structure de combustion a conduit à ce qu'elle soit interprétée comme polyphasée et polycyclique; elle résulterait de plusieurs occupations moustériennes (Rigaud *et al.* 1995). Malgré leur intérêt, les membres inférieurs et moyens de ces structures de combustion ne pourront qu'être peu discutés dans le cadre de cette contribution car ils sont trop pauvres en matériel osseux.

DES ASSOCIATIONS FAUNIQUES «COMPOSITES»?

La faune des différentes couches du gisement a fait l'objet d'une première étude de la part de D. K. Grayson et F. Delpéch (Grayson & Delpéch 2001, 2003; Grayson *et al.* 2001). Au cours de leurs travaux, les deux auteurs notent l'abondance de restes d'Ours des Cavernes au sein des couches inférieures B et C, mais leurs analyses se concentreront surtout sur les restes d'herbivores. Leurs travaux mettront notamment en évidence l'augmentation progressive du Renne tout au long de la séquence (du Moustérien vers le Magdalénien), au détriment de la diversité des autres espèces, souvent plus «tempérées» (Annexe 2). Ces changements ont été interprétés comme résultant d'une détérioration graduelle des conditions climatiques estivales jusqu'à l'époque magdalénienne.

Une autre particularité des couches B et C tient de leur composition taxinomique. En effet, en plus de sembler très diversifiés, les spectres fauniques des couches B et C se caractérisent par des associations d'espèces dont le signal environnemental apparaît hétérogène : certaines de ces espèces sont connues pour vivre aujourd'hui dans des écosystèmes distincts. En particulier, les couches B et C ont toutes deux livré de fortes proportions de Cerf (21 % et 34 % des restes d'Ongulés, respectivement), de Chevreuil (17 % et 14 %) et de Renne (42 % et 26 %). À l'heure actuelle, les préférences écologiques du Cerf et du Chevreuil diffèrent en partie de celles du Renne : ce dernier fréquente généralement les environnements froids et (sub)arctiques de la taïga et de la toundra, tandis que le Cerf et le Chevreuil préfèrent les forêts et prairies plus tempérées d'Europe et d'Asie (Geist 1998). Ces trois cervidés sont cependant également connus pour leur grande plasticité écologique et, pour ce qui est du Renne, pour procéder parfois à de grandes migrations saisonnières sur plusieurs milliers de kilomètres (Fancy *et al.* 1989). Par ailleurs, si leurs distributions géographiques actuelles ne se chevauchent que peu, leurs enveloppes écologiques sont hautement compatibles (Polly & Eronen 2011), ce qui aurait pu leur permettre de cohabiter par le passé, de manière saisonnière ou annuelle.

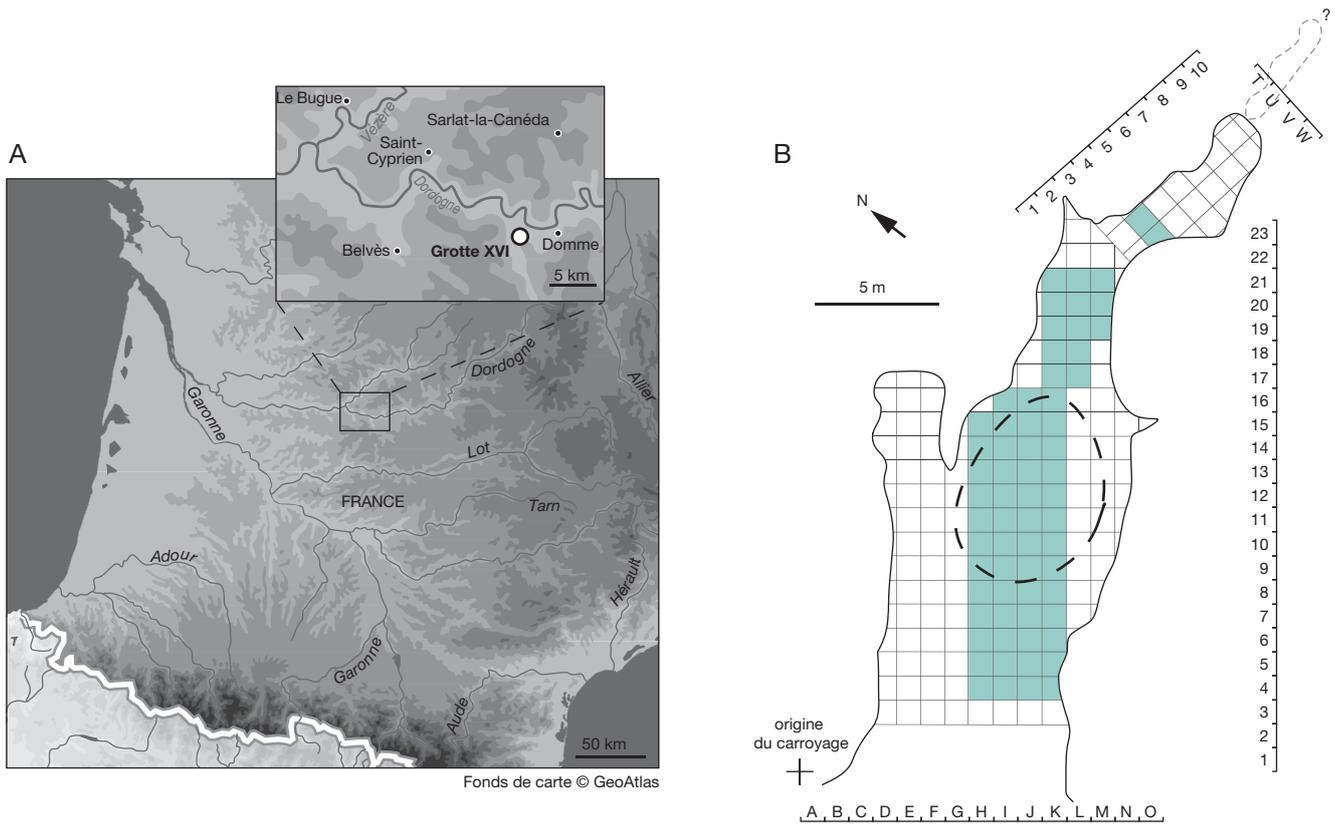


FIG. 1. — **A**, Localisation du site de la Grotte XVI; **B**, plan général de la cavité avec le carroyage mis en place à la fouille (relevé numérisé d'après Rigaud *et al.* 1995) avec en **bleu** l'emprise des fouilles des couches B et C et en **pointillés** les limites hypothétiques du foyer polyphasé de la couche C; **C**, cliché des involutions en coupe du foyer de la couche C (photographie J.-Ph. Rigaud).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL ANALYSÉ

L'ensemble des vestiges fauniques récoltés dans les couches B et C a été observé, en intégrant à l'analyse l'intégralité des pièces coordonnées (n = 4704) et les restes de grande faune issus des refus de tamis qui ont été considérés à l'étude comme déterminables spécifiquement (n = 1147). Les restes de grande faune (herbivores et grands carnivores) ont fait l'objet d'une analyse complète incluant déterminations anatomique et spécifique ainsi que des observations taphonomiques. Les vestiges coordonnés de petits vertébrés (petits carnivores, lagomorphes, oiseaux, etc.), par ailleurs très abondants, ont été isolés, décomptés et, pour la grande majorité d'entre eux, saisis comme « PVERT » dans la base de données sans détermination spécifique poussée : leur importance dans la collection faunique de la Grotte XVI mériterait une étude à part entière. Les restes de poissons (environ 1200 dans la couche B, environ 300 dans la couche C) n'ont pas été analysés dans le cadre de cette étude (se reporter à Danger 2013).

Lors de l'étude au musée national de Préhistoire des Eyzies, C. Dancette s'est chargé de la détermination et de l'analyse de l'ensemble des restes conservés dans les bacs marqués « couche C », alors qu'E. Discamps s'est occupé des bacs annotés « couche B ». Ce matériel a fait l'objet d'une vérification des erreurs de classements et d'attributions stratigraphiques, puis de recherche et de traitement des pièces « doublons », tel que détaillé en annexe (Annexes 3 ; 4). Au total, 5810 restes sont considérés ci-après pour l'analyse des couches B et C de la Grotte XVI, dont 4667 pièces coordonnées et 1143 pièces extraites des refus de tamis.

MÉTHODES D'ANALYSE

Les déterminations anatomiques et spécifiques ont été réalisées à l'aide de la collection de comparaison du musée national de Préhistoire des Eyzies. Ces déterminations (taxon, élément, portion, latéralisation, etc.) ont été renseignées dans une base de données commune, au côté de champs sur : l'âge au décès (fusion des épiphyses et aspect de la corticale), la taille des pièces (classes centimétriques selon la longueur), les éventuels remontages, le type de fracturation (Villa & Mahieu 1991), le stade de combustion (Stiner *et al.* 1995 ; Costamagno *et al.* 2009), les données taphonomiques issues de l'observation des surfaces corticales, la couleur principale, etc.

Pour l'étude taphonomique, les restes déterminés spécifiquement, l'ensemble des indéterminés de plus de 3 cm de long, et un échantillon aléatoire de 77 % des restes indéterminés de moins de 3 cm de long ont été observés sous lumière rasante avec une loupe $\times 10$ ou $\times 30$ (et une binoculaire lorsque cela était nécessaire) : les différentes atteintes taphonomiques naturelles, traces anthropiques et stigmates d'action des carnivores ont été enregistrées. Pour ces pièces, la lisibilité des surfaces corticales a également été codifiée en quatre classes selon le pourcentage de surface jugée correctement préservée (0-25 %, 25-50 %, 50-75 %, 75-100 %). Les variables taphonomiques enregistrées incluent : exfoliation, délitement, fissures longitudinales, abrasion, dépôts noirs (« manganèse »),

traces de racines en dépôts ou en creusement, cupules de dissolution, altération chimique, concrétions, stries de piétinement. Certaines de ces variables ont plusieurs modalités (e.g. en fonction de la surface corticale affectée pour les dépôts noirs et les concrétions : $< 1/3$ de la surface totale, entre $1/2$ et $2/3$, ou $> 2/3$). Comme rappelé ci-dessous dans les tableaux de résultats, certaines variables ne sont pas enregistrées sur les restes dentaires (e.g. exfoliation) et/ou sur les restes carbonisés/calcinés (e.g. dépôts noirs). De plus amples informations sur les définitions adoptées sont disponibles dans le manuel du logiciel TIPZOO (Discamps 2021 ; disponible en ligne sur <http://tipzoo.cnrs.fr>). Si nous avons apporté beaucoup de soin à l'établissement de critères communs pour l'enregistrement des altérations taphonomiques, un biais inter-observateur ne peut être exclu (cf. Discussion ci-dessous).

Afin de compléter les analyses spatiales, une recherche systématique de remontages anatomiques et raccords de cassure a été réalisée en intra- et inter-couches en prenant en compte les restes post-crâniens déterminables spécifiquement, les restes post-crâniens déterminés par classes de taille pour lesquels la détermination anatomique précise était possible, et une partie des restes dentaires déterminés spécifiquement (les dents déciduales d'Ours ont été exclues de ces tests).

L'analyse des données a été réalisée en utilisant principalement les logiciels R (scripts TIPZOO-R et le package FactoMineR pour l'AFC de la Figure 4) et PAST (Hammer *et al.* 2001) pour les traitements statistiques, DataDesk (Data Description Inc.) et QGIS (QGIS Association, <http://www.qgis.org>) pour l'étude spatiale. En plus de multiples projections spatiales selon les trois axes, des vues 3D ont été créées en utilisant le plug-in Qgis2threejs (2.5) du logiciel QGIS et sont mises à disposition en Annexe 12. Pour certaines figures présentant des pourcentages de restes, des intervalles de confiance à 95 % ont été calculés en utilisant la fonction BinomCI du package R DescTools, selon la méthode de Wilson.

La recherche d'indices de saisonnalité s'est basée sur les calendriers d'éruption et d'usure dentaire d'espèces analogues actuelles ; plusieurs référentiels ont été sollicités (pour le Bouquetin : Couturier 1962 ; pour le Cerf : Riglet 1977 ; Habermehl 1985 ; pour le Renne : Miller 1974 ; pour le Sanglier : Lemoine *et al.* 2014). Les indices obtenus ont ensuite été confrontés aux données éthologiques des différents taxons concernés (Couturier 1962 ; Dauphiné Jr 1976 ; Geist 1998).

ABRÉVIATIONS

DP	molaires déciduales ;
NR	nombre de restes ;
NRDt	nombre de restes déterminés total.

RÉSULTATS : OBSERVATIONS SUR LE MATÉRIEL

COMPOSITION TAXINOMIQUE

La macrofaune des couches B et C de la Grotte XVI (Tableau 1) est dominée par les grands Carnivores (n = 982, soit 56,9 % du NRDt), suivi de près des Herbivores (n = 744, soit 43,1 %). Les grands Carnivores apparaissent plus abondants en base de séquence (59,5 % du NRDt dans la couche C contre 47,6 %

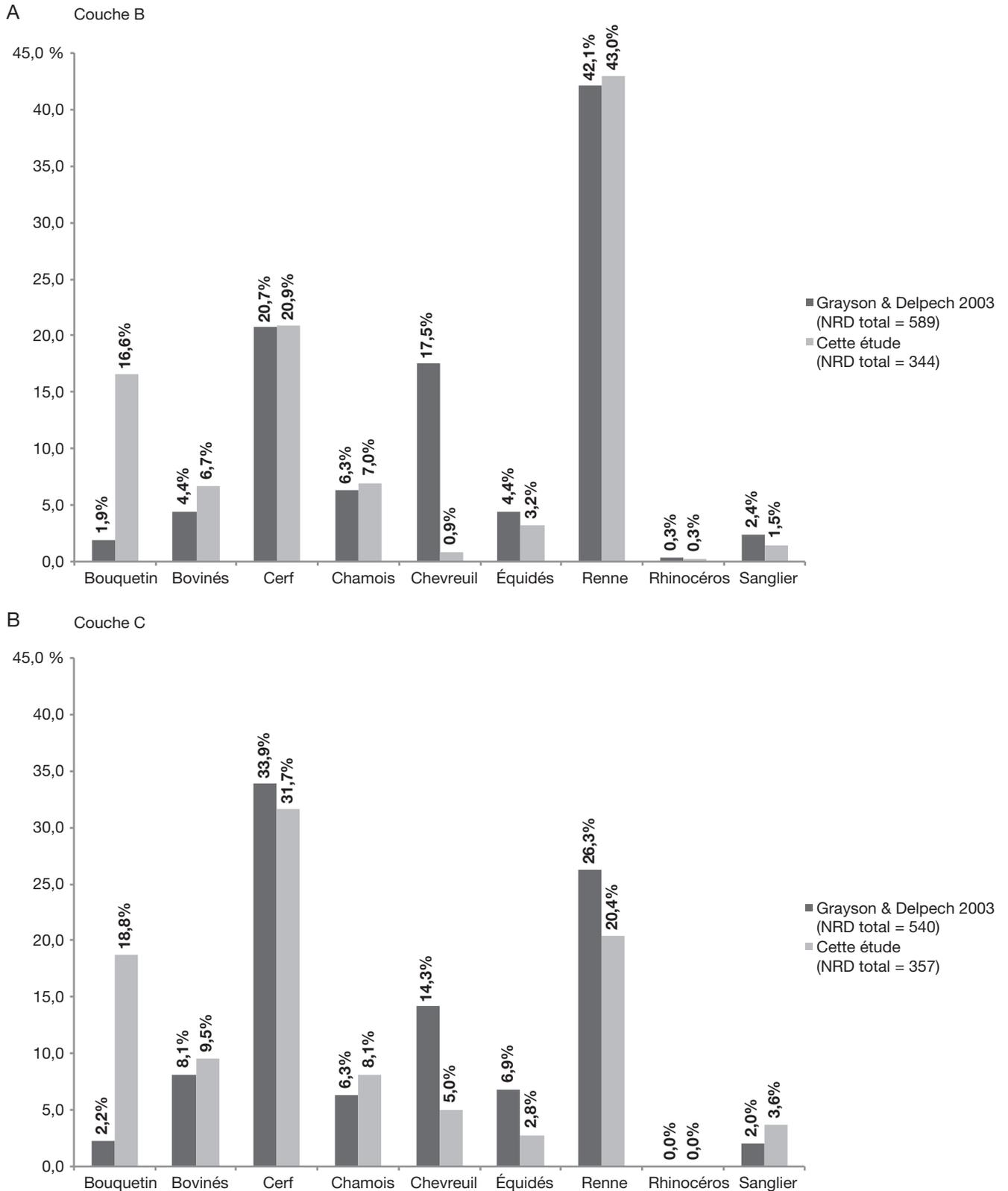


FIG. 2. — Comparaison entre les pourcentages d'herbivores (%NR, proboscidiens exclus) obtenus dans le cadre de cette étude (en **gris clair**) et ceux de la publication de Grayson & Delpech (2003, en **gris foncé**).

TABLEAU 1. — Liste faunique quantifiée (en nombre de restes) des couches B et C de la Grotte XVI (cette étude).

Taxon	B	B?	B/C	C	C?	Total B	Total C	Total
Bouquetin	56	1	5	67	–	57	67	129
Bovins	23	–	1	34	–	23	34	58
Cerf	69	3	9	112	1	72	113	194
Chamois	24	–	9	28	1	24	29	62
Chevreuril	3	–	–	18	–	3	18	21
Équidés	10	1	1	10	–	11	10	22
Proboscidiens	2	–	1	1	–	2	1	4
Renne	147	1	8	70	3	148	73	229
Rhinocéros	1	–	–	–	–	1	0	1
Sanglier	5	–	6	13	–	5	13	24
Total Herbivores	340	6	40	353	5	346	358	744
Félin indéterminé	1	–	–	–	–	1	0	1
Hyène	1	–	–	5	–	1	5	6
Loup	7	1	–	16	–	8	16	24
Ours	274	30	142	501	4	304	505	951
Total grands Carnivores	283	31	142	522	4	314	526	982
Castor	9	–	1	2	–	9	2	12
Chat	–	–	2	7	–	0	7	9
Hominidé	1	–	–	–	–	1	0	1
Petits vertébrés non déterminés	429	31	29	144	1	460	145	634
Vulpinés	–	–	3	27	–	0	27	30
Total autres	439	31	35	180	1	470	181	686
Indéterminés taille 1	117	3	12	229	4	120	233	365
Indéterminés taille 1/2	163	5	–	3	–	168	3	171
Indéterminés taille 2	258	8	4	171	3	266	174	444
Indéterminés taille 2/3	152	2	–	3	–	154	3	157
Indéterminés taille 3	28	–	–	85	6	28	91	119
Indéterminés taille 3/4	82	1	–	–	–	83	0	83
Indéterminés taille 4	4	–	–	27	1	4	28	32
Indéterminés taille 4/5	2	–	–	–	–	2	0	2
Indéterminés taille 5	1	–	–	–	–	1	0	1
Indéterminés	961	44	18	990	11	1005	1001	2024
Total indéterminés	1768	63	34	1508	25	1831	1533	3398
Total	2830	131	251	2563	35	2961	2598	5810

dans la couche B). Les restes de petits vertébrés coordonnés (oiseaux, lagomorphes, petits carnivores dont Chat, Mustélidés et Vulpinés, hérissons, Castor, taupes, etc.) sont par ailleurs très abondants : simplement décomptés dans le Tableau 1, ils n'ont pas systématiquement fait l'objet d'une détermination poussée lors de notre analyse (n = 634 restes de petits vertébrés non déterminés, cf. Matériel et méthodes).

Dans les couches B et C, l'Ours domine nettement les restes de grand Carnivores (96,8 %). Le spectre faunique des Herbivores est plus diversifié, avec une part importante (mais variable selon les couches) de Bouquetin, de Bovins, de Cerf, de Chamois et de Renne.

La Figure 2 compare les proportions des herbivores obtenues dans le cadre de cette étude, avec celles précédemment publiées par Grayson & Delpéch (2003). Il n'y a aucune différence dans les espèces présentes en fonction des couches entre les deux études. Pour tous les taxons autres que Bouquetin et Chevreuril, les pourcentages ne diffèrent que très peu (différences inférieures à 3 %, sauf pour le Renne de la couche C avec une différence de 5,8 %). Pour le Bouquetin et le Chevreuril, les différences sont de l'ordre de 15 %, ce qui est bien plus problématique : alors que le Chevreuril est une espèce rare dans notre étude et que le Bouquetin est fréquent, c'est exactement l'inverse

dans la publication de Grayson & Delpéch (2003). À l'issue de plusieurs échanges avec ces auteurs, nous avons pu déterminer l'origine de cette disparité : il s'agit vraisemblablement d'une erreur dans leur publication princeps, à savoir que les décomptes de Chevreuril et de Bouquetin ont été intervertis.

ALTÉRATIONS TAPHONOMIQUES NATURELLES

Le Tableau 2 rapporte les pourcentages de pièces altérées par couche. D'une manière générale, de nombreux agents taphonomiques naturels semblent à l'œuvre à la Grotte XVI : les traces d'activité racinaire, de météorisation (fissurations, exfoliation), de concrétionnement, mais aussi d'abrasion et de piétinement sont abondantes.

En effet, il est à noter qu'une quantité importante de fragments osseux porte des traces d'altération dues au charriage des ossements (25,1 % d'éroulés par abrasion ; 26,6 % de stries de piétinement), témoin de leur frottement répété contre des éléments plus ou moins abrasifs (e.g. sédiments, animaux fouisseurs, cf. Koby 1953). Certaines des pièces possèdent de plus des morphologies particulières avec des arêtes – voire des surfaces entières – intensément éroulées et polies (abrasion « forte », n = 241), jusqu'à adopter la morphologie d'une « savonnette » (Fig. 3).

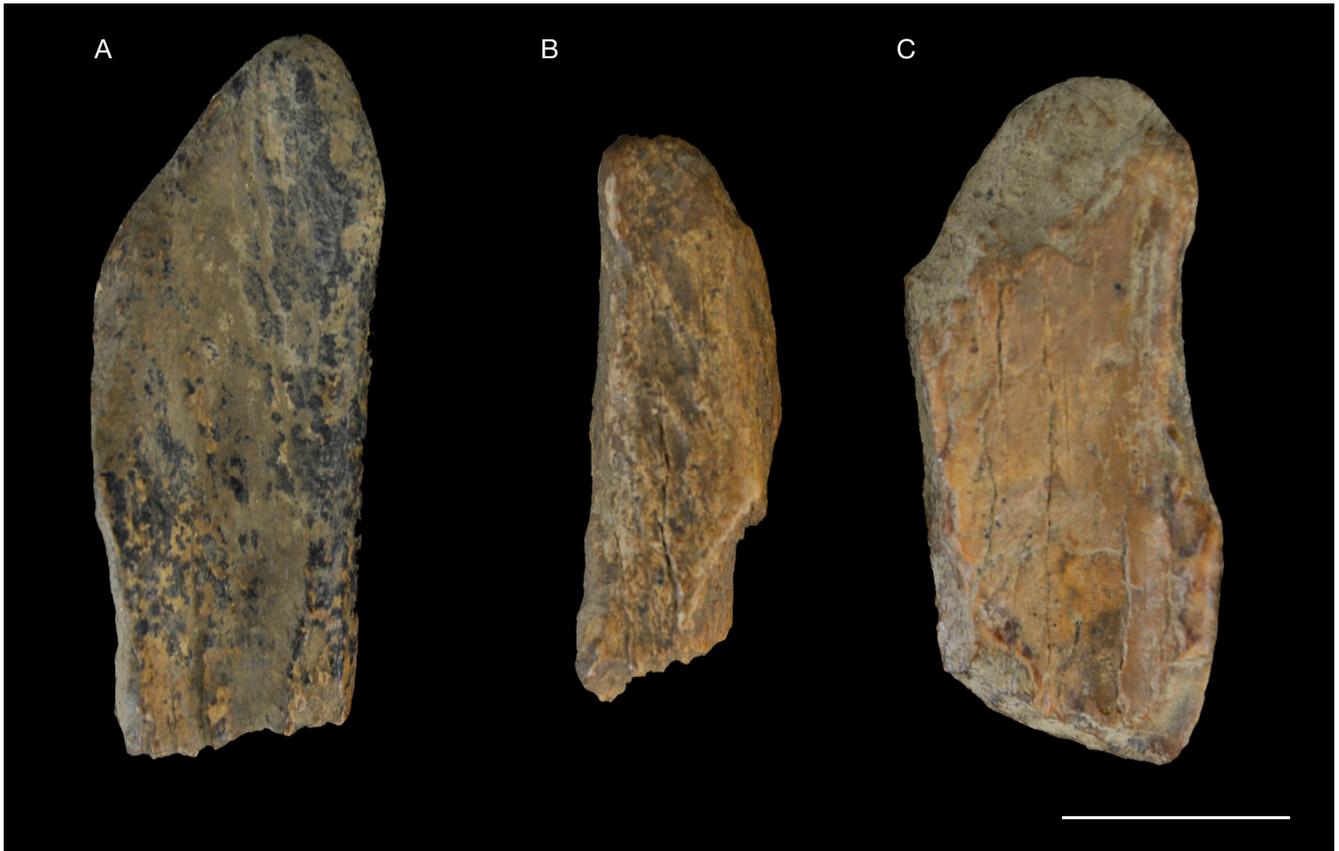


FIG. 3. — A-C, Exemples de fragments de diaphyses d'os longs fortement émoussés (couche C). Certains de leurs bords sont polis et brillants; des cassures postérieures au charriage sont visibles (A, B, bords dentelés). Échelle : 1 cm.

En terme de variabilité inter-couches, trois grands groupes d'altérations se démarquent (Annexe 5) :

- celles qui sont plus fréquentes dans la couche B (dépôts noirs couvrant entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{2}{3}$ de la surface, altération chimique) ;
- celles plus fréquentes dans la couche C (dépôts noirs de moins d' $\frac{1}{3}$ de la surface, traces de racines en dépôts, abrasion, cupules de dissolution de petite taille, fissures, concrétions, stries de piétinement) ;
- celles qui ne montrent que peu de différences entre les couches B et C (délitement important, cupules de dissolution de grande taille, concrétionnement $> \frac{2}{3}$ de la surface), ou qui sont seulement légèrement plus abondantes dans la couche C (exfoliation, traces de racines en creux, délitement léger, dépôts noirs de plus de $\frac{2}{3}$ de la surface).

Plusieurs types d'altérations fortes du matériel osseux (concrétion, abrasion, piétinement) sont plus marqués dans la couche C (Annexe 5A). Cette observation se retrouve également lorsque la lisibilité des surfaces est comparée entre couches (Annexe 5B) : les pièces de la couche C sont plus altérées (seulement 30,3 % des pièces très bien préservées, contre 68,7 % des pièces dans la couche B).

Une partie des différences de pourcentages d'altérations taphonomiques entre couches pourrait cependant être due à des problèmes de comparaison des données entre observateurs : en effet, si les critères analytiques ont été établis de concert et sont donc identiques, les pièces de la couche B ont été enreg-

istrées par E.D. et celles de la couche C par C.D. ; on ne peut donc pas évacuer un éventuel biais inter-observateur. Il est à ce titre intéressant de confronter la variabilité inter-couches à celle perceptible au sein de chaque couche. En effet, aux différences inter-couches se superpose une variabilité intra-couche des états de surfaces extrêmement importante, supérieure à celle perceptible entre couches, et qui ne peut s'expliquer par un éventuel biais inter-observateur.

L'une des meilleures illustrations de cette variabilité intra-couche est la couleur ou patine des ossements : si de petites différences entre couches existent (Fig. 4A), la variabilité au sein de chaque couche est encore plus frappante (Fig. 5). Dans un même ensemble sont présents des ossements de couleurs très diverses, et d'états d'altérations infiniment variables, occupant tout le spectre des possibles (de très bien préservé à extrêmement altéré). Si l'importante extension du secteur de fouille (environ 60 m²) peut expliquer en partie ces différences (cf. infra, Analyse spatiale), de fortes différences sont également perceptibles au sein d'un même carré. Une telle variabilité des états de surfaces est très nettement supérieure à ce que nous avons pu observer dans d'autres gisements moustériens de la région tels que Le Moustier (Gravina & Discamps 2015 ; Discamps & Lemeur 2019), Combe-Grenal (Discamps & Faivre 2017) ou Roc de Marsal (Castel *et al.* 2017).

Par ailleurs, un fait intéressant réside dans les différences de patine entre taxons. Des similitudes ont été observées dans

TABLEAU 2. — Pourcentages de restes affectés (%NR) par des altérations taphonomiques naturelles. *, les dents sont exclues des décomptes; °, les restes carbonisés et calcinés sont exclus.

	B	B/C	C	Total
Ntotal observés	2025	188	2443	4656
Ntotal observés pour **	1773	60	1767	3600
Exfoliation*°	16,5 %	11,7 %	21,1 %	18,7 %
Défillement	0,8 %	0,0 %	3,5 %	2,1 %
dont léger	0,3 %	0,0 %	2,4 %	1,3 %
dont important	0,5 %	0,0 %	1,1 %	0,8 %
Fissures*°	25,4 %	10,0 %	34,5 %	29,6 %
dont légères*°	18,8 %	8,3 %	23,5 %	21,0 %
dont profondes*°	6,5 %	1,7 %	10,9 %	8,6 %
Abrasion (émoussé)	17,4 %	8,6 %	32,6 %	25,1 %
dont légère	15,4 %	7,5 %	24,5 %	19,9 %
dont forte	2,1 %	1,1 %	8,1 %	5,2 %
Dépôts noirs*°	93,6 %	96,7 %	92,5 %	93,1 %
< 1/3 de la surface*°	44,8 %	70,0 %	55,9 %	50,7 %
1/3 à 2/3 de la surface*°	44,0 %	21,7 %	29,6 %	36,5 %
> 2/3 de la surface*°	4,8 %	5,0 %	6,9 %	5,8 %
Racines (dépôts)°	3,5 %	7,4 %	10,2 %	7,2 %
Racines (creusement)	3,2 %	2,7 %	5,3 %	4,3 %
Cupules	5,1 %	5,3 %	14,7 %	10,1 %
dont petites	1,9 %	4,3 %	13,3 %	8,0 %
dont grandes	3,1 %	1,1 %	1,4 %	2,1 %
Altération chimique	21,6 %	2,7 %	4,8 %	12,0 %
Concrétions	4,1 %	12,8 %	27,9 %	17,0 %
< 1/3 de la surface	2,1 %	10,1 %	22,3 %	13,0 %
1/3 à 2/3 de la surface	1,9 %	2,1 %	4,6 %	3,3 %
> 2/3 de la surface	0,1 %	0,5 %	1,1 %	0,6 %
Stries de piétinement	19,8 %	14,9 %	33,1 %	26,6 %

TABLEAU 3. — Pourcentages de restes (%NR) présentant des atteintes taphonomiques renseignant sur les agents accumulateurs (ensemble des pièces).

	B	B/C	C	Total
Ntotal	2025	188	2443	4656
Stries de découpe	6,6%	0,0%	3,1%	4,4%
Stries de raclage	0,3%	0,5%	0,1%	0,2%
Industrie osseuse (retouchoirs et autres)	0,2%	0,0%	0,0%	0,1%
Brûlés	2,0%	0,0%	2,5%	2,2%
Traces de percussion/fracturation	4,1%	0,5%	4,3%	4,1%
Traces de carnivores (hors digérés)	2,0%	0,5%	0,7%	1,3%
Digérés	4,5%	5,9%	2,7%	3,6%

la couleur des ossements de certains taxons entre les couches B et C, permettant de s'affranchir dans une certaine mesure du biais inter-observateur. En effet, une analyse statistique des données (Fig. 4B) révèle que si la couleur des os de cerfs diffère d'une couche à l'autre (plutôt beige pour la couche B et brun/beige pour la couche C) – ce qui peut s'expliquer par une différence inter-observateur ou inter-couche –, les ossements d'Ours sont majoritairement bruns et s'opposent à ceux majoritairement beige/gris du Renne, et ce quelle que soit la couche observée.

En effet, la confrontation des différences inter-couches d'une part, et intra-couches d'autre part, est d'autant plus informative lorsque les données sont analysées par espèce. En prenant les taxons principaux du site (ceux avec un NR observable > 40 dans les deux couches), deux tendances se dégagent (Fig. 6) :

– pour certaines des variables qui montraient des différences entre couches (les dépôts racinaires, les cupules et l'attaque chimique), ces différences persistent lorsque les données sont séparées par taxons : la variable « couche » semble expliquer, plus que le taxon, l'état taphonomique ;

– par contre, pour plusieurs autres atteintes, la variable taxon semble essentielle. Les restes d'Ours se distinguent des autres taxons : les concrétions sont plus rares (surtout en couche C), tout comme les fissures longitudinales (surtout en couche C) et les traces d'abrasion (surtout en couche B), alors que les stries de piétinement sont plus fréquentes (en couche C). Les dépôts noirs montrent également des différences inter-taxons, notamment dans la couche B : les dépôts peu couvrants (< 1/3 de la surface) sont plus fréquents sur les restes d'Ours, à l'inverse des restes de Renne (majoritairement > 1/3 de la surface), le Cerf occupant une place intermédiaire entre ces deux taxons.

Les distinctions inter-taxons sont des plus intéressantes, car elles ne peuvent être expliquées par les différences inter-observateurs ; dans les deux couches, on peut noter des indices d'une plus faible altération des restes d'Ours par rapport à ceux d'Herbivores, pointant potentiellement vers une histoire taphonomique différente. Les différences inter-taxons dans les états de surface sont cependant toujours délicate à interpréter (notamment, par exemple, si l'on considère la plus forte proportion d'ossements de fœtus pour l'Ours comparativement aux Herbivores, cf. infra).

AGENTS ACCUMULATEURS

Les agents à l'origine de l'accumulation des vestiges osseux varient peu selon les couches. L'observation des surfaces corticales (par couche cf. Tableau 3, par espèce cf. Tableau 4) et des pans de fractures (Annexe 6) montrent que :

– les vestiges fauniques sont fortement fragmentés, quel que soit le taxon, avec une moyenne de seulement 2,6 % d'ossements complets ou sub-complets dans la couche B et de 4,3 % dans la couche C ;

– les restes d'Herbivores semblent avoir été principalement accumulés par les humains (environ 5 à 15 % de stries de découpe selon les espèces, auxquelles s'ajoutent traces de percussion et ossements brûlés), avec une petite contribution des carnivores (traces de dents et os digérés), par ailleurs rares si l'on exclut l'Ours (cf. Tableau 1). Les fractures, majoritairement réalisées sur os frais (> 75 % des fractures, Annexe 6), couplées aux traces de percussion, indiquent une extraction de la moelle osseuse par les humains.

À l'inverse, aucun reste d'Ours ne présente de marque d'action anthropique et très peu d'entre eux portent des traces de carnivores ; par ailleurs, leurs os longs sont rarement fracturés sur os frais (Annexe 6). De plus, les vestiges d'ours sont abondants, que ce soit sous la forme de dents déciduales (plus de 70 % des dents d'Ours : 180/249 dans la couche B, 328/421 dans la couche C ; dont beaucoup présentent des marques de résorption dentaire indicatives de dents de chute) ou de restes de fœtus (plus de 60 % des ossements d'Ours : 35/55 dans la couche B, 37/60 dans la couche C), indiquant une accumulation par mortalité naturelle suite à l'utilisation de la cavité comme tanière d'Ours.

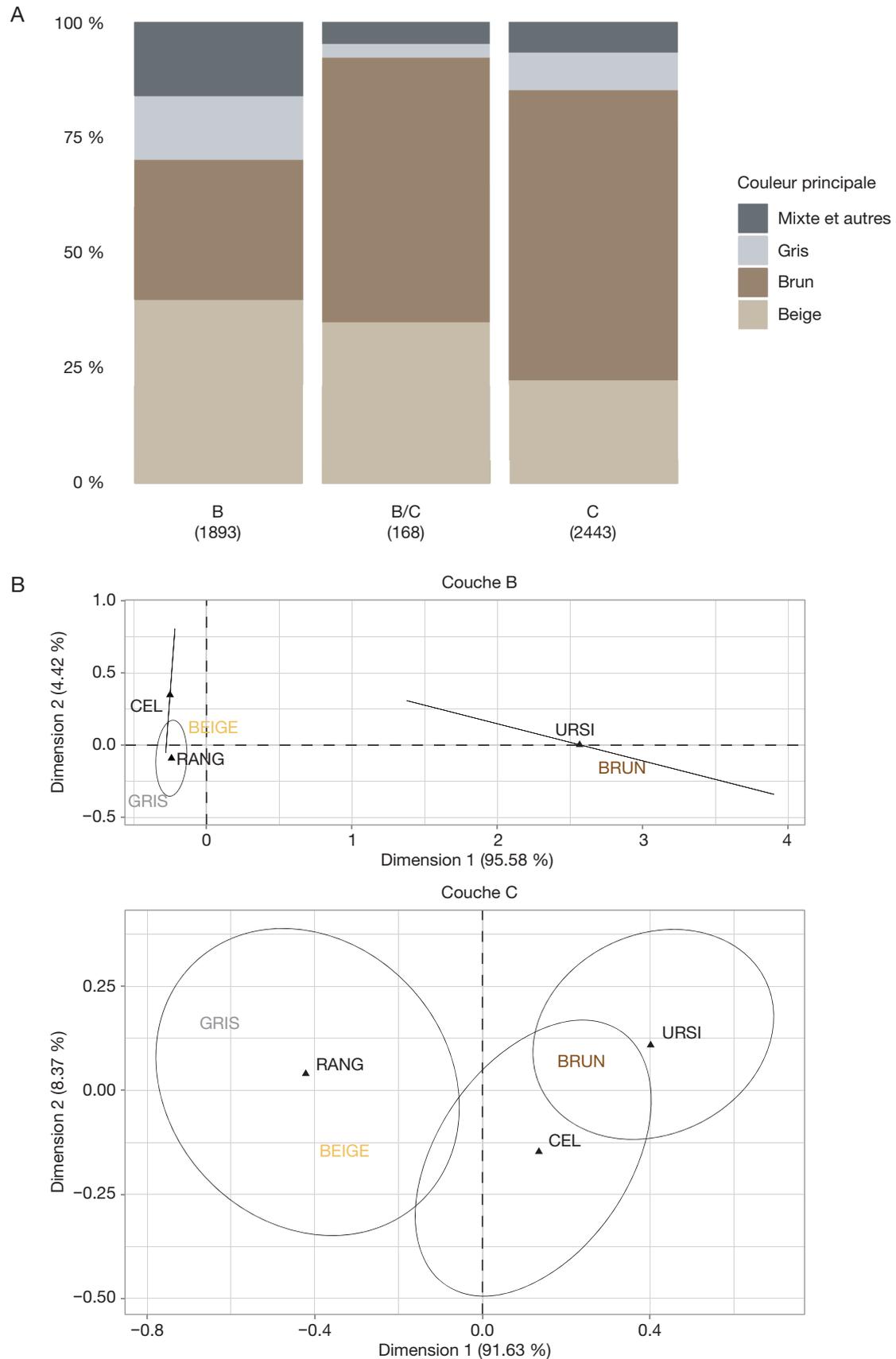


FIG. 4. — **A**, Proportion des restes en fonction de leurs couleurs, par couche (%NR; restes brûlés exclus). Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre total de pièces observées par couche; **B**, analyse factorielle des correspondances (AFC) croisant la variable couleur aux principaux taxons des couches B et C (restes dentaires, fœtus et os brûlés exclus). Abréviations : **CEL**, cerf; **RANG**, renne; **URSI**, ours.



FIG. 5. — Photographies d'un échantillon aléatoire d'ossements provenant de la couche B, illustrant la grande variabilité de couleurs et d'états de surfaces. Échelle : 1 cm.

TABLEAU 4. — Pourcentages de restes (%NR) présentant des atteintes taphonomiques renseignant sur les agents accumulateurs, pour les quatre espèces principales (NRD > 50 dans chaque couche).

	Bouquetin		Cerf		Renne		Ours	
	B	C	B	C	B	C	B	C
Ntotal	57	67	72	113	148	73	177	505
Stries de découpe	5,4 %	4,5 %	7,1 %	5,3 %	14,7 %	13,7 %	-	-
Stries de raclage	-	-	-	-	0,7 %	-	-	-
Brûlés	-	-	-	0,9 %	-	1,4 %	-	-
Traces de percussion/fracturation	-	3,0 %	5,6 %	4,4 %	9,5 %	23,3 %	-	-
Traces de carnivores (hors digérés)	-	1,5 %	1,4 %	-	4,7 %	-	0,6 %	0,8 %
Digérés	1,8 %	3,0 %	4,2 %	2,7 %	4,1 %	4,1 %	-	0,6 %

DONNÉES DE SAISONNALITÉ

Peu d'indices de saisonnalité ont été obtenus, et ceux-ci ne concernent que trois taxons (Bouquetin, Cerf, et Renne). Pour la couche B, quatre déciduales inférieures droites non usées (deux DP2, une DP3, une DP4) d'au moins deux cerfs âgés de trois mois ou moins, et deux DP4 inférieures droites en tout début d'usure (hauteurs de couronnes de 13 et 13,5 mm) de bouquetins de moins d'un mois permettent

d'envisager des abattages au cours de la bonne saison. Pour le Renne, les données sont moins précises : deux DP4 inférieures droites très usées (hauteurs de couronnes inférieures à 4 mm) permettent d'envisager l'abattage d'individus âgés d'environ 17 à 27 mois. Pour ce qui est de la couche C, un bourgeon de DP3 inférieure appartenant à un cerf âgé de moins de quatre mois indique également un abattage au cours de la bonne saison. Tous les herbivores ayant fourni

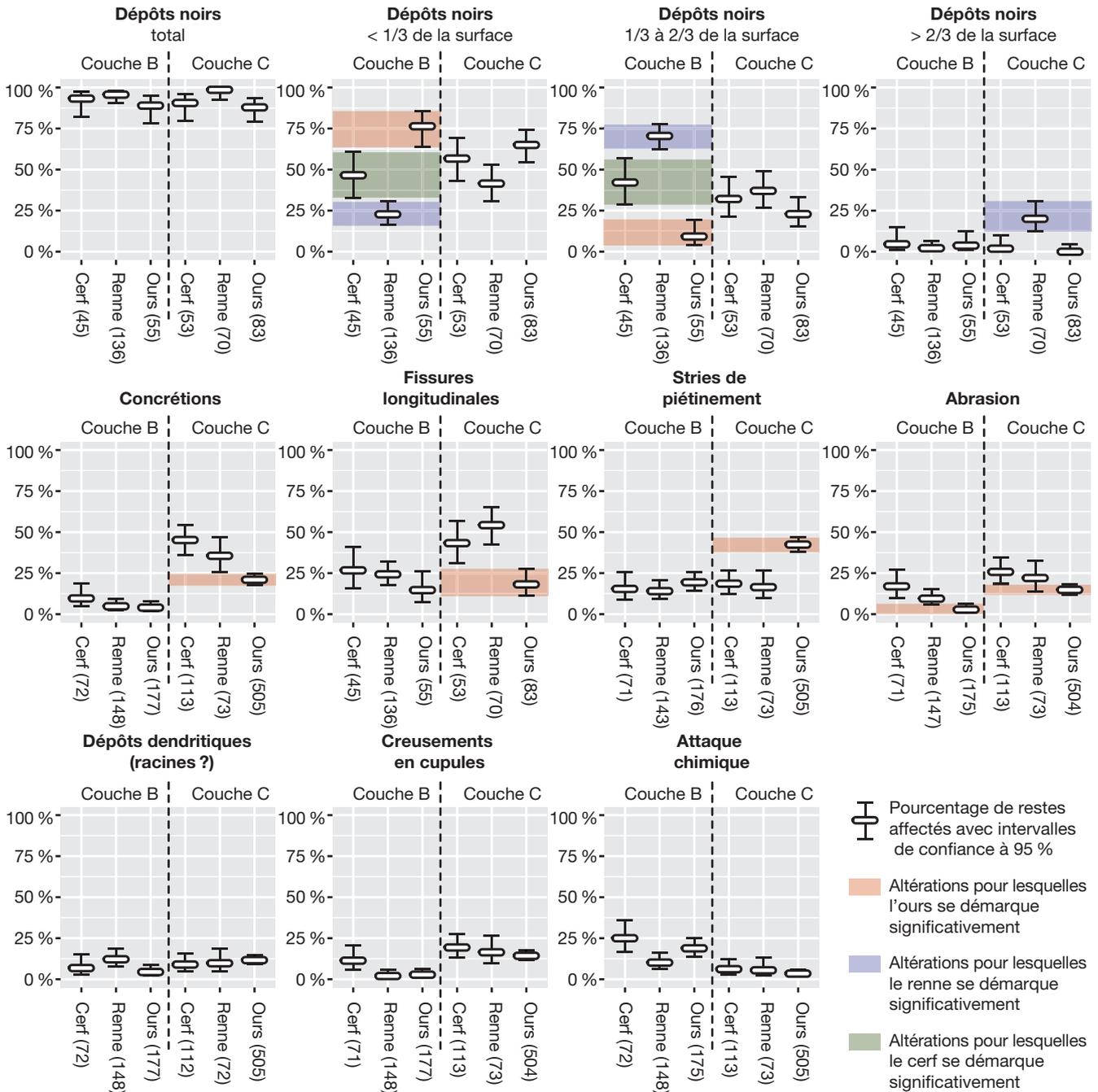


FIG. 6. — Pourcentages de restes affectés (%NR, avec intervalles de confiance à 95 %) par couche et par taxon, pour les altérations taphonomiques naturelles qui présentent des différences inter-couches statistiquement significatives. Les bandes transparentes de couleur (rouges, bleues ou vertes) soulignent les altérations pour lesquelles il existe des différences statistiquement significatives entre taxons au sein d'une même couche. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre total de pièces observées.

des indices de saisonnalité ont donc *a priori* été abattus au cours de la bonne saison.

Plusieurs dents de Sanglier (couche B : un germe de DP3 supérieure d'un sanglier âgé d'environ 1 mois; couche C : une DP3 supérieure et un bourgeon de P4 supérieure appartenant à deux sangliers respectivement âgés de moins d'un mois et de 1 à 5 mois) sont compatibles avec des abattages d'herbivores au cours de la bonne saison, mais la saisonnalité de mise-bas des sangliers est complexe à appréhender pour le Pléistocène

(elles peuvent en effet s'étaler sur toute l'année dans certains environnements; Duncan 1974; Aumaitre *et al.* 1982).

Les données de saisonnalité de l'Ours ne sont ici pas considérées. Une analyse détaillée des dents déciduales d'Ours de la couche C (Dancette 2019) a permis de proposer une occupation de la cavité par ce carnivore tout au long de l'année, mais de fortes réserves sont à conserver : l'Ours des cavernes ayant disparu, l'interprétation ne peut reposer que sur des analogies actualistes avec des espèces proches.

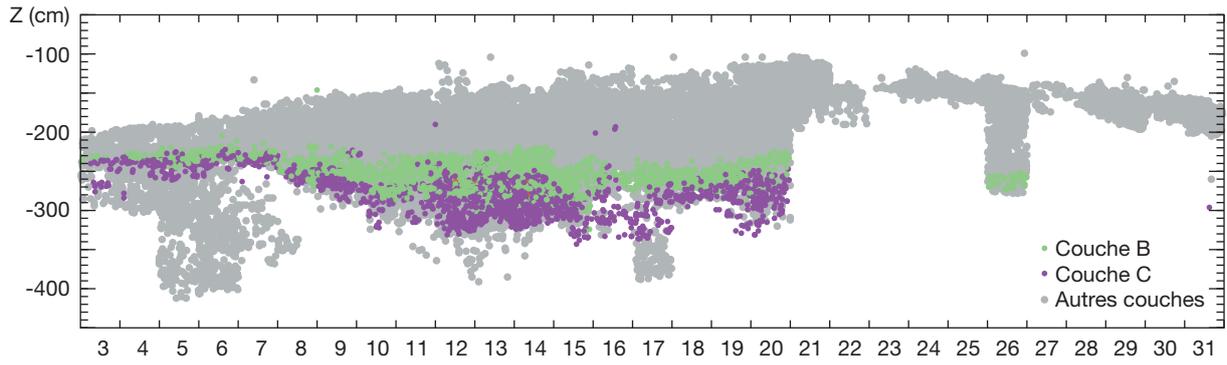


FIG. 7. — Projection sagittale (YZ) totale (sur toute l'épaisseur de projection) de l'ensemble des restes osseux coordonnés à la Grotte XVI.

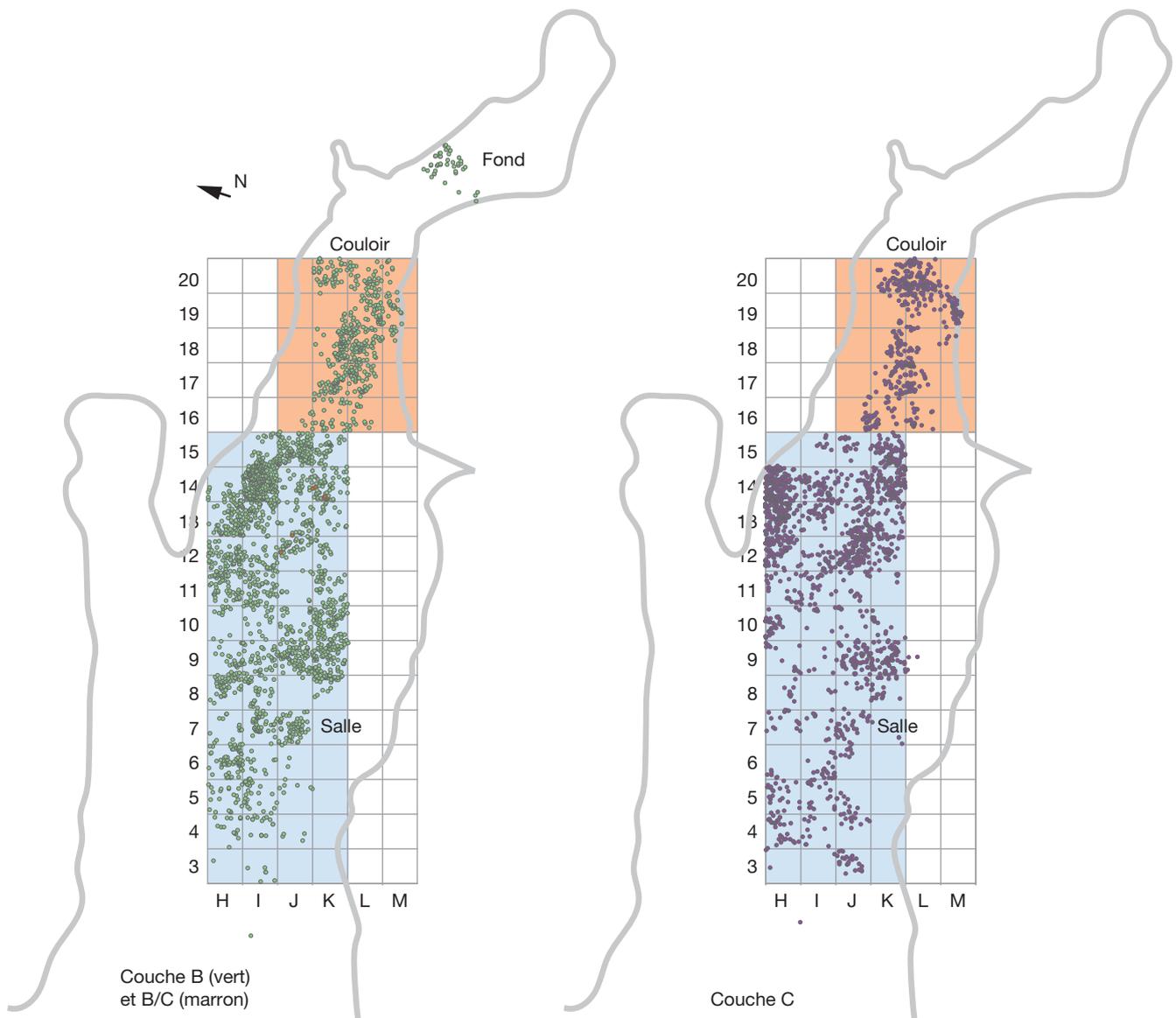


FIG. 8. — Projections zénithales (XY) des restes osseux coordonnés, par couche. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

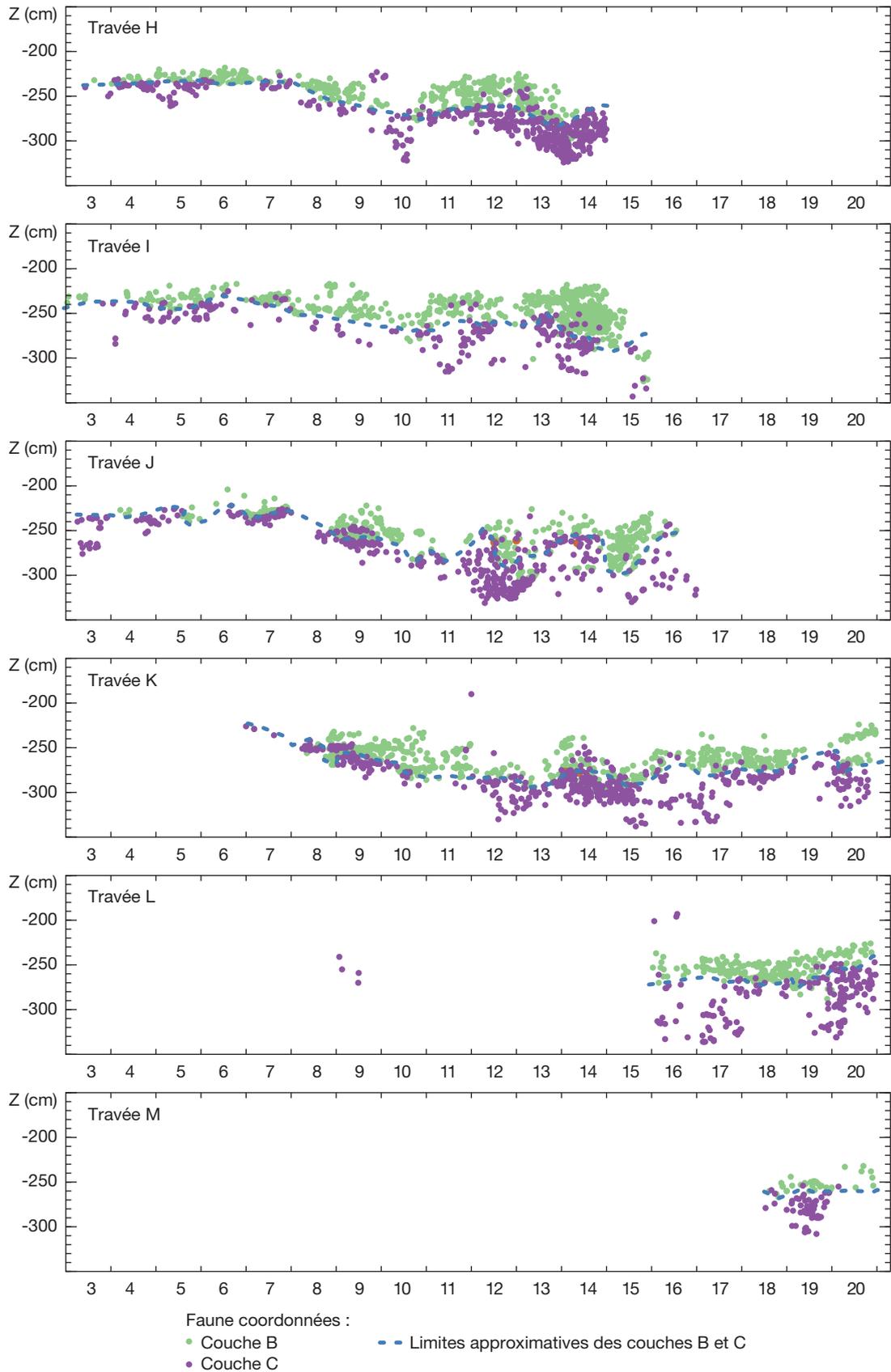


FIG. 9. — Projections sagittales (YZ) des restes osseux coordonnés par couche, par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

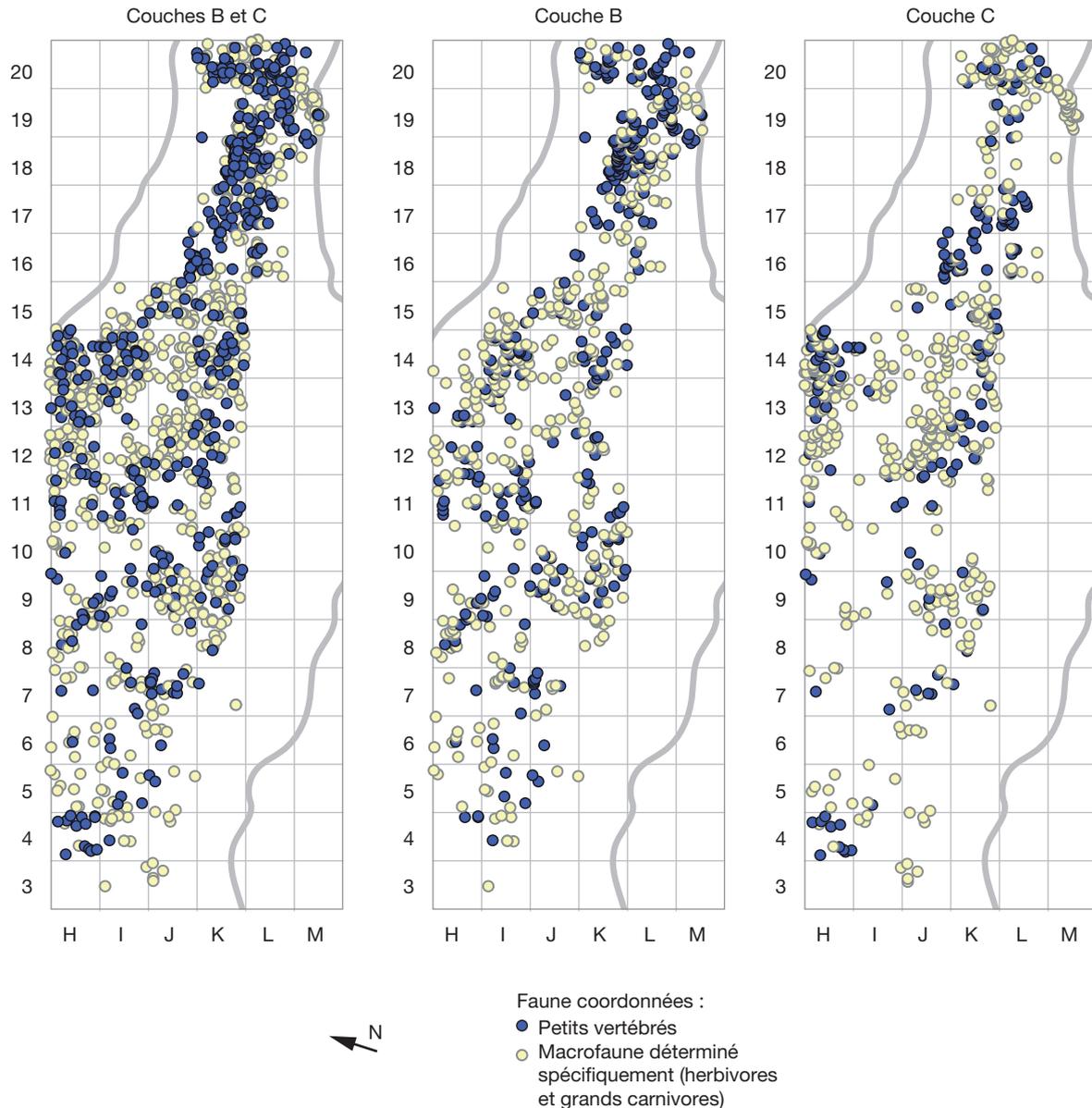


Fig. 10. — Projections zénithales (XY) des restes de petits vertébrés (restes coordonnés uniquement). Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12 ; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

RÉSULTATS : ANALYSE TAPHONOMIQUE ET SPATIALE

Les données sur les états de surfaces et les agents accumulateurs montrent l'existence potentielle d'assemblages osseux différents dans les couches B et C, une hypothèse qu'il est intéressant d'explorer spatialement.

ORGANISATION GÉNÉRALE DES NAPPES DE VESTIGES

La répartition générale des restes fauniques coordonnés dans les couches B et C (Figs 7 ; 8) montrent qu'ils se concentrent dans les secteurs Salle et Couloir de la Grotte XVI, sur une surface totale d'environ 60 m². Quelques restes de la couche B ont été coordonnés dans le fond de la grotte, mais étant donné leur faible nombre et leur déconnexion

spatiale du reste des dépôts (Fig. 7), nous avons décidé de les exclure des analyses spatiales suivantes.

Des concentrations de restes sont visibles sur les projections zénithales (Fig. 8), dans la couche B comme C, avec des nappes de vestiges en « bandes » d'axe ouest-est (e.g. H12-H13, I14, J15, etc. en diagonale jusqu'à L-M20) et des zones de plus faible densité les séparant, probablement parce que ces espaces étaient occupés par des zones de combustion ou des pierres (e.g. en H10, I10, J11, K12). Ces vides sont encore plus apparents lorsque l'on observe la répartition 3D des restes selon leur taille (Annexe 12, https://ediscamps.github.io/GXVI/layers_size.html) : par exemple, un large « dôme » vide est visible à la base de la couche C autour des carrés I12-I13 (Fig. 9 ; Annexe 12) qui pourrait correspondre à de gros blocs d'effondrement (tels que ceux visibles sur la Figure 1C).

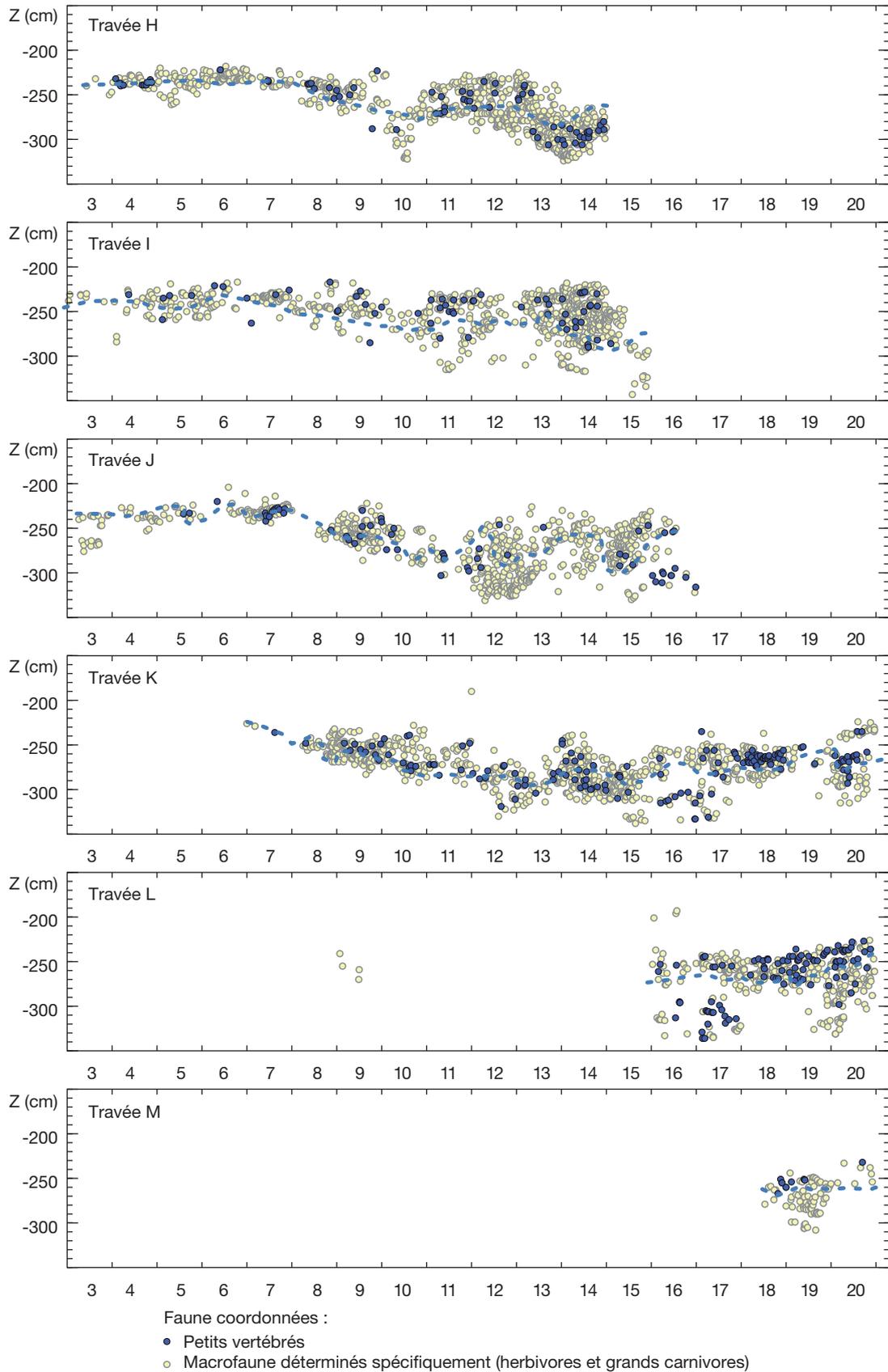


FIG. 11. — Projections sagittales (YZ) des restes de petits vertébrés, par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

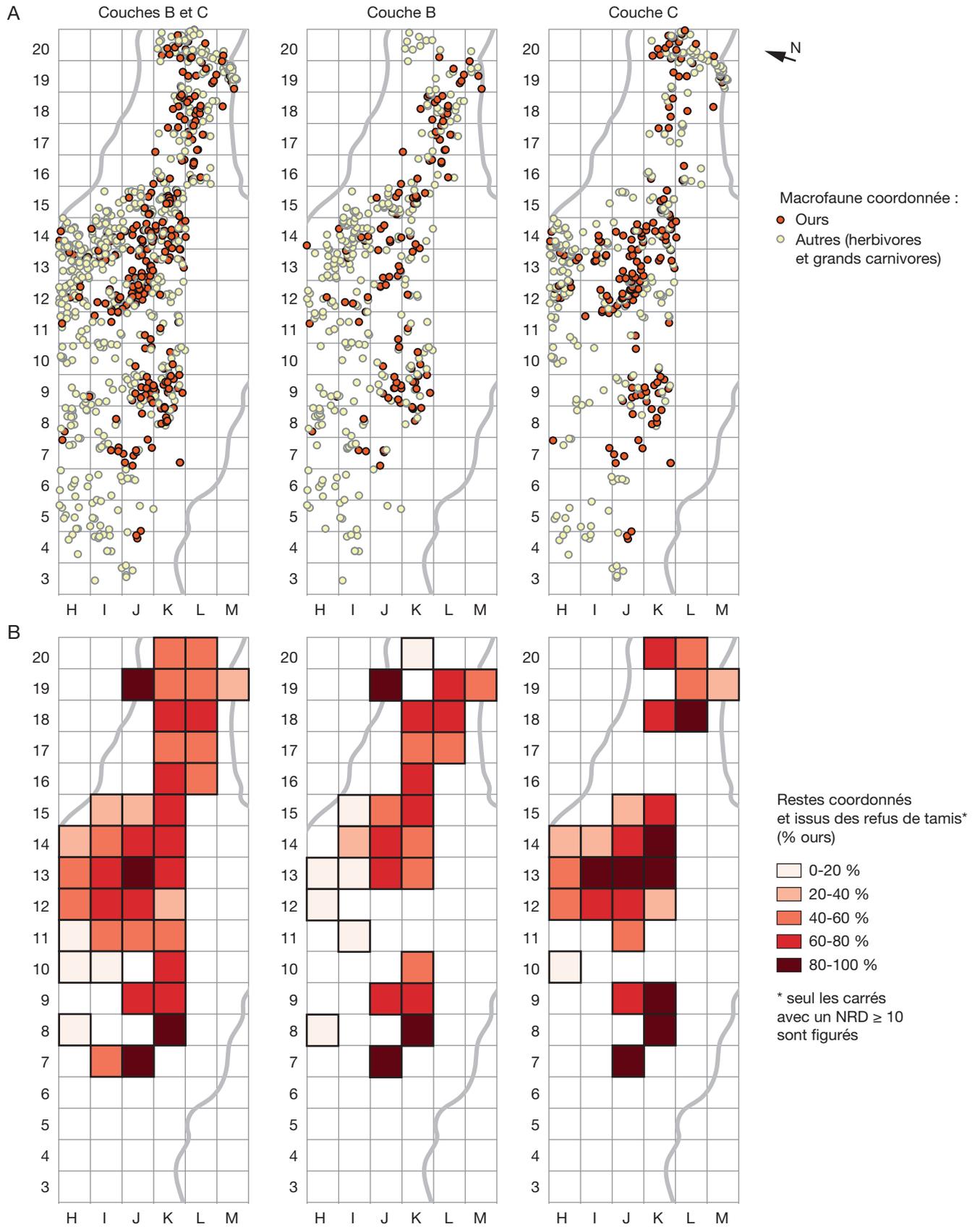


FIG. 12. — Projections zénithales (XY) des restes d'ours coordonnés (A), et pourcentages des restes d'ours par rapport aux restes de grande faune par carré (B, restes coordonnés et issus des refus de tamis). B, seul les carrés avec un nombre de restes de grande faune supérieur à dix sont figurés. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12 ; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

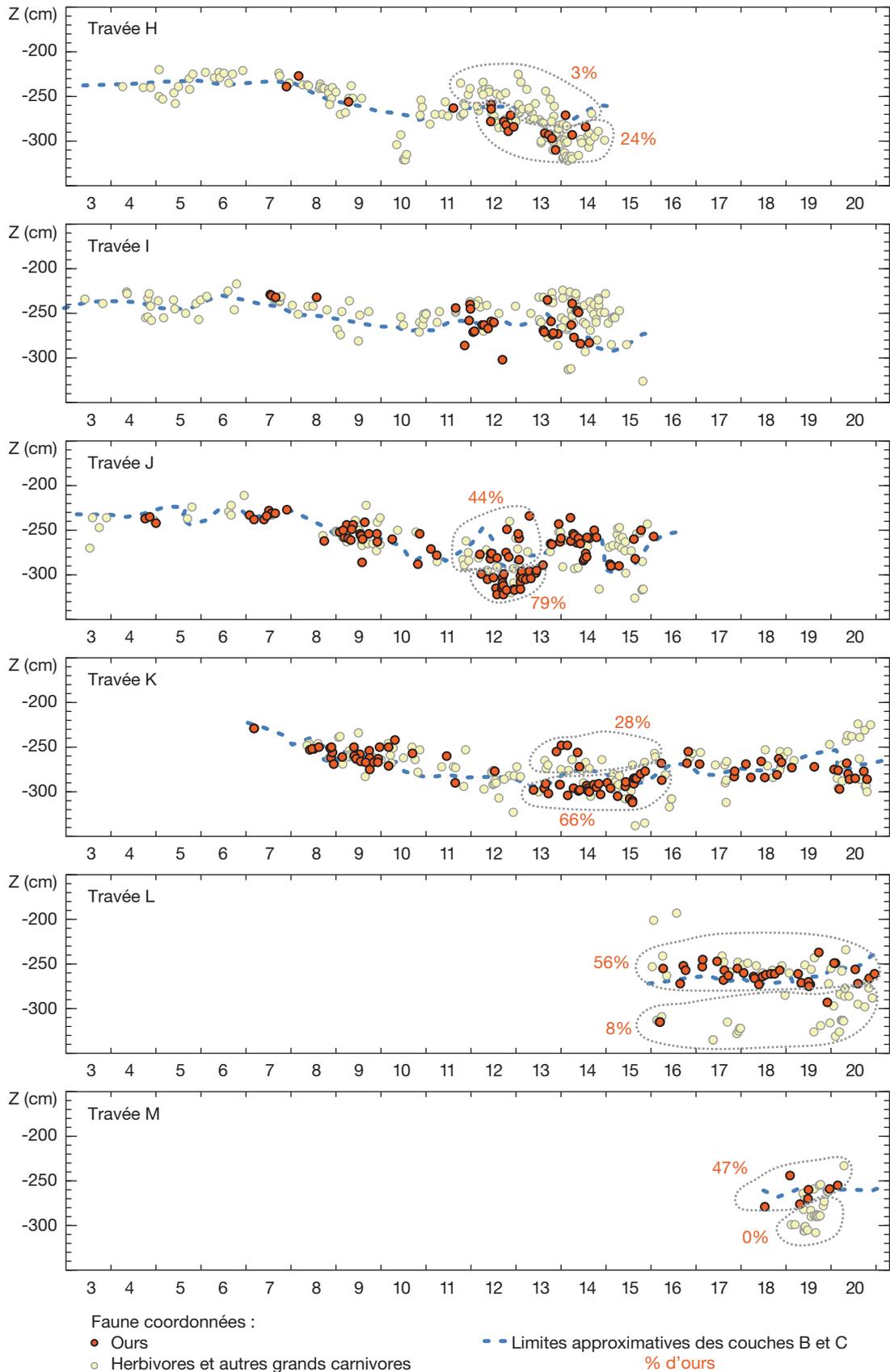


FIG. 13. — Projections sagittales (YZ) des restes d'ours, par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Les ellipses pointillées soulignent les zones où organisation stratigraphique semble exister, avec, en chiffres rouges, la proportion d'ours (%NR). Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12 ; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

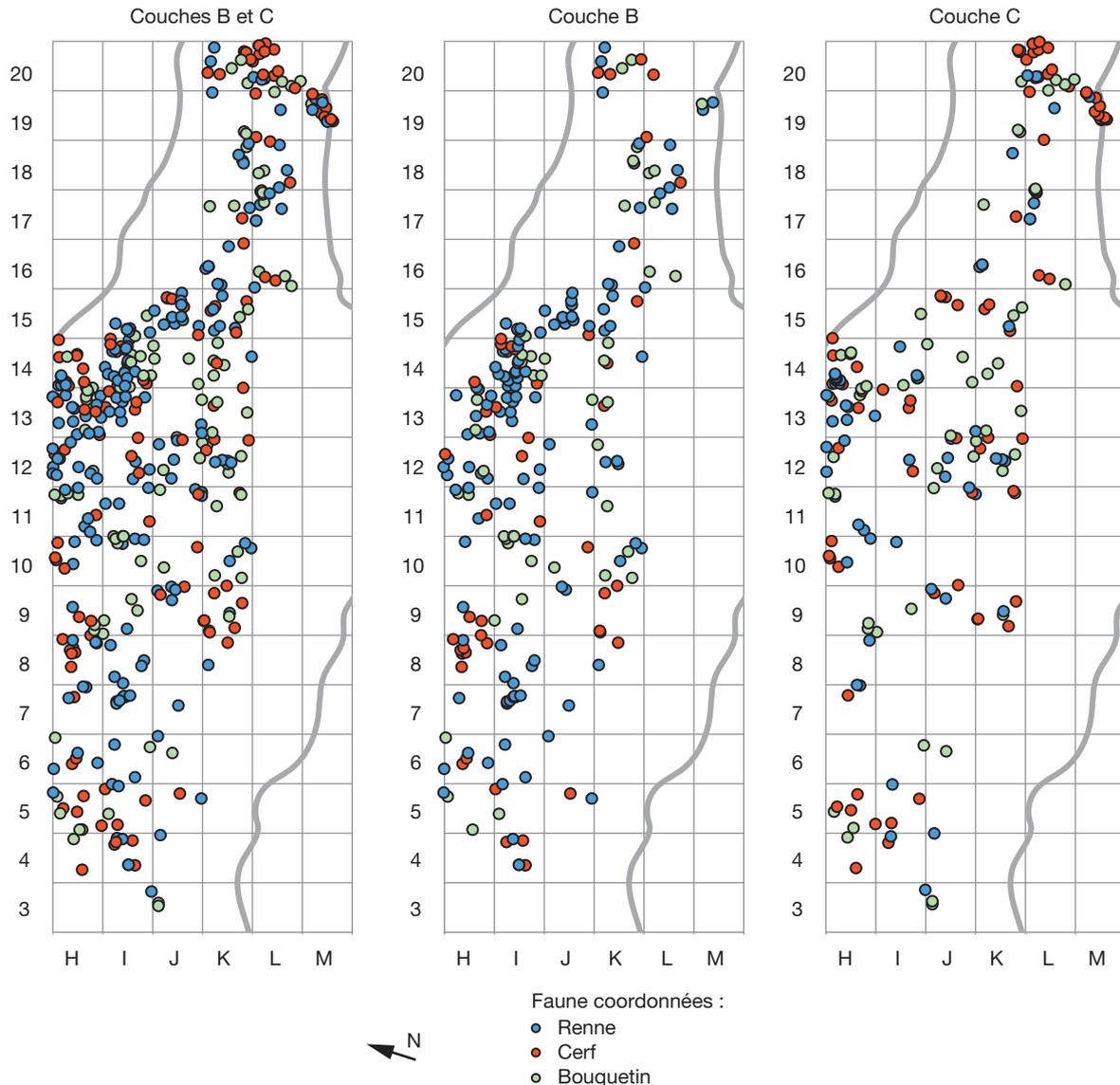


FIG. 14. — Projections zénithales (XY) des restes coordonnés de renne, cerf et bouquetin. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12; <https://ediscamps.github.io/GXVI/>).

Des plis pincés « dont le cœur est généralement occupé par un bloc calcaire à disposition verticale » ont été identifiés par l'étude géoarchéologique (Kervazo & Texier 2010), mais ces structures semblent de taille inférieure à celles identifiables sur les projections. Ces dernières pourraient constituer un nouvel indice de déformation par cryoturbation des dépôts.

La géométrie des nappes de vestiges est très complexe, telle que la Figure 9 le montre. En coupe sagittale, les limites de couches montrent un effet de « vagues », particulièrement visible sur les tranchées J et K, ce qui pourrait constituer un témoin supplémentaire des involutions du secteur central de la salle principale. Ainsi, la limite entre les couches B et C telle que reconnue à la fouille est très variable en altitude, ce qui complexifie l'analyse spatiale et impose un grand nombre de projections, à des épaisseurs de projection différentes. Dans le cadre de notre étude spatiale, nous avons systématiquement réalisé des projections fines (avec une

épaisseur de projection de 50 cm ou moins) dans les trois plans (XY, XZ et YZ), ainsi que des projections après rotation à 45° (pour suivre l'axe des « plis ») : il n'est pas possible de rapporter l'ensemble de ces documents ici, et seules les projections amenant à interprétation sont donc figurées (en plus des vues 3D disponibles dans l'Annexe 12).

RÉPARTITION SPATIALE DES ESPÈCES

Les restes de petits vertébrés (Castor, Chat, Vulpinois, Lagomorphes et autres) coordonnés à la fouille se répartissent sur l'ensemble du secteur de fouilles (Fig. 10), avec une concentration légèrement plus importante dans le secteur Couloir (notamment pour la couche B). En projections sagittales (Fig. 11), il semblerait que les petits vertébrés soient un peu plus abondants en sommet de stratigraphie (soit dans la couche B) mais cela est surtout évident dans le Couloir (travées 16 à 20) plutôt que dans le secteur Salle (travées 3 à 15).

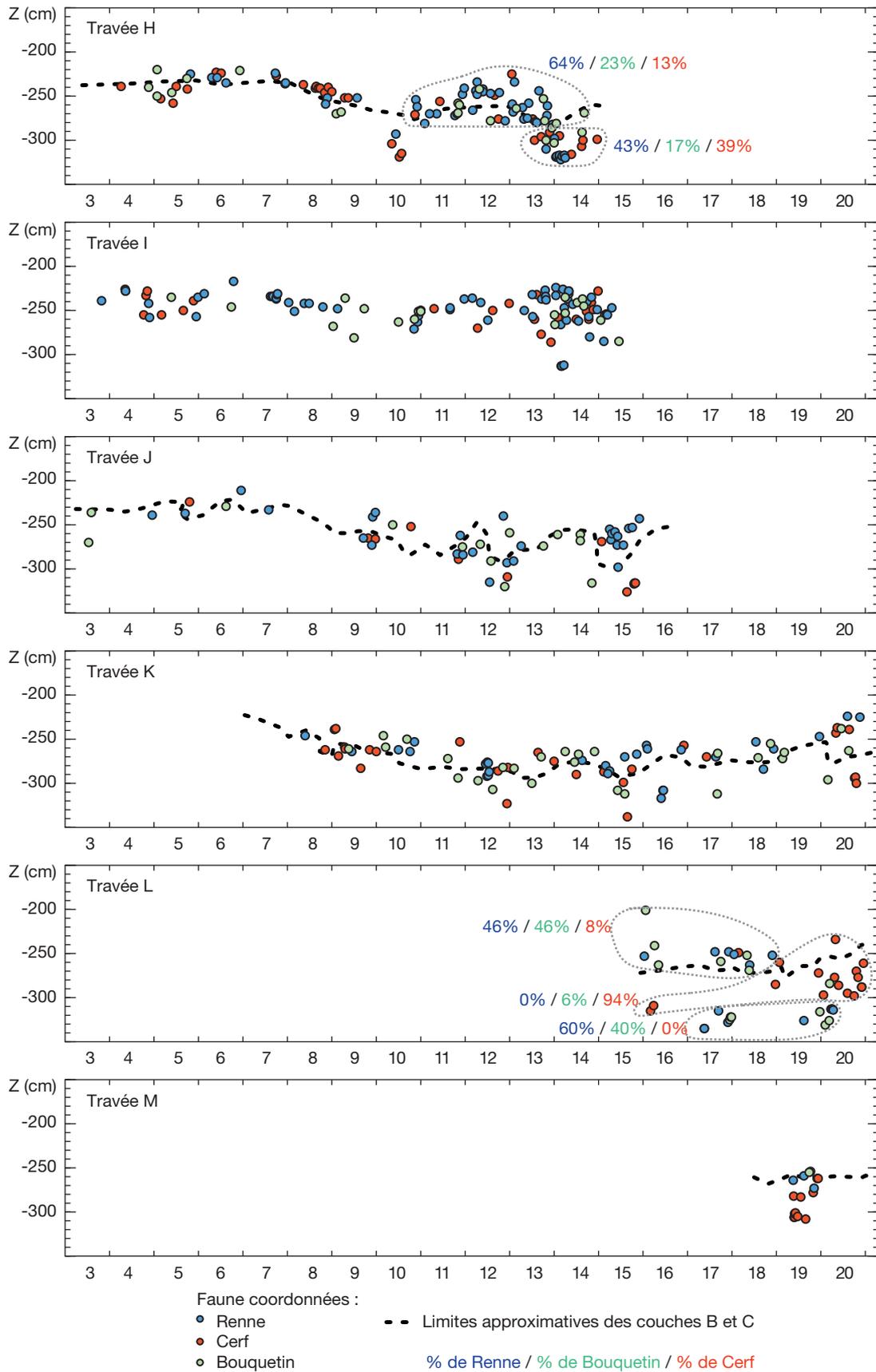


FIG. 15. — Projections sagittales (YZ) des restes de renne, cerf et bouquetin, par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Les **ellipses pointillées** soulignent les zones où une organisation stratigraphique semble exister. Proportions (%NR) : **bleu**, renne; **rouge**, cerf; **vert**, bouquetin. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

La répartition spatiale des restes d'Ours montre, quant à elle, des concentrations bien plus nettes (Fig. 12) : au sein du secteur Salle, les restes d'Ours sont nettement plus abondants au sud (51,17 % des restes de macrofaune coordonnés dans les travées J et K, $n = 175/343$) qu'au nord (15,3 % des restes de macrofaune coordonnés dans les travées H et I, $n = 49/321$), le secteur Couloir présentant une densité intermédiaire (34,52 %, $n = 68/197$). Cette tendance s'observe aussi bien pour les couches B et C, avec par ailleurs des « poches » de concentrations (e.g. entre les carrés J7 et K9, entre les carrés J12 et K14). Ces concentrations en restes d'Ours s'observent aussi bien en analysant uniquement les restes coordonnés qu'en incluant les restes issus des refus de tamis (Fig. 12), avec néanmoins quelques disparités (ex : le carré J19 de la couche B, où dix restes d'Ours ont été retrouvés dans les refus de tamis, mais aucun dans les pièces coordonnées).

En projections sagittales (Fig. 13), les restes d'Ours se répartissent de manière homogène sur toute la stratigraphie, sauf :

- dans quelques carrés du secteur Salle, là où la stratigraphie est un peu plus développée (en H12-H14, J12-J13, K13-K15), l'Ours semble plus fréquent à la base des dépôts ;

- à l'inverse, dans le secteur Couloir (travées L et M), les restes d'Ours se concentrent au sommet (couche B et extrême sommet de la couche C).

Les Figures 14 et 15 présentent quant à elles la répartition des principaux Ongulés (Renne, Cerf et Bouquetin). Les autres taxons d'Herbivores (plus rares) ne montrent que peu de répartition spatiale évidente (SI n°9). En vue zénithale (Fig. 14), les restes de Cerf semblent plus abondants au fond du Couloir dans la couche C (carrés K20, L20, M19) alors que, dans la couche B, ceux de Renne forment une bande de vestiges d'orientation est-ouest au nord de la Salle (carrés H12-14, I13-14, J15). Les tranchées J et K, où l'Ours est abondant, sont relativement pauvres en restes d'Ongulés.

Les vues en coupes sagittales (Fig. 15) ne montrent pas d'organisation stratigraphique nette des restes d'Ongulés dans l'épaisseur de la stratigraphie. On peut noter toutefois que :

- dans le Couloir, trois ensembles semblent se superposer avec, de bas en haut, une association Renne (60 %) / Bouquetin (40 %), un ensemble intermédiaire composé de 94 % de Cerf, et enfin au sommet 46 % de Renne, 46 % de Bouquetin et 8 % de Cerf ;

- de légères concentrations en « poches » de restes de Cerf (H8-9, H13-14, K8-9) et de Renne (I7-8, H10-14, I13-15, J15) sont également perceptibles à plusieurs endroits de la grotte, se superposant parfois (e.g. en H10-15 et J15) et faisant potentiellement échos aux ensembles du secteur couloir (succession Cerf puis Renne-Bouquetin). Les échantillons restent néanmoins très faibles et les nappes de vestiges parfois peu homogènes, ce qui invite à la prudence.

Les Figures 16 et 17 résument les résultats principaux de l'analyse de la répartition spatiale par taxons en termes stratigraphiques. Dans la majorité des secteurs, il est difficile de déceler une quelconque succession stratigraphique, mais il semble possible de distinguer trois ensembles dans le Couloir, avec (Fig. 17) :

- une plus forte fréquence des restes d'Ours au milieu, mais surtout au sommet des dépôts ;

- uniquement des restes de Renne et de Bouquetin à la base, une dominance du Cerf au milieu, et la présence conjointe de restes de Renne (dominant), de Bouquetin et de Cerf au sommet ;

- la présence de restes de Sanglier et de Bovinés préférentiellement au milieu (associés avec le Cerf), et du Chamois au sommet (où le Renne domine).

Il est à noter cependant que si la limite entre les ensembles inférieur et moyen de ce secteur couloir est relativement nette, les ensembles moyen et supérieur contiennent des associations fauniques qui se différencient plus difficilement, conférant à leur délimitation un aspect plus arbitraire.

RACCORDS OSSEUX

Au total, 196 restes ont pu être remontés dans 82 groupes de raccords sur cassure. De ceux dont la nature a pu être déterminée, la majorité correspond à des cassures sur os sec ($n = 31$) et plus rarement sur os frais ($n = 7$; Annexe 7). Les projections des raccords ne montrent que peu de liens grande-distance (seul trois dépassent le mètre, dont l'un sur 40 cm en altitude ; Annexe 7), et aucune orientation préférentielle ou organisation particulière n'est perceptible (Fig. 18). Aucun remontage inter-couches entre B et C n'a pu être identifié. L'état d'altération parfois important des pièces (e.g. émoussés) a complexifié la recherche des remontages, et leur nombre est donc potentiellement sous-estimé.

RÉPARTITION SPATIALE DES ALTÉRATIONS TAPHONOMIQUES

Les stigmates liés au charriage (émoussés, stries de piétinement) sont parmi les rares altérations taphonomiques qui montrent une organisation spatiale notable à la Grotte XVI. Certaines zones de la Grotte apparaissent plus touchées, notamment au sud-est du secteur Salle (Figs 19 ; 20). De fait, des corrélations fortes, statistiquement significatives, existent entre, d'une part, l'abondance de l'Ours, et d'autre part, la fréquence des pièces émoussées et des stries de piétinement (Fig. 21).

Dans l'épaisseur de la stratigraphie, les patrons de distribution des vestiges abrasés (Fig. 22) et piétinés (Fig. 23) sont moins clairs. D'une manière générale, ces traces semblent un peu plus abondantes à la base de la stratigraphie dans la Salle, avec quelques zones de concentration notables (e.g. H12-14, J12-13, K13-15), pour une tendance qui s'inverse dans le Couloir (i.e., moins fréquentes à la base). Cette répartition se rapproche de celle déjà observée pour la distribution altitudinale des restes d'Ours (cf. *supra*, Fig. 13). La corrélation entre fréquences des restes d'Ours et des indices de charriage se confirme donc également en stratigraphie.

Les restes osseux coordonnés brûlés sont rares : ils se concentrent en quelques poches au nord de la Salle (Annexes 8 ; 9). D'autres altérations taphonomiques pourraient montrer des distributions spatiales non aléatoires (dépôts noirs, concrétions, traces de racines en creusement), mais les différences sont plus ténues. On peut toutefois noter que :

- les dépôts dendritiques (Annexe 10), probablement due à l'activité racinaire, montrent des zones de concentration

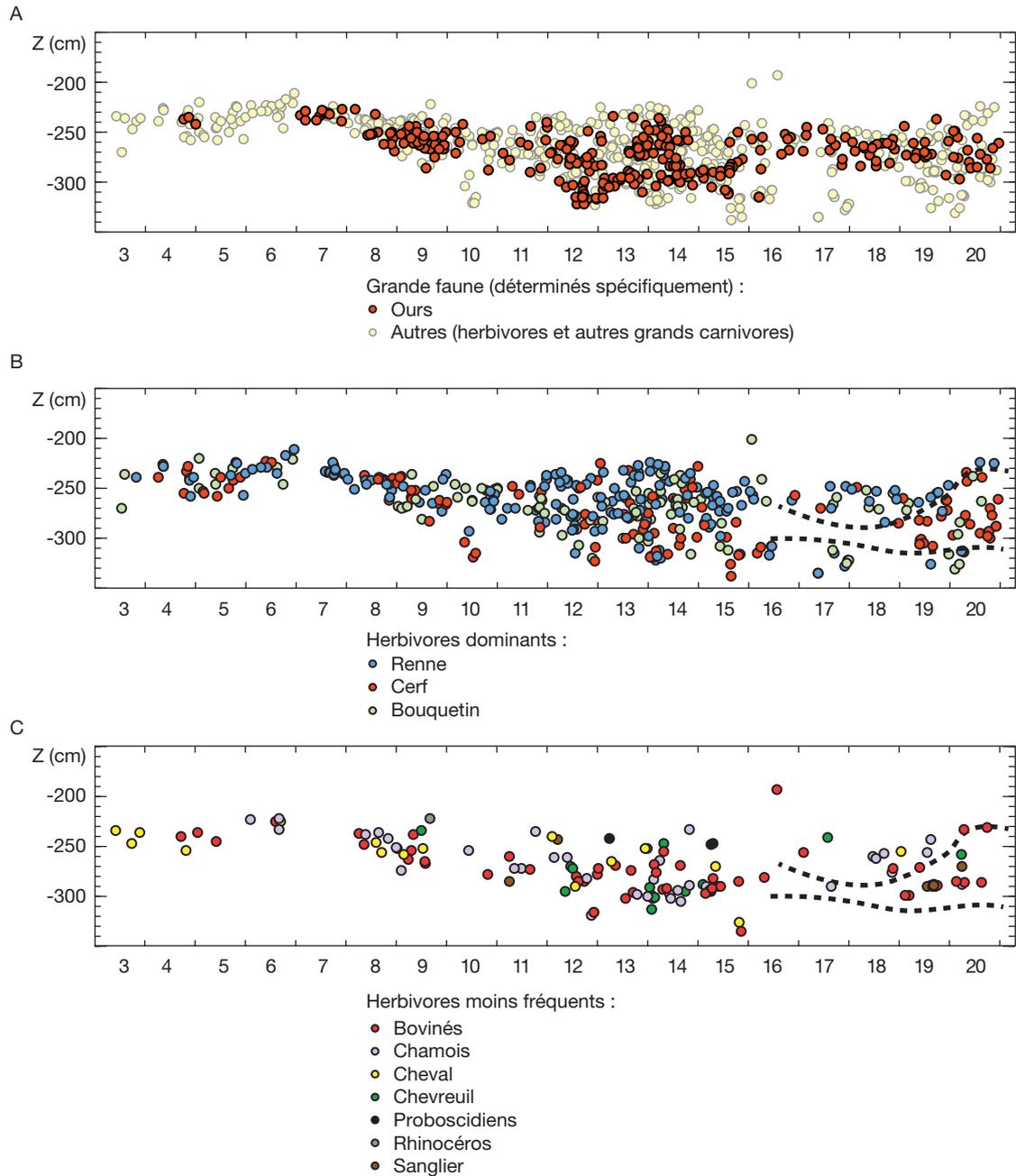


FIG. 16. — Répartition altitudinale générale des taxons. Projections sagittales (YZ) totales (sur toute l'épaisseur de projection) des restes : **A**, d'ours ; **B**, de renne, cerf et bouquetin ; **C**, d'autres herbivores. Des vues 3D de ces projections sont disponibles en ligne (Annexe 12 ; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

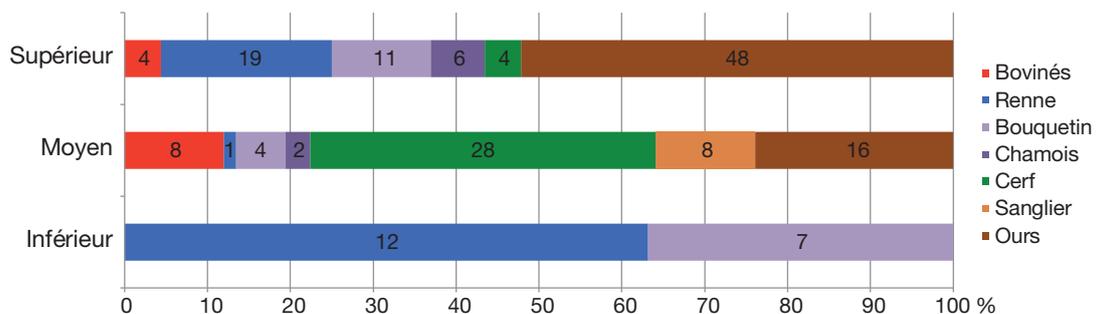


FIG. 17. — Nombre de restes des sept espèces principales (macrofaune) dans les trois « sous-ensembles » du secteur Couloir (cf. ellipses pointillées sur la Figure 15, travée L).

en base de stratigraphie en J8-9 et J12-13, ainsi qu'en K9 et K14-15, et légèrement plus de vestiges en sommet de stratigraphie dans le secteur couloir, ce qui n'est pas sans rappeler la distribution des restes d'Ours, des vestiges émoussés et des stries de piétinement (cf. *supra*);

– les restes « bruns » se concentrent à la base de la stratigraphie (Annexe 11), et des « poches » d'ossements de couleur similaire semblent se former dans certains secteurs, notamment dans la travée J (plus de « bruns » en J12-J14, plus de beiges et de gris en J15). Ces concentrations de restes « bruns » semblent corrélées aux concentrations de restes d'Ours (cf. *supra*, Fig. 13), comme déjà décrit dans la Figure 4 (cf. *supra*, partie Altérations taphonomiques naturelles).

DISCUSSION : QUID DE LA NATURE « COMPOSITE » DE L'ASSEMBLAGE ?

Grâce à la qualité de l'enregistrement des informations de terrain lors des fouilles de la Grotte XVI, il nous a été possible de mener à bien une étude taphonomique et spatiale des restes osseux. Les données acquises permettent de discuter et de mieux expliquer la nature des associations fauniques « composites » des couches B (« Châtelperronien ? ») et C (« Moustérien de tradition acheuléenne »). Bien que les termes « faunes froides » et « faunes tempérées » soient peu adaptés à la description d'associations d'espèces à forte plasticité écologique (cf. par exemple Geist 1998 pour les Cervidés), nous les utilisons dans la discussion ci-dessous par commodité, mais toujours entre guillemets.

Premièrement, la reprise du matériel a permis de démontrer qu'une grande partie du caractère « mixte » et non-analogue des associations fauniques était imputable à une erreur de publication. Les décomptes taxinomiques des couches B et C publiés en 2003 (Grayson & Delpech 2003) montraient de fortes proportions de Renne (26 à 42 % des Ongulés), de Cerf (21 à 34 %), et de Chevreuil (14 à 17 %), trois espèces dont les aires de répartition actuelles se chevauchent peu. La révision du spectre faunique présentée ici montre que la part du Chevreuil, dont les décomptes étaient erronés dans la publication princeps (inversion des NR entre Bouquetin et Chevreuil), est en réalité très faible (1 à 5 % des Ongulés). Ce résultat est en soi très important puisqu'il diminue en partie l'aspect composite des faunes étudiées. Toutefois, les proportions du Renne et du Cerf n'en restent pas moins élevées, et cette erreur de publication n'explique donc que partiellement la nature « composite » des assemblages osseux.

Deuxièmement, les résultats de l'étude taphonomique laissent entrevoir une origine mixte de l'assemblage osseux des couches B et C de la Grotte XVI : aux indices d'une forte occupation anthropique (apport et traitement boucher de restes d'Ongulés, industries lithiques, foyers polyphasés) se mélange les évidences nettes d'une utilisation de la grotte comme tanière d'Ours de type *nursery* (abondance des restes d'Ours – sans marque d'action anthropique – et notamment d'oursons dont des dents déciduales de chute, rareté des traces d'activité d'autres grands carnivores; cf. Stiner 1997; Fosse

et al. 1997). Ces interprétations sont étayées par les données sur les états de surface des ossements, qui montrent d'une part une forte variabilité des états d'altération au sein d'un même secteur, mais également des différences statistiquement significatives entre les restes d'Ours et ceux d'Ongulés pour certaines altérations (dépôts noirs, fissures longitudinales, concrétions, émoussés et stries de piétinement). Ces observations sont en accord avec l'hypothèse d'une histoire taphonomique différente selon les stocks osseux. Aux activités anthropiques et ursines s'ajoutent sûrement d'autres agents accumulateurs, si l'on considère l'importance des restes de petits vertébrés (non analysés dans le cadre de cette étude, et qui mériteraient une étude à part entière).

D'autres arguments sont apportés par le croisement des données taphonomiques et spatiales. En effet, plusieurs éléments laissent à penser que les couches de la Grotte XVI ont subi des remaniements importants : à l'impact de phénomènes géologiques reconnus par ailleurs (cryoturbation, ruissellement, cf. Kervazo & Texier 2010) s'ajoutent vraisemblablement de forts remaniements induits par les activités ursines. De nombreux restes présentent des stigmates de charriage, dont certains à des degrés d'altération très importants. Particulièrement importants en contexte de grotte-repaire d'Ours (Koby 1943, 1953), les phénomènes de charriage sont connus pour engendrer des déplacements horizontaux comme verticaux (Courtin & Villa 1982; Villa & Courtin 1983) et une dispersion importante des vestiges (Koby 1943; Quiles 2003). À la Grotte XVI, leur fréquence est spatialement corrélée à celle des vestiges d'Ours. Cet agent perturbateur bien connu des cavités karstiques a œuvré sur l'ensemble du secteur de fouilles, mais ces perturbations semblent avoir été particulièrement prégnantes dans certaines zones, dont la partie sud du secteur salle. Si les dimensions des bauges d'Ours brun actuels apparaissent plutôt modestes (50-120 cm), leur profondeur peut parfois atteindre 30 à 35 cm (Groff *et al.* 1998; Fosse *et al.* 2004) alors que les dimensions des bauges d'Ours des cavernes, plus fouisseur encore (Koby 1953), sont supérieures (Camarós *et al.* 2017) : un remaniement des couches en profondeur par l'Ours est donc possible. De plus, dans le cadre d'occupations humaines et ursines alternées et séparées de quelques saisons ou années, les déplacements répétés et creusements – mêmes superficiels – des ours seraient suffisants pour être hautement perturbateurs. Des expérimentations récentes ont souligné l'importante dégradation occasionnée par des ours bruns sur des structures de combustion (Camarós *et al.* 2013, 2017).

Dans la partie sud de la Salle de la Grotte XVI, les pièces charriées et les vestiges d'Ours sont répartis dans toute l'épaisseur de la stratigraphie, ce qui contraste avec l'apparente bonne préservation du foyer dans ce même secteur (empilements lenticulaires aux couleurs vives nettement délimités). La rareté des vestiges osseux dans les membres inférieur et moyen du foyer (interprété comme destiné au chauffage ou à l'éclairage par Rigaud *et al.* 1995) ne nous a pas permis d'investiguer ce phénomène. Rigaud *et al.* (1995: 909) soulignent par ailleurs que « *the upper member of Couche C, the richest in archaeological materials [...] has suffered from post-depositional effects [...] and probably reflects middle member sediments locally reworked*

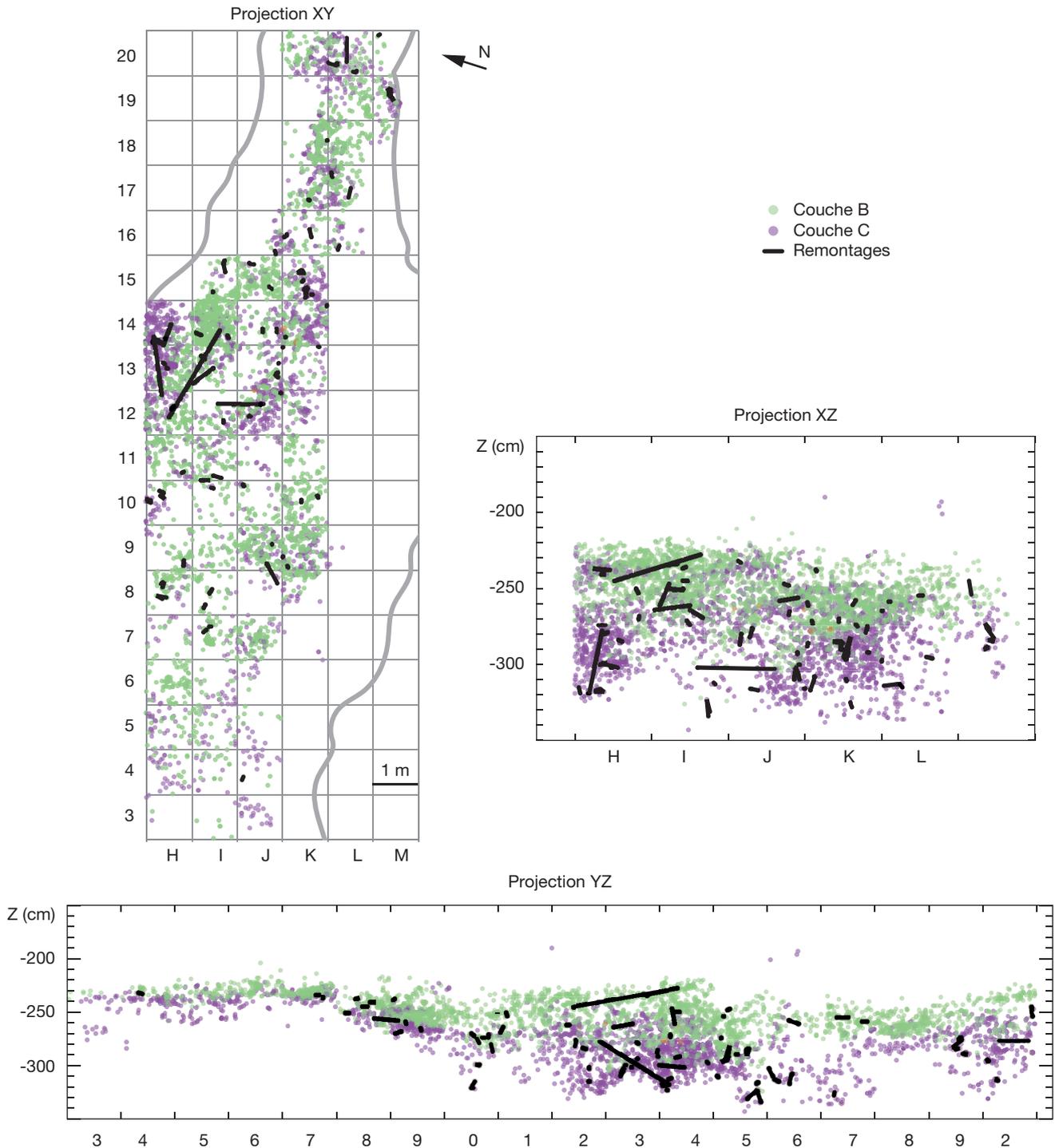


Fig. 18. — Projections zénithale (XY), sagittale (YZ) et frontale (XZ) des raccords osseux.

with the base of overlying Couche B deposits : ainsi, les parties bien préservées des structures de combustion de la Grotte XVI (couche Cn), pauvres en matériel osseux déterminable, sont sous-jacentes et donc potentiellement plus anciennes que les vestiges osseux étudiés dans le cadre de cette étude. Si la position sous-jacente du matériel brûlé devait se confirmer, cela mettrait à mal l'association présumée entre datations TL et restes fauniques de la couche C. L'intégration des structures de combustion au sein des projections spatiales, à l'aide notamment

de modèles photogrammétriques des coupes de terrain et des photographies d'archives (cf. Discamps *et al.* 2016), devrait permettre, à l'avenir, de confirmer ou non cette hypothèse.

En plus des perturbations ursines, de nombreux restes de petits vertébrés ont été décomptés; ces derniers sont particulièrement abondants en sommet de stratigraphie, dans le fond de la grotte. Leur origine est à ce stade inconnue mais ils constituent potentiellement autant de foyers sources de perturbations supplémentaires de l'enregistrement stratigraphique.

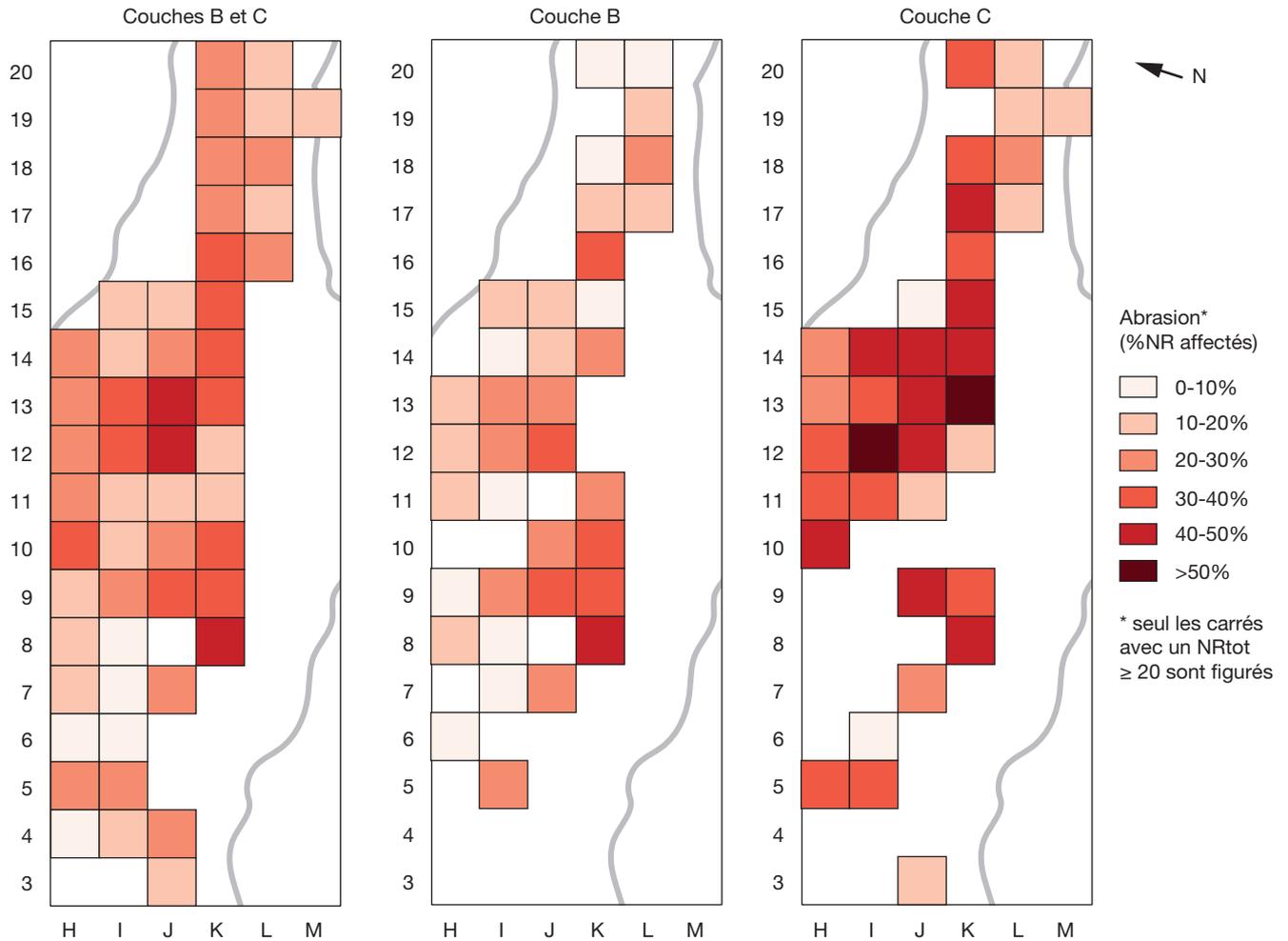


Fig. 19. — Pourcentages de restes érouvés (abrasion) par carré (restes coordonnés et issus des refus de tamis). Seuls les carrés avec un nombre de restes total supérieur ou égal à 20 sont figurés.

L'intégrité des couches B et C de la Grotte XVI est donc loin d'être garantie, et dans un tel contexte, il serait illusoire de croire en la fiabilité d'un découpage stratigraphique précis. Les analyses spatiales démontrent au contraire qu'il existe par ailleurs autant, si ce n'est plus, de variabilité au sein des couches B et C qu'entre elles : pour ce qui est de l'interprétation des données fauniques, le découpage en deux couches B et C est donc inopérant. L'étude taphonomique et spatiale identifie à l'inverse des zones où l'activité ursine est plus importante, et d'autres où apparaissent des « poches » de concentrations de restes de Renne et de Bouquetin d'une part, ou de Cerf d'autre part, mais il n'est jamais véritablement possible de tracer des limites nettes entre sous-ensembles. L'identification de ces concentrations résiduelles appuie l'hypothèse du remaniement d'ensembles osseux originellement distincts pour expliquer les associations fauniques composites de la Grotte XVI. Ces secteurs de la grotte invitent donc à la prudence et ne permettent pas de pousser l'examen archéozoologique (e.g. calculs de NMI et NME, analyse des profils squelettiques – par ailleurs déjà discutés dans Grayson & Delpéch 2003 et Faith 2007 – et de mortalité, modalités d'exploitation des carcasses, etc.) ;

si des études postérieures venaient à y être entreprises, elles devront impérativement tenir compte de ces perturbations.

Au regard de notre problématique, les indices de remaniement sont intéressants mais ne suffisent pas à trancher pleinement entre : 1) une ou plusieurs couches reflétant véritablement des environnements composites, 2) une succession de couches non-composites contenant des faunes différentes mélangées par la suite ou 3) des saisons de chasse différentes. La question d'éventuelles alternances saisonnières de chasse est difficile à aborder à partir des seules données collectées au cours de cette analyse : trop rares, les indices de saisonnalité ne suffisent pas à statuer sur l'existence ou non d'acquisitions complémentaires entre espèces « tempérées » (e.g. Cerf, Chevreuil) et « froides » (e.g. Renne, Bouquetin). De même, il paraît difficile compte tenu de multiples perturbations subies par l'assemblage osseux, d'inférer les environnements passés enregistrés à la Grotte XVI. La co-occurrence du Renne, du Bouquetin, du Cerf, du Chevreuil, du Sanglier, de Bovinés et de Cheval dans toute l'épaisseur de la stratigraphie pourrait – à ce stade de la réflexion – tenir aussi bien de leur sympatrie toute l'année dans des environnements composites qu'à des mélanges entre des couches contenant originellement des faunes distinctes.

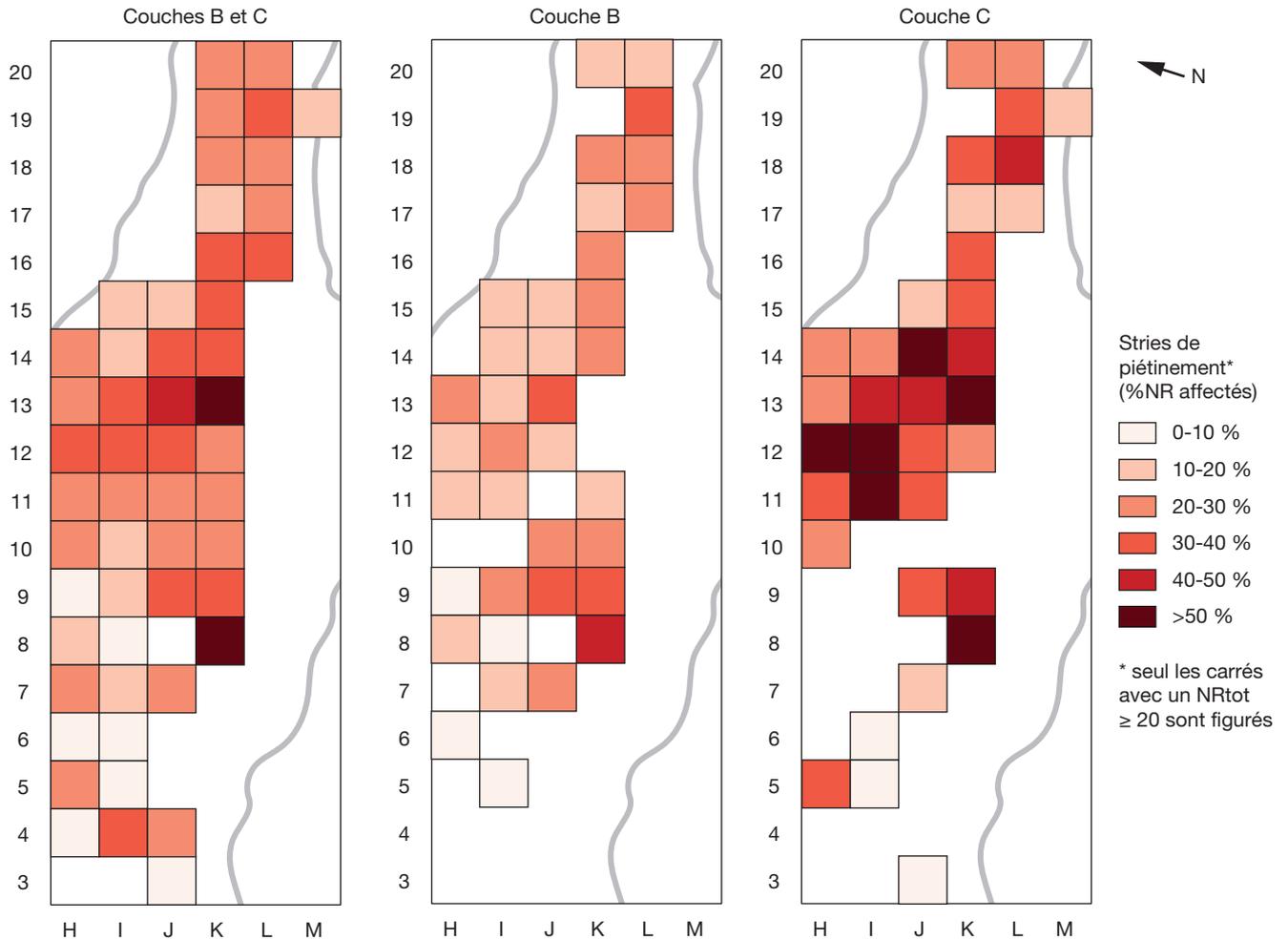


FIG. 20. — Pourcentages de restes portant des stries de piétinement par carré (restes coordonnés et issus des refus de tamis). Seuls les carrés avec un nombre de restes total supérieur ou égal à 20 sont figurés.

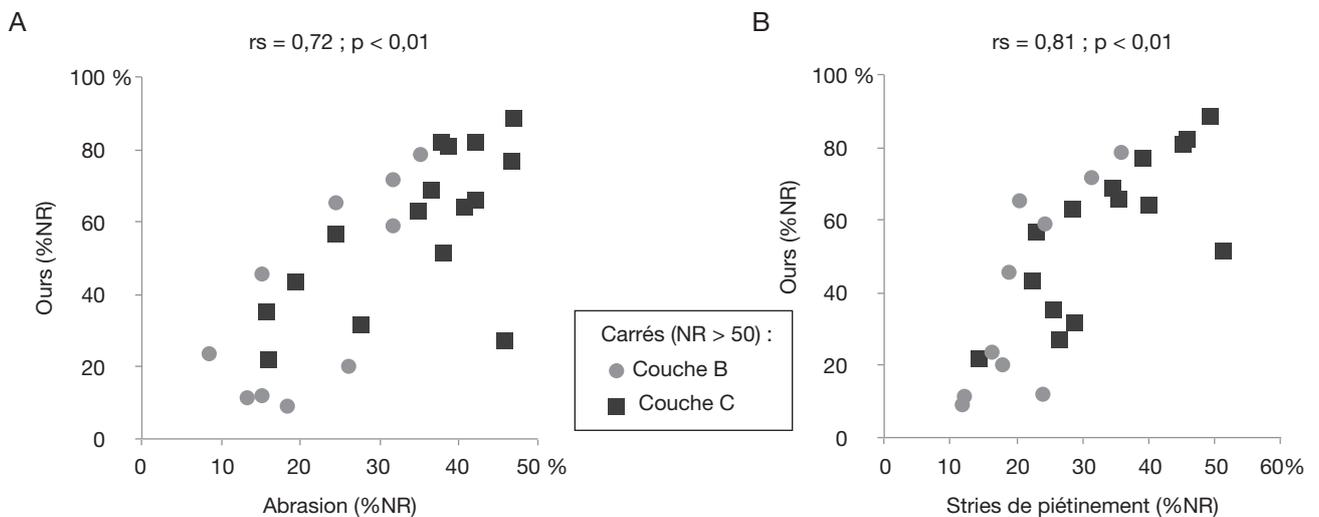


FIG. 21. — Corrélatons (rho de Spearman) entre les pourcentages d'Ours et les pourcentages de pièces affectés par l'abrasion (A) et les stries de piétinement (B), par carrés. Seuls les carrés avec un nombre de restes total supérieur à 50 sont considérés.

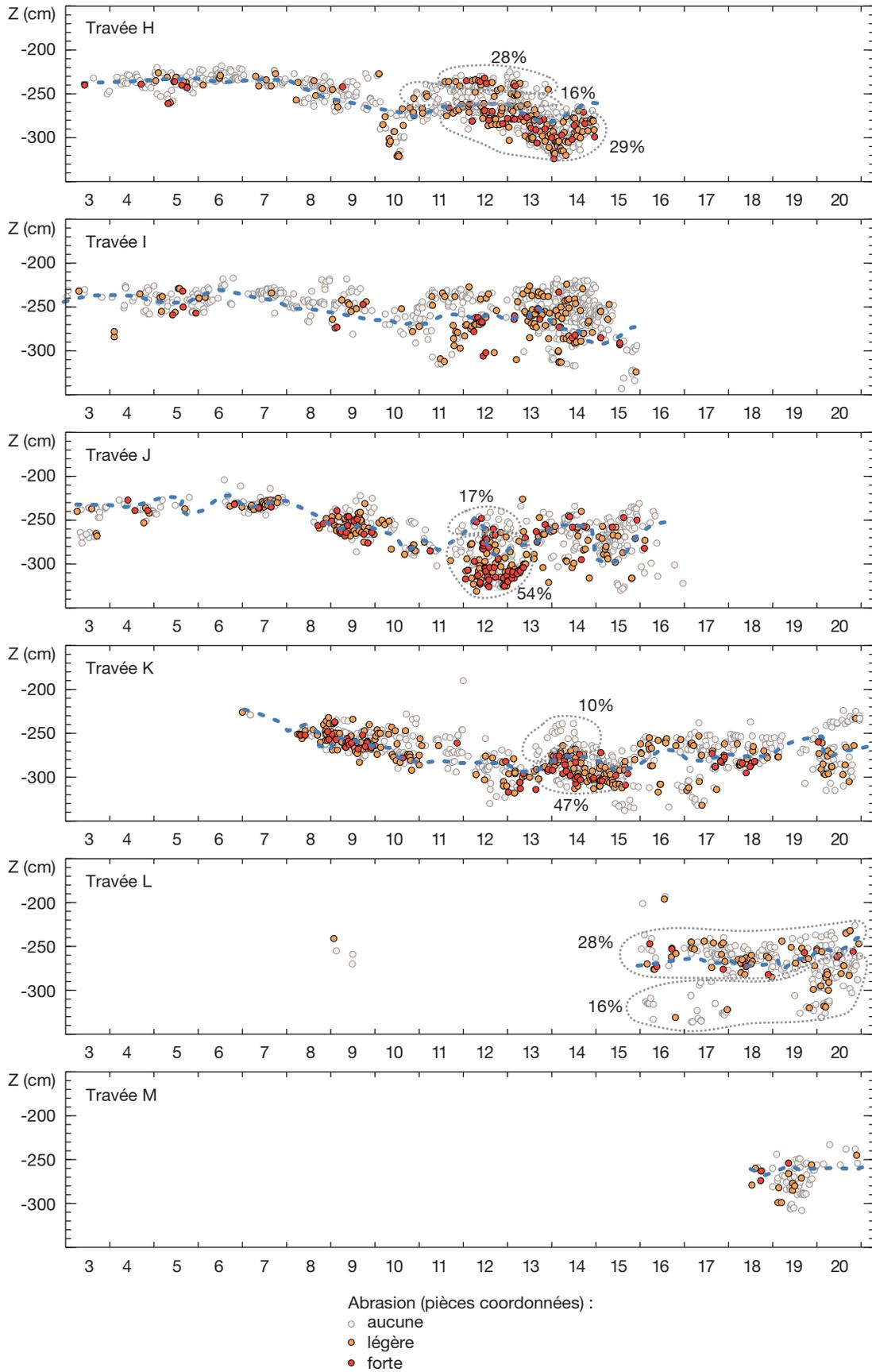


FIG. 22. — Projections sagittales (YZ) des restes émoussés (abrasion), par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Les ellipses pointillées soulignent les zones où une organisation stratigraphique semble exister, avec, en chiffres noirs, la proportion de restes affectés (%NR). Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

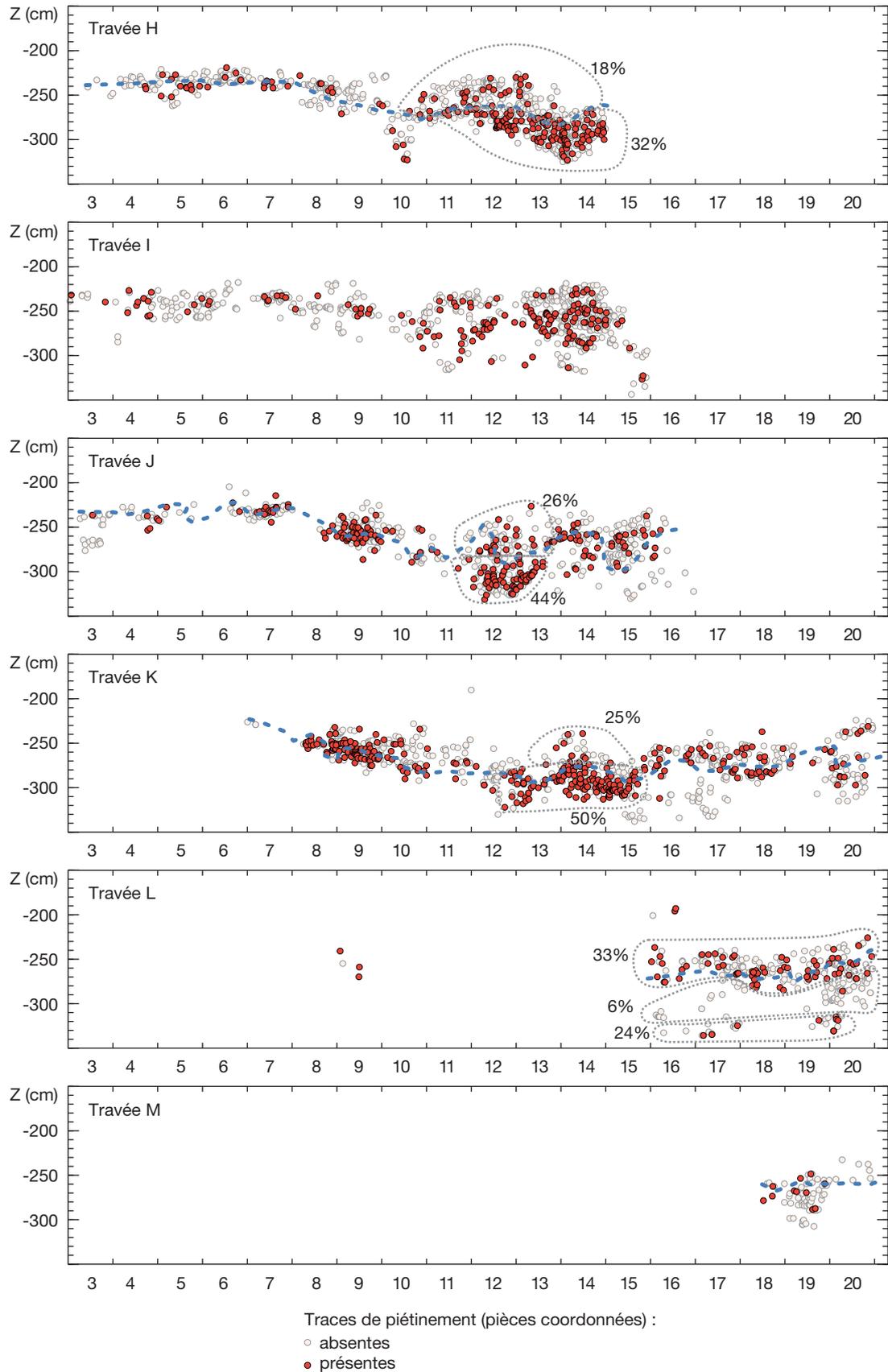


FIG. 23. — Projections sagittales (YZ) des restes portant des traces de piétinement, par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Les ellipses pointillées soulignent les zones où une organisation stratigraphique semble exister, avec, en chiffres noirs, la proportion de restes affectés (%NR). Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12 ; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).

Toutefois, si l'action conjointe des cryoturbations, du ruissellement et de l'Ours semble avoir particulièrement affecté les enregistrements sédimentaires du secteur Salle, l'impact de ces agents a sans doute été plus faible dans le secteur Couloir, où le nombre de pièces charriées est bien moindre (notamment en base de stratigraphie) et aucun marqueur de cryoturbation n'est documenté. Par ailleurs, les données issues des projections du secteur Couloir ont révélé la présence d'ensembles biostratigraphiques plus cohérents dans ce secteur de la grotte, témoin possible d'un palimpseste non identifié au cours de la fouille. La partie basale de la séquence est uniquement composée de restes de Renne et de Bouquetin, deux espèces « froides » actuellement allopatriques (le Renne vit plutôt dans les milieux froids et arctiques, tandis que le Bouquetin peuple les régions montagnardes), mais qui sont souvent observées dans les mêmes assemblages paléolithiques et dont les préférences écologiques se recouvrent (toundra polaire et alpine). Comme l'ont souligné certains auteurs (Delpéch 1999), le développement des glaciers au cours des périodes climatiques froides a pu induire un déplacement des limites supérieures de leurs habitats vers des latitudes et altitudes plus basses, ce qui aurait pu amener ces espèces ne fréquentant habituellement pas les mêmes biomes à vivre en sympatrie. De même, l'ensemble sus-jacent, un peu plus hétérogène, est dominé par une association Cerf-Sanglier-Bovinés, trois espèces compatibles avec des environnements tempérés ou ouverts et qui pourraient avoir partagé les mêmes territoires. Ce dernier ensemble est lui-même surmonté d'une nouvelle association d'espèces majoritairement « froides » (Renne-Bouquetin-Chamois). Il est encore difficile à ce stade de savoir si l'hétérogénéité des deux ensembles supérieurs du Couloir (Cerf/Sanglier/Bovinés et Renne/Bouquetin/Chamois) est due à des mélanges, à des phénomènes d'interstratification des dépôts, ou encore à la mise en place plus ou moins brève d'environnements composites (au cours de transitions climatiques par exemple); trois hypothèses, en outre, non exclusives entre elles. La présence de restes d'Ours et de vestiges charriés dans cette même partie de la séquence, alors qu'ils étaient totalement absents de la partie basale plus homogène, tend à étayer la première hypothèse (l'existence de mélanges). Ce découpage stratigraphique du secteur Couloir repose cependant sur un faible nombre de restes, ce qui doit nous amener à la plus grande prudence. Quoi qu'il en soit, si ces ensembles venaient à être confirmés – en faisant notamment appel à d'autres registres (e.g. industries lithiques) –, il faudrait alors envisager des épisodes d'abattage plutôt espacés dans le temps, au cours desquels les spectres de proies auraient été de nature différente. L'hypothèse d'environnements composites semblerait alors peu probable, car elle impliquerait une sélection cynégétique orientée vers des proies d'une certaine « préférence climatique » dans un environnement où espèces « froides » et « tempérées » seraient toutes deux disponibles. L'existence de ces trois ensembles (stratigraphiquement dissociables) et les nombreuses évidences de remaniements post-dépositionnels dans la grotte mettent également à mal l'hypothèse selon laquelle la nature composite des faunes de la Grotte XVI

serait due à une complémentarité saisonnière des épisodes de chasses entre espèces « froides » et « tempérées » (hypothèse 3 de l'introduction). Cela n'exclut cependant pas d'éventuelles chasses complémentaires plus anecdotiques, au cours de transitions climatiques ou dans des écotones par exemple, ou entre taxons d'un même ensemble biostratigraphique (e.g. alternance Renne/Bouquetin ou Cerf/Bovinés).

CONCLUSION

L'étude du mobilier faunique de la Grotte XVI a été entreprise dans l'objectif de questionner le sens que l'on pourrait donner aux assemblages « composites » (écosystèmes en mosaïque? mélanges de couches? biais de découpage stratigraphique? complémentarités saisonnières? problèmes d'identification taxinomique?). Parce qu'elles permettent d'affiner notre échelle de résolution, les analyses archéozoologiques, taphonomiques et spatiales combinées sur les couches B et C se sont avérées des outils efficaces pour investiguer ce type de questionnements; elles ont révélé que les faunes composites de la Grotte XVI tenaient :

- d'une erreur dans la publication des décomptes taxinomiques figurants dans la publication originale (Grayson & Delpéch 2003), au sein desquels la part du Chevreuil avait été nettement surévaluée;

- de perturbations post-dépositionnelles intenses et d'origine multiple (action ursine, cryoturbation, ruissellement, animaux fouisseurs?), qui ont probablement affecté les couches en profondeur sur la majeure partie du gisement, tout en altérant les objets eux-mêmes (émoussés, piétinement, etc);

- perturbations qui ont induit un découpage stratigraphique à la fouille en couches (B et C) et sous-niveaux qui se révèle inopérant pour les études fauniques. En effet, la variabilité intra-couche est supérieure à la variabilité inter-couche. L'ampleur des perturbations post-dépôt rend cependant illusoire tout découpage strict en nouveaux ensembles *a posteriori*.

En ce qui concerne l'interprétation des associations fauniques « composites » et non-analogues de la Grotte XVI, l'étude taphonomique et spatiale apporte des arguments en faveur de l'existence à l'origine d'assemblages osseux différents, plus cohérents d'un point de vue environnemental, remaniés par la suite par des processus post-dépositionnels. Cette hypothèse est soutenue par l'identification, dans les parties du site où l'action de l'Ours est moindre, de « poches » de concentrations résiduelles où les restes de Renne et de Bouquetin sont plus fréquemment associés d'une part, alors que ceux de Cerf ont tendance à s'isoler d'autre part. Ces petites concentrations existent dans tout le site, mais sont notamment visibles dans le secteur Couloir, peut-être un peu mieux préservé, où les projections en coupe identifient trois ensembles biostratigraphiques se superposant, chacun de ces ensembles apparaissant relativement homogène d'un point de vue environnemental.

Le recours à la Grotte XVI à des analyses complémentaires des restes fauniques pourrait s'avérer intéressant pour confirmer ou infirmer l'hypothèse d'un mélange entre faunes

distinctes (e.g. cémentochronologie pour tester une potentielle complémentarité saisonnière dans l'acquisition des proies, ou encore analyse des textures de micro-usure dentaire pour identifier des similarités ou différences entre régimes alimentaires d'Ongulés retrouvés dans les mêmes couches ; cf. ANR DeerPal en cours <https://anr.fr/Project-ANR-18-CE03-0007>). De plus, l'utilisation de techniques d'analyses spatiales reposant sur des statistiques plus poussées (e.g. autocorrélation spatiale, join-count analysis) pourrait, dans le futur, améliorer notre lecture de la séquence de la Grotte XVI. La qualité de l'enregistrement de terrain le permettrait, mais cela demande avant tout un fort développement méthodologique pour adapter ces techniques d'analyses au contexte tridimensionnel particulier des dépôts archéologiques.

Parallèlement, les mélanges intra- et inter-couches et la possible présence d'une stratigraphie plus complexe que définie initialement ont des implications importantes pour les attributions chrono-culturelles proposées pour les couches B et C (Châtelperronien et MTA-B). L'importance des remaniements post-dépositionnels autour de la période châtelperronienne est de nouveau confirmée avec l'exemple de la Grotte XVI, tout comme celle des activités de Carnivores à cette période charnière (Bordes 2002 ; Zilhão *et al.* 2006 ; Bar-Yosef & Bordes 2010 ; Discamps 2014 ; Gravina *et al.* 2018 ; Discamps *et al.* 2019). Le secteur Couloir, potentiellement mieux préservé, ouvre des perspectives intéressantes pour de futures reprises d'étude sur d'autres registres que les vestiges osseux.

Enfin, cette étude souligne, une fois de plus, l'utilité, voire la nécessité, d'une analyse taphonomique et spatiale complète après la fouille avant toute interprétation archéologique ou paléoenvironnementale, tant notre lecture des découpages stratigraphiques conditionne toutes nos études. Ces considérations n'entachent cependant en rien l'intérêt de l'étude des écosystèmes non-analogues du passé, alors que des changements climatiques et écosystémiques sans précédents sont en passe de faire apparaître de nouvelles communautés difficiles à appréhender sur la base des seuls référentiels actuels (Williams & Jackson 2007 ; Barnosky *et al.* 2017).

Remerciements

Cette recherche a été financée par les projets CPP (« Chronologie, Préhistoire et Paléoenvironnements », Région Aquitaine, dir. N. Mercier), NATCH (« Neanderthalensis Aquitanensis : Territoires, Chronologie, Humanité », Région Nouvelle-Aquitaine, dir. J.-Ph. Faivre) et DeerPal (« Humans and deer during the Palaeolithic: integrating the variability of prey ecology and ethology in the investigation of past human – environment interactions », ANR-18-CE03-0007, dir. E. Discamps). Nous tenons à remercier J.-Ph. Rigaud, F. Delpech, D. Grayson, J. Simek et J.-P. Texier pour leur aide et pour la qualité des échanges que nous avons pu avoir tout au long de notre étude. Merci à J.-Ph. Rigaud pour l'autorisation de reproduction de l'un de ses clichés (Fig. 1C). Nous remercions vivement J.-J. Cleyet-Merle pour les autorisations d'accès aux collections de la Grotte XVI conservées au musée national de la Préhistoire des Eyzies, ainsi que l'ensemble des personnels de

ce musée pour leur aide si précieuse (et tout particulièrement S. Madelaine, C. Cretin, P. Jacquement et B. Nicolas). Enfin, merci aux deux relecteurs et à l'éditeur associé, L. Rook, pour leurs remarques constructives.

Informations supplémentaires (Annexes)

Des informations supplémentaires associées à cet article sont disponibles en ligne. Elles incluent des données complémentaires sur la taille des fragments étudiés (Annexe 1), les déterminations taxonomiques des études précédentes (Annexe 2), la description des étapes de vérification, de réattribution du matériel aux couches correspondantes et de gestion des doublons (Annexes 3 ; 4), les proportions des altérations taphonomiques les plus variables entre les couches B et C et les données sur la lisibilité des surfaces (Annexe 5), l'analyse des pans de fracture (Annexe 6) et des exemples de remontages sur cassure (Annexe 7), la répartition spatiale des vestiges brûlés (Annexes 8 ; 9), des restes altérés par des dépôts dendritiques (Annexe 10) et des ossements selon leur couleur (Annexe 11). Enfin, des vues 3D des projections sont disponibles (Annexe 12) soit directement sur le site internet <https://ediscamps.github.io/GXVI>, soit sous la forme d'une copie téléchargeable (fichier .zip rassemblant les pages web) pour une consultation en local.

RÉFÉRENCES

- ANDERSON P. M., BARTLEIN P. J., BRUBAKER L. B., GAJEWSKI K. & RITCHIE J.-C. 1989. — Modern analogues of late-Quaternary pollen spectra from the western interior of North America. *Journal of Biogeography* 16 (6): 573-596. <https://doi.org/10.2307/2845212>
- AUMAITRE A., MORVAN C., QUERE J. P., PEINIAU J. & VALET G. 1982. — Productivité potentielle et reproduction hivernale chez la laie (*Sus scrofa scrofa*) en milieu sauvage. *Journées Recherche Porcine en France* 14: 109-124.
- BACHELLERIE F. 2011. — *Quelle unité pour le Châtelperronien ? Apport de l'analyse taphonomique et techno-économique des industries lithiques de trois gisements aquitains de plein-air : le Basté (Pyénées-Atlantiques), Bidart (Pyénées-Atlantiques) et Canaule II (Dordogne)*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, Bordeaux, 439 p.
- BAR-YOSEF O. & BORDES J.-G. 2010. — Who were the makers of the Châtelperronian culture? *Journal of Human Evolution* 59 (5): 586-593. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.06.009>
- BARNOSKY A. D., HADLY E. A., GONZALEZ P., HEAD J., POLLY P. D., LAWING A. M., ERONEN J. T., ACKERLY D. D., ALEX K., BIBER E., BLOIS J., BRASHARES J., CEBALLOS G., DAVIS E., DIETL G. P., DIRZO R., DOREMUS H., FORTELIUS M., GREENE H. W., HELLMANN J., HICKLER T., JACKSON S. T., KEMP M., KOCH P. L., KREMEN C., LINDSEY E. L., LOOY C., MARSHALL C. R., MENDENHALL C., MULCH A., MYCHAJLIW A. M., NOWAK C., RAMAKRISHNAN U., SCHNITZLER J., DAS SHRESTHA K., SOLARI K., STEGNER L., STEGNER M. A., STENSETH N. C., WAKE M. H. & ZHANG Z. 2017. — Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. *Science* 355 (6325): eaah4787. <https://doi.org/10.1126/science.aah4787>
- BORDES F. 1972. — Du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur, continuité ou discontinuité?, in BORDES F. (ed.), *Origine de l'Homme Moderne – Actes de Colloque de Paris, 1969, organisé par l'Unesco en collaboration avec l'INQUA*. INQUA, Paris: 211-218.

- BORDES J.-G. 2002. — *Les interstratifications Châtelperronien/Aurignacien du Roc de Combe et du Piage (Lot, France) : analyse taphonomique des industries lithiques, implications archéologiques*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, Bordeaux, 365 p.
- BORDES J.-G. & TEYSSANDIER N. 2011. — The Upper Paleolithic nature of the Châtelperronien in South-Western France: archaeological and lithic evidence. *Quaternary International* 246 (1-2): 382-388. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.08.001>
- BUSH M. B., DE OLIVEIRA P.-E., COLINVAUX P. A., MILLER M. C. & MORENO J. E. 2004. — Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersheds. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 214 (4): 359-393. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(04\)00401-8](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(04)00401-8)
- CAMARÓS E., CUETO M., TEIRA L. C., TAPIA J., CUBAS M., BLASCO R., ROSELL J. & RIVALS F. 2013. — Large carnivores as taphonomic agents of space modification: an experimental approach with archaeological implications. *Journal of Archaeological Science* 40 (2): 1361-1368. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.09.037>
- CAMARÓS E., CUETO M., TEIRA L., MÜNDEL S. C., PLASSARD F., ARIAS P. & RIVALS F. 2017. — Bears in the scene: Pleistocene complex interactions with implications concerning the study of Neanderthal behavior. *Quaternary International* 435 Part A: 237-246. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.027>
- CASTEL J. C., DISCAMPS E., SOULIER M. C., SANDGATHE D., DIBBLE H. L., MCPHERSON S. J. P., GOLDBERG P. & TURQ A. 2017. — Neandertal subsistence strategies during the Quina Mousterian at Roc de Marsal (France). *Quaternary International* 433 Part B: 140-156. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.12.033>
- COSTAMAGNO S., THÉRY I., CASTEL J. C. & BRUGAL J. P. 2009. — Combustible ou non? Analyse multifactorielle et modèles explicatifs sur des ossements brûlés paléolithiques, in THÉRY-PARISOT I., COSTAMAGNO S. & HENRY A. (dir.), *Gestion des combustibles au Paléolithique et au Mésolithique : nouveaux outils, nouvelles interprétations*. Archaeopress, BAR Publishing (coll. International Series; 13), Oxford: 65-84.
- COURTIN J. & VILLA P. 1982. — Une expérience de piétinement. *Bulletin de la Société préhistorique française* 79 (4): 117-123. <https://doi.org/10.3406/bspf.1982.5372>
- COUTURIER M. A. 1962. — *Le Bouquetin des Alpes : Capra aegagrus ibex ibex L.* Chez l'auteur, Grenoble, 1564 p.
- DANGER M. 2013. — *Les poisons de la Grotte XVI (Cénac-et-Saint-Julien, Dordogne)*. Mémoire de Master 2, Université de Bordeaux 1, Bordeaux, 62 p.
- DAUPHINÉ J. R. T. C. 1976. — Biology of the Kaminuriak population of barrenground caribou. Part 4. Growth, reproduction and energy reserves. *Canadian Wildlife Service Report Series* 38, 71 p.
- DANCETTE C. 2019. — *Comment interpréter les associations fauniques « composites »? Étude taphonomique et spatiale des vestiges osseux de la couche C de la Grotte XVI (Cénac et Saint-Julien, Dordogne)*. Mémoire de Master 2, Université de Toulouse II, Toulouse, 59 p.
- DELPECH F. 1999. — Biomasse d'Ongulés au Paléolithique et inférences sur la démographie/Ungulate Biomass During the Paleolithic Period and Inferences Concerning Human Demography. *Paléo* 11 (1): 19-42. <https://doi.org/10.3406/pal.1999.1169>
- DELPECH F., DONARD E., GILBERT A., GUADELLI J.-L., LE GALL O., MARTINI-JACQUIN A., PAQUEREAU M.-M., PRAT F. & TOURNEPICHE J.-F. 1983. — Contribution à la lecture des paléoclimats quaternaires d'après les données de la paléontologie en milieu continental. Quelques exemples de flores et de faunes d'Ongulés pris dans le Pléistocène supérieur d'Aquitaine, in Actes du Colloque AGSO, Bordeaux. *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine* 34: 165-177.
- DISCAMPS E. 2011. — *Hommes et hyènes face aux recompositions des communautés d'Ongulés (MIS 5-3) : Éléments pour un cadre paléocologique des sociétés du Paléolithique moyen et supérieur ancien d'Europe de l'Ouest*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, Bordeaux, 437 p.
- DISCAMPS E. 2014. — Ungulate biomass fluctuations endured by Middle and Early Upper Paleolithic societies (SW France, MIS 5-3): the contributions of modern analogs and cave hyena paleodemography. *Quaternary International* 337: 64-79. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.07.046>
- DISCAMPS E. 2021. — TIPZOO: a Touchscreen Interface for Palaeolithic Zooarchaeology. Towards making data entry and analysis easier, faster, and more reliable. *Peer Community Journal* 1 (e67). <https://doi.org/10.24072/pcjournal.61>
- DISCAMPS E. & FAIVRE J.-P. 2017. — Substantial biases affecting Combe-Grenal faunal record cast doubts on previous models of Neanderthal subsistence and environmental context. *Journal of Archaeological Science* 81: 128-132. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2017.03.009>
- DISCAMPS E. & ROYER A. 2017. — Reconstructing palaeoenvironmental conditions faced by Mousterian hunters during MIS 5 to 3 in southwestern France: A multi-scale approach using data from large and small mammal communities. *Quaternary International* 433 Part B: 64-87. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.02.067>
- DISCAMPS E. & LEMEURE C. 2019. — Variabilité des proies chassées et modalités d'exploitation du Cerf au Moustérien : l'apport des collections récentes du Moustier (Dordogne, France, couches G et H). *Paleo* 30 (1): 318-329. <https://doi.org/10.4000/paleo.4958>
- DISCAMPS E., JAUBERT J. & BACHELLERIE F. 2011. — Human choices and environmental constraints: deciphering the variability of large game procurement from Mousterian to Aurignacian times (MIS 5-3) in southwestern France. *Quaternary Science Reviews* 30 (19-20): 2755-2775. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.06.009>
- DISCAMPS E., MUTH X., GRAVINA B., LACRAMPE-CUYAUBERE F., CHADELLE J.-P., FAIVRE J.-P. & MAUREILLE B. 2016. — Photogrammetry as a tool for integrating archival data in archaeological fieldwork: examples from the Middle Palaeolithic Sites of Combe-Grenal, Le Moustier, and Regourdou. *Journal of Archaeological Science: Reports* 8: 268-276. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.06.004>
- DISCAMPS E., BACHELLERIE F., BAILLET M. & SITZIA L. 2019. — The use of spatial taphonomy for interpreting pleistocene palimpsests: an interdisciplinary approach to the Châtelperronien and carnivore occupations at cassenade (Dordogne, France). *Paleo-anthropology* 2019: 362-388.
- DUNCAN R. 1974. — *Reproductive Biology of the European Wild Hog (Sus scrofa) in The Great Smoky Mountains National Park*. Master Thesis, University of Tennessee, Knoxville, 103 p.
- EDWARDS M. E., BRUBAKER L. B., LOZHKIN A. V. & ANDERSON P. M. 2005. — Structurally novel biomes: a response to past warming in Beringia. *Ecology* 86 (7): 1696-1703. <https://doi.org/10.1890/03-0787>
- FAITH J. T. 2007. — Changes in reindeer body part representation at Grotte XVI, Dordogne, France. *Journal of Archaeological Science* 34 (12): 2003-2011. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2007.01.014>
- FANCY S. G., PANK L. F., WHITTEN K. R. & REGELIN W. L. 1989. — Seasonal movements of caribou in arctic Alaska as determined by satellite. *Canadian Journal of Zoology* 67 (3): 644-650. <https://doi.org/10.1139/z89-093>
- FAUNMAP WORKING GROUP 1996. — Spatial response of mammals to late Quaternary environmental fluctuations. *Science* 272 (5268): 1601-1606. <https://doi.org/10.1126/science.272.5268.1601>
- FOSSE P., MOREL PH. & BRUGAL J.-P. 1997. — Taphonomie et paléothologie des Ursidés pléistocènes, in TILLET T. & BINFORD L. R. (dir.), *L'Homme et l'ours / Man and bear*. Colloque International / International Meeting, Auberives-en-Royans (Isère) du 4 au 6 novembre 1997, Grenoble: 1-29.
- FOSSE P., BESSON J.-P., LABORDE H., THOMAS-CANTIE F., CAZENAIVE G., DELMASURE M.-C., LEVEQUE T., LAUDET F. & QUILLES J. 2004. — Denning behaviour of "modern" brown bear (*Ursus arctos* L.) in caves: biological and paleontological considerations from French Pyrenean sites, in PHILIPPE M. (ed.), Actes

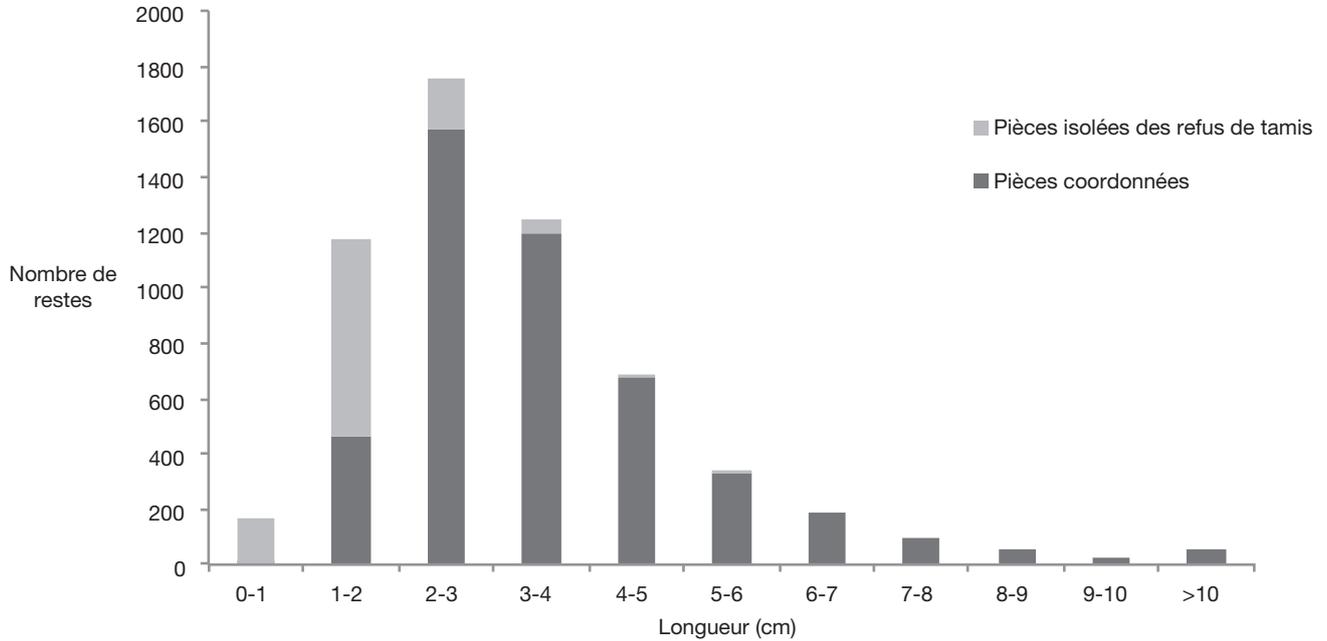
- du 9^e symposium international sur l'ours des cavernes. *Cahiers scientifiques du Muséum d'histoire naturelle de Lyon*, hors-série, tome 2: 171-182. https://www.persee.fr/doc/mhnl_1762-8024_2004_act_2_1_1412
- GEIST V. 1998. — *Deer of the world: their evolution, behaviour, and ecology*. Stackpole Books, Mechanicsburg, 421 p.
- GRAVINA B. & DISCAMPS E. 2015. — MTA-B or not to be? Recycled bifaces and shifting hunting strategies at Le Moustier and their implication for the late Middle Palaeolithic in southwestern France. *Journal of Human Evolution* 84: 83-98. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.04.005>
- GRAVINA B., BACHELLERIE F., CAUX S., DISCAMPS E., FAIVRE J.-P., GALLAND A., MICHEL A., TEYSSANDIER N. & BORDES J.-G. 2018. — No reliable evidence for a Neanderthal-Châtelperronian association at La Roche-à-Pierrot, Saint-Césaire. *Scientific Reports* 8 (1): 15134. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33084-9>
- GRAYSON D. K. & DELPECH F. 2001. — The Upper Paleolithic at Grotte XVI (Dordogne, France): richness, evenness, and cave bears. BAR Publishing (coll. International Series; 1005): 187-197.
- GRAYSON D. K. & DELPECH F. 2003. — Ungulates and the Middle-to-Upper Paleolithic transition at Grotte XVI (Dordogne, France). *Journal of Archaeological Science* 30 (12): 1633-1648. [https://doi.org/10.1016/S0305-4403\(03\)00064-5](https://doi.org/10.1016/S0305-4403(03)00064-5)
- GRAYSON D. K., DELPECH F., RIGAUD J.-P. & SIMEK J. F. 2001. — Explaining the Development of Dietary Dominance by a Single Ungulate Taxon at Grotte XVI, Dordogne, France. *Journal of Archaeological Science* 28 (2): 115-125. <https://doi.org/10.1006/jasc.2000.0556>
- GROFF C., CALIARI A., DORIGATTI E. & GOZZI A. 1998. — Selection of denning caves by brown bears in Trentino, Italy, in GROFF C., CALIARI A., DORIGATTI E. & GOZZI A. (eds), *Ursus* 10: 275-279. <https://www.jstor.org/stable/3873136>
- GUIBERT P., BECHTEL F., SCHVOERER M., RIGAUD J. P. & SIMEK J. F. 1999. — Datation par thermoluminescence de sédiments chauffés provenant d'une aire de combustion moustérienne. *Archéosciences, revue d'Archéométrie* 23 (1): 163-175. <https://doi.org/10.3406/arsci.1999.982>
- GUTHRIE R. D. 1982. — Mammals of the Mammoth Steppe as Paleoenvironmental indicators, in HOPKINS D. M., MATTHEWS J. V., SCHWEGER C. E. & YOUNG S. B. (dir.), *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, New York: 307-326. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-355860-2.50030-2>
- GUTHRIE R. D. 1990. — *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe*. University of Chicago Press, Chicago and London, 323 p.
- HABERMEHL K.-H. 1985. — *Altersbestimmung bei Wild-und Pelztieren*. Paul Parey, Hamburg, 223 p.
- HAMMER Ø., HARPER D. A. T. & RYAN P. D. 2001. — PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9.
- HIGHAM T. 2011. — European Middle and Upper Palaeolithic radiocarbon dates are often older than they look: problems with previous dates and some remedies. *Antiquity* 85 (327): 235-249. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00067570>
- HUNTLEY B. 1990. — Dissimilarity mapping between fossil and contemporary pollen spectra in Europe for the past 13,000 years. *Quaternary Research* 33 (3): 360-376. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(90\)90062-P](https://doi.org/10.1016/0033-5894(90)90062-P)
- JAUBERT J., BORDES J.-G., DISCAMPS E. & GRAVINA B. 2011. — A new look at the end of the middle Palaeolithic sequence in Southwestern France, in DEREVIANKO A. P. & SHUNKOV M. V. (eds), *Characteristic Features of the Middle to Upper Paleolithic Transition in Eurasia*. Asian Palaeolithic Association, Novosibirsk: 102-115.
- KERVAZO B. & TEXIER J.-P. 2010. — Le site paléolithique de la grotte XVI (Dordogne, France) : lithostratigraphie, processus de formation et essai de chronologie. *Paléo* 21: 163-188. <https://doi.org/10.4000/paleo.1805>
- KOBY F. E. 1943. — Les soi-disant instruments osseux du Paléolithique alpin et le charriage à sec des os d'ours des cavernes. *Verhandlungen der Naturforscher der Gesellschaft in Basel* LIV: 59-95.
- KOBY F. E. 1953. — *Modifications que les ours des cavernes ont fait subir à leur habitat*. Premier Congrès International de Spéléologie, tome IV, section 4, Paris: 15-27.
- LEMOINE X., ZEDER M. A., BISHOP K. J. & RUFOLO S. J. 2014. — A new system for computing dentition-based age profiles in *Sus scrofa*. *Journal of Archaeological Science* 47: 179-193. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.04.002>
- LUCAS G., RIGAUD J.-P., SIMEK J. F. & SORESSI M. 2003. — *The Châtelperronian of Grotte XVI, Cénac-et-Saint-Julien (Dordogne, France)*. BAR Publishing (coll. International Series; 1620), Oxford: 289-298.
- MILLER F. 1974. — *Biology of the Kaminuriak population of barren-ground caribou. Part 2: Dentition as an indicator of age and sex; composition and socialization of the population*. Vol. 31. Canadian Wildlife Service, Ottawa, 88 p.
- OVERPECK J. T., WEBB R. S. & WEBB III T. 1992. — Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: no-analogs and the future. *Geology* 20 (12): 1071-1074. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1992\)020%3C1071:ME-NAVC%3E2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1992)020%3C1071:ME-NAVC%3E2.3.CO;2)
- PELEGRIN J. 1995. — *Technologie lithique - Le Châtelperronien de Roc-de-Combe (Lot) et de La Côte (Dordogne)*. CNRS Éditions (Cahiers du Quaternaire; 20), Paris, 297 p.
- PELEGRIN J. & SORESSI M. 2007. — Le Châtelperronien et ses rapports avec le Moustérien, in VANDERMEERSCH B. & MAUREILLE B. (dir.), *Les Néandertaliens: Biologie et cultures*. Éditions du CTHS, Paris: 283-296.
- POLLY P. D. & ERONEN J. T. 2011. — Mammal associations in the Pleistocene of Britain: implications of ecological niche modelling and a method for reconstructing palaeoclimate, in ASHTON N., LEWIS J. E. & STRINGER C. (dir.), *The Ancient human occupation of Britain. Developments in Quaternary Sciences* 14: 279-304. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53597-9.00015-7>
- QUILES J. 2003. — *Les Ursidae du Pléistocène moyen et supérieur en Midi méditerranéen: apports paléontologiques, biochronologiques et archéozoologiques*. Thèse de doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1332 p.
- RIGAUD J.-P., SIMEK J. F. & GE T. 1995. — Mousterian fires from Grotte XVI (Dordogne, France). *Antiquity* 69 (266): 902-912. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00082454>
- RIGLET P.-H. 1977. — *Contribution à l'étude de l'âge du cerf elaphé (Cervus elaphus L.)*. Thèse de doctorat, École Nationale Vétérinaire d'Alfort, Maisons-Alfort, 75 p.
- ROYER A., MONTUIRE S., LEGENDRE S., DISCAMPS E., JEANNET M. & LÉCUYER C. 2016. — Investigating the influence of climate changes on rodent communities at a regional-scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PLoS One* 11 (1): e0145600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145600>
- SEMKEN H. A., GRAHAM R. W. & STAFFORD T. W. 2010. — AMS ¹⁴C analysis of Late Pleistocene non-analog faunal components from 21 cave deposits in southeastern North America. *Quaternary International* 217 (1): 240-255. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.11.031>
- SORESSI M. 2002. — *Le Moustérien de tradition acheuléenne du sud-ouest de la France. Discussion sur la signification du faciès à partir de l'étude comparée de quatre sites: Pech-de-l'Azé I, Le Moustier, La Rochette et la Grotte XVI*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, Bordeaux, 330 p.
- STAFFORD T. W., SEMKEN H. A., GRAHAM R. W., KLIPPEL W. F., MARKOVA A., SMIRNOV N. G. & SOUTHON J. 1999. — First accelerator mass spectrometry ¹⁴C dates documenting contemporaneity of nonanalog species in late Pleistocene mammal communities. *Geology* 27 (10): 903-906. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1999\)027%3C0903:FAMSCD%3E2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1999)027%3C0903:FAMSCD%3E2.3.CO;2)

- STEWART J. R. R. 2005. — The ecology and adaptation of Neanderthals during the non-analogue environment of Oxygen Isotope Stage 3. *Quaternary International* 137 (1): 35-46. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2004.11.018>
- STINER M. C. 1997. — Why do bear bones and artifacts co-occur in Paleolithic cave sites? Observations from the Mediterranean rim, in TILLET T. & BINFORD L. R. (dir.), *L'Homme et l'ours / Man and bear*. Colloque international / International Meeting, Auberives-en-Royans (Isère) du 4 au 6 novembre 1997, Grenoble: 1-23.
- STINER M. C., KUHN S. L., WEINER S. & BAR-YOSEF O. 1995. — Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *Journal of Archaeological Science* 22 (2): 223-237. <https://doi.org/10.1006/jasc.1995.0024>
- VILLA P. & COURTIN J. 1983. — The interpretation of stratified sites: a view from underground. *Journal of Archaeological Science* 10 (3): 267-281. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(83\)90011-0](https://doi.org/10.1016/0305-4403(83)90011-0)
- VILLA P. & MAHIEU E. 1991. — Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution* 21 (1): 27-48. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(91\)90034-S](https://doi.org/10.1016/0047-2484(91)90034-S)
- WILLIAMS J. W. & JACKSON S. T. 2007. — Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5 (9): 475-482. <https://doi.org/10.1890/070037>
- WILLIAMS J. W., SHUMAN B. N., WEBB III T. 2001. — Dissimilarity analyses of late-Quaternary vegetation and climate in eastern North America. *Ecology* 82 (12): 3346-3362. <https://doi.org/10.2307/2680157>
- ZILHÃO J., D'ERRICO F., BORDES J.-G., LENOBLE A., TEXIER J.-P. & RIGAUD J.-P. 2006. — Analysis of Aurignacian interstratification at the Châtelperronian-type site and implications for the behavioral modernity of Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (33): 12643-12648. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605128103>

*Soumis le 30 octobre 2020;
accepté le 23 février 2021;
publié le 22 août 2022.*

ANNEXES

ANNEXE 1. — Taille des fragments étudiés. Dans le corpus étudié, 94 % des vestiges osseux de plus de 2 cm saisis dans la base de données ont été coordonnés à la fouille. Nombres de restes saisis dans la base de données pour cette étude, en fonction de classes de longueur centimétriques, et de leur traitement à la fouille (coordonnés ou issus des refus de tamis).



ANNEXE 2. — Composition taxinomique (Ongulés) des assemblages osseux des différents niveaux de la Grotte XVI d'après les études précédentes (Grayson & Delpech 2003).

Taxon	Stratum													
	0		As		Abc		Abb		Aib		B		C	
	NISP	%	NISP	%	NISP	%	NISP	%	NISP	%	NISP	%	NISP	%
<i>Bos/Bison</i>	2	0.09	4	0.80	26	1.83	38	2.49	17	3.79	26	4.41	44	8.15
<i>Equus spp.</i>	30	1.38	23	4.57	58	4.08	114	7.46	25	5.57	26	4.41	37	6.85
<i>C. capreolus</i>	10	0.46	14	2.78	99	6.97	141	9.23	58	12.92	103	17.49	77	14.26
<i>C. elaphus</i>	24	1.10	22	4.37	173	12.18	260	17.02	79	17.59	122	20.71	183	33.89
<i>Capra sp.</i>	2	0.09	5	0.99	6	0.42	12	0.79	1	0.22	11	1.87	12	2.22
<i>Megaceros giganteus</i>	0	—	0	—	0	—	1	0.07	0	—	0	—	0	—
<i>R. tarandus</i> (Rhinoceros)	2049	94.34	409	81.31	1011	71.20	887	58.05	235	52.34	248	42.11	142	26.30
<i>Rupicapra rupicapra</i>	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—	2	0.34	0	—
<i>Rupicapra rupicapra</i>	27	1.24	18	3.58	35	2.46	54	3.53	23	5.12	37	6.28	34	6.30
<i>Saiga tatarica</i>	26	1.20	3	0.60	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—
<i>Sus scrofa</i>	2	0.09	5	0.99	12	0.85	21	1.37	11	2.45	14	2.38	11	2.04
Σ	2172	—	503	—	1420	—	1528	—	449	—	589	—	540	—

ANNEXE 3. — Vérification et réattribution du matériel aux couches correspondantes, gestion des doublons.

Étant donné la complexité de l'identification des couches et sous-niveaux sur le terrain, et afin de vérifier l'attribution de chaque reste, nous avons systématiquement comparé les numéros des pièces saisies dans notre base de données à la base de données de terrain des pièces cotées fournie par J.-Ph. Rigaud et J. Simek. Pour les refus de tamis, nous avons préalablement attribué chaque « page » (les pages étant des relevés de terrain successifs de l'état des surfaces fouillées : ils constituent la plus petite unité de terrain utilisée pour identifier les refus de tamis) à une couche et un sous-niveau, pour pouvoir ré-attribuer les restes issus de ces refus de tamis. L'Annexe 4 représente ainsi la répartition du matériel analysé selon les couches et sous-niveaux de la base de données de terrain. Il appelle quelques remarques :

1) un très grand nombre de subdivisions stratigraphiques existent au sein des couches B et C, mais elles rassemblent rarement un grand nombre de pièces. De premiers tests d'analyses spatiales n'ont pas révélé de différences entre ces sous-ensembles stratigraphiques, et notre étude s'est donc concentrée donc sur les grands « ensembles » B et C, plutôt que leurs sous-niveaux ;

2) comme on pouvait s'y attendre, une petite partie des pièces de la couche B était présente dans les bacs « couche C » ($n = 25$), et inversement ($n = 41$), ce qui ne pose ici nullement problème vu que les données ont été mises en commun dans une même base de données ;

3) des pièces issues d'autres couches que B et C ($n = 36$), ou à l'interface entre C et D ($n = 2$), ont par mégarde été intégrées au corpus. Ces 38 pièces ont donc été retirés de notre base de données *a posteriori* ;

4) un certain nombre de pièces n'ont pas de dénomination de couche renseignées dans la BDD de terrain (lignes « B? »

et « C? » de l'Annexe 4, $n = 131$ et $n = 35$, respectivement). Étant donné le faible taux de mélange entre caisses (seulement 36 pièces d'autres couches sur un total de 5849 restes) et le fait que ces pièces étaient présentes dans les bacs « couche B » et « couche C », nous avons décidé de les intégrer à notre corpus d'analyse ;

5) lors de l'analyse, nous avons constaté que deux pièces (K13-1084 et L19-750) présentaient des coordonnées aberrantes : elles ont donc été exclues des analyses spatiales, mais incluses dans les autres analyses.

Au total, 5810 restes sont donc considérés ci-après pour l'analyse des couches B et C de la Grotte XVI, dont 4667 pièces coordonnées et 1143 pièces extraites des refus de tamis.

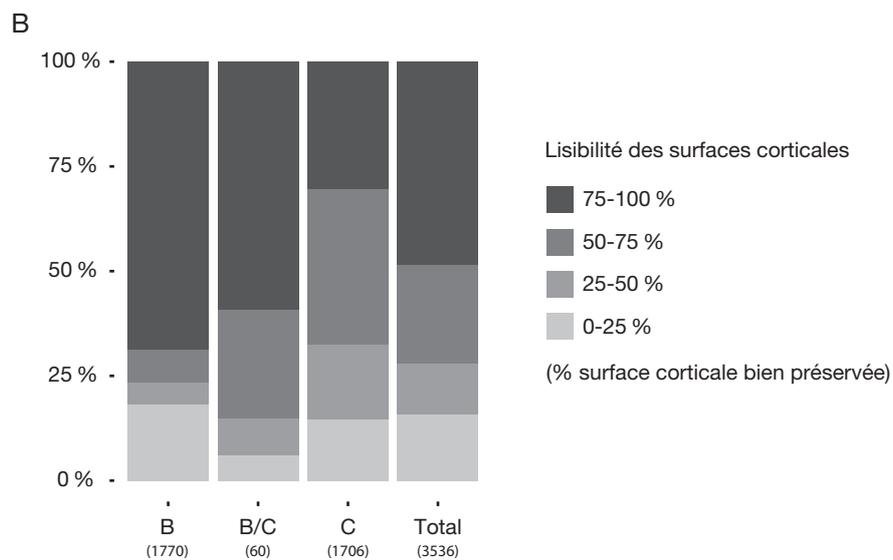
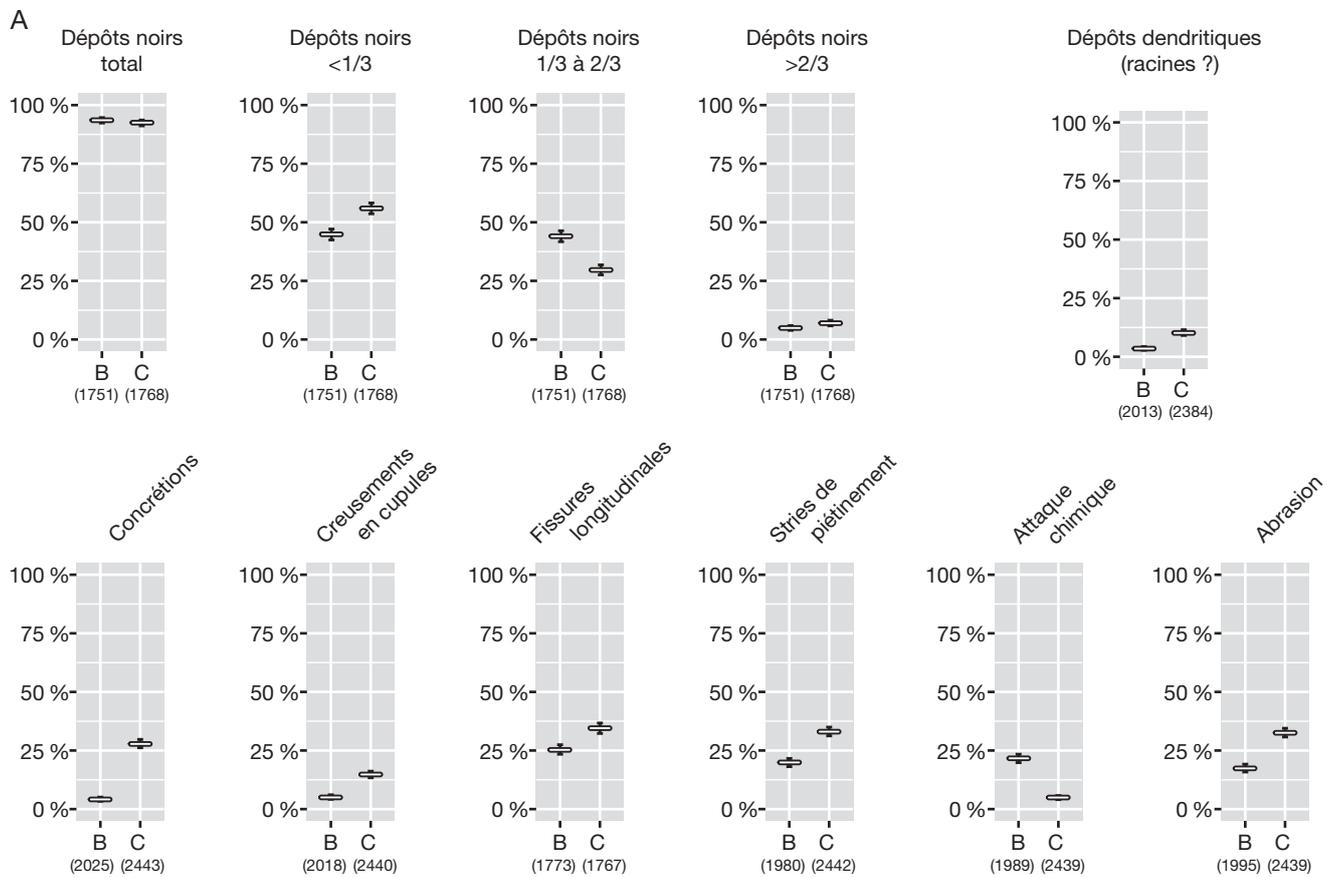
Lors de l'étude, plusieurs « vrais doublons » ont été identifiés : ces pièces portent le même numéro d'identification, mais proviennent parfois de deux couches différentes. Dans la grande majorité des cas, le numéro de « page » a permis de distinguer les doublons, et de les ré-attribuer aux coordonnées correspondantes.

Dans six cas cependant, il n'a pas été possible de distinguer les doublons, car ils provenaient de la même « page » (pièces I14-735, U4-652, J13-1106, J13-1083, K18-535 et K19-643). Pour les quatre premiers, la différence de Z entre les deux doublons est inférieure à 3 cm, et pour ces pièces, nous avons donc décidé de retenir comme coordonnées les valeurs moyennes des X, Y et Z des deux doublons. Pour K19-643, la couche attribuée n'est pas la même, et la différence de Z est de 15 cm : cette pièce a donc été exclue du corpus analysé. Pour K18-535, l'un des deux doublons a une valeur de X incompatible avec le carré K18 : c'est donc le XYZ cohérent avec le carroyage qui a été conservé.

ANNEXE 4. — Répartition par couche (selon la base de données de terrain) des pièces coordonnées intégrées à l'étude (bacs marqués « couche B » et « couche C »), en nombre de restes. Se reporter à l'Annexe 3 pour l'explication des dénominations « B ? » et « C ? ». Abréviations : **BDD**, base de données ; **NR**, nombre de restes.

Couches selon la BDD de terrain	Pièces analysées par C. Dancette (NR, bacs « C »)	Pièces analysées par E. Discamps (NR, bacs « B »)	Total
B (total)	25	2806	2831
B	17	1847	1864
B/BC	—	1	1
B/BC/BF	—	5	5
B/BF	—	7	7
BAREA1	—	1	1
BB	—	1	1
BC	6	305	311
BC/BF	—	27	27
BCMPLX	—	1	1
BF	2	586	588
BI	—	11	11
BJ	—	14	14
B ? (total)	—	131	131
B ? (pas dans BDD)	—	131	131
B/C (total)	126	125	251
B/BC/BF/C	—	3	3
B/BF/C	5	—	5
B/C	97	73	170
BC/BF/C	—	5	5
BC/C	1	2	3
BF/C	23	42	65
C (total)	2522	41	2563
C	2324	41	2365
C*	5	—	5
C/CA	30	—	30
C10	31	—	31
C10/11	9	—	9
C11	9	—	9
C37540	1	—	1
C9*	6	—	6
C9/10	7	—	7
CA	14	—	14
CA10	61	—	61
CA11	3	—	3
Cc	2	—	2
CC10	1	—	1
CS	19	—	19
C ? (total)	35	—	35
C ? (pas dans BDD)	35	—	35
C/D (total)	2	—	2
C/D	2	—	2
Autres couches	14	22	36
ABB	—	1	1
ABBI	7	14	21
ABLJ	2	3	5
AIB	—	3	3
AS	—	1	1
D	1	—	1
G	1	—	1
SP	3	—	3
Total	2724	3125	5849

ANNEXE 5. — **A**, Pourcentages de restes affectés (%NR, avec intervalles de confiance à 95%) par couche pour les altérations taphonomiques naturelles qui présentent des différences inter-couches statistiquement significatives. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre total de pièces observées par couche; **B**, proportions des restes (%NR) en fonction de la lisibilité de leurs surfaces corticales. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre total de pièces observées par couche.

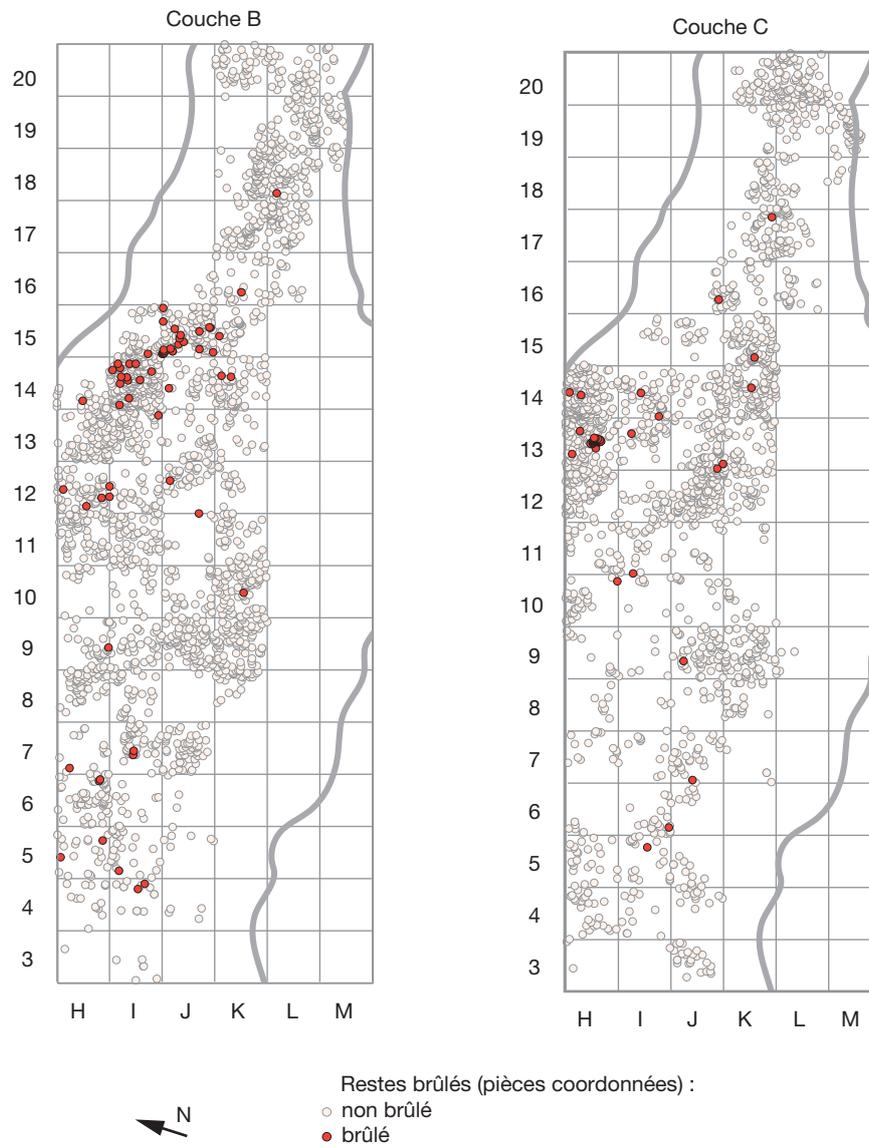


ANNEXE 6. — Types de fractures des os longs, par couche et taxon (en nombre de restes).

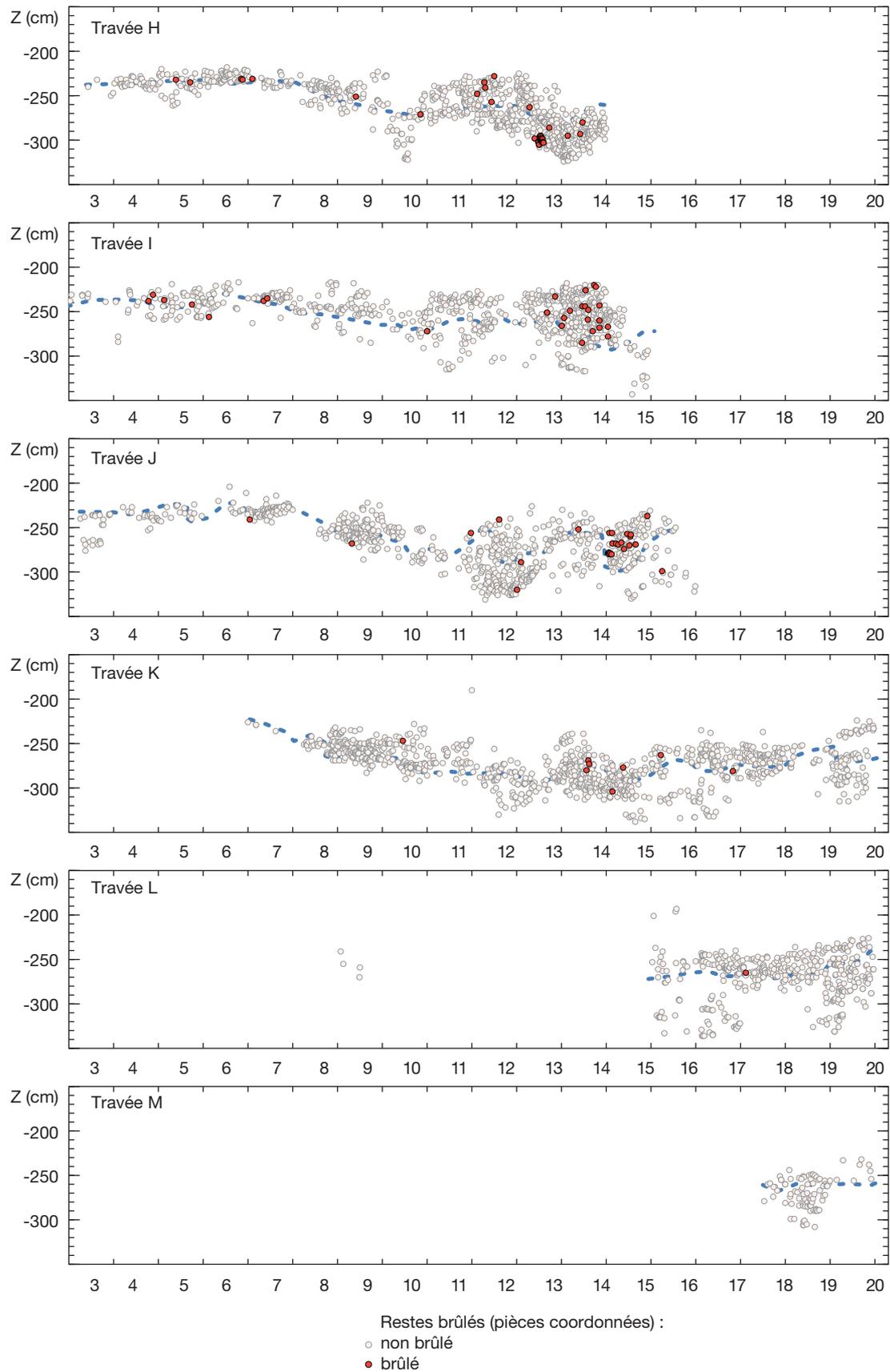
	Couche B			Couche C		
	Total	Herbivores	Ours (fœtus exclus)	Total	Herbivores	Ours (fœtus exclus)
Os frais	111	20	0	277	96	2
Os sec	32	3	0	187	31	4
Récent	53	14	0	12	7	0
Total	196	37	0	476	134	6
Frais/(Frais + Sec)	77,6 %	86,9 %	–	59,7 %	75,6 %	33,3 %

ANNEXE 7. — Exemples de raccords osseux longue-distance : **A**, raccord sur cassure (os frais) entre deux fragments de métatarse de Renne (couche B), distants à la fouille de 2,24 mètres (dont 17 cm de différence d'altitude) ; **B**, raccord sur cassure (os frais) entre deux fragments de tibia de Renne (couche C), distants à la fouille de 1,35 mètres (dont 40 cm de différence d'altitude). Échelles : 1 cm.

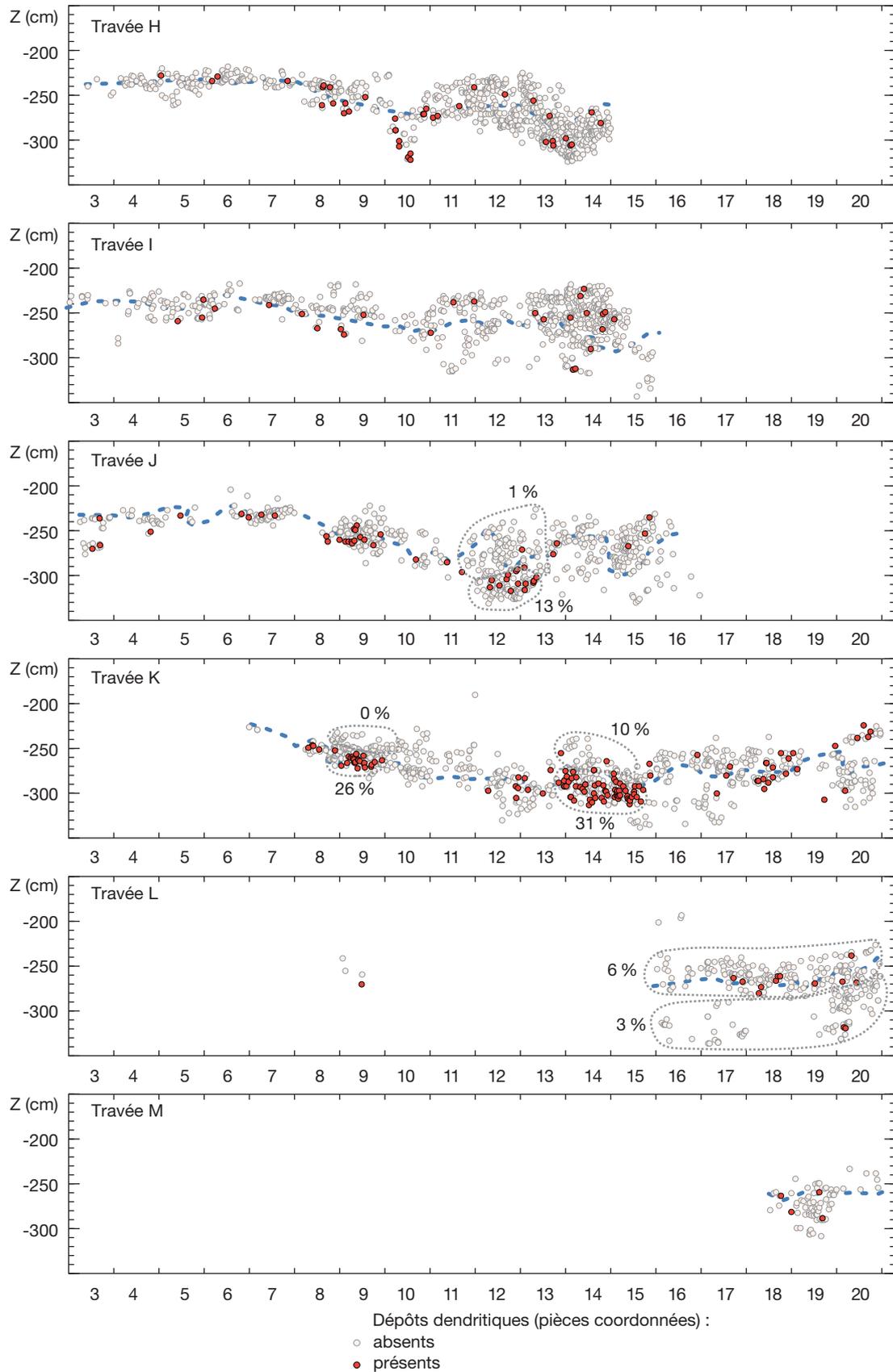
ANNEXE 8. — Répartition spatiale des vestiges brûlés coordonnés (Annexes 8 ; 9). Les restes osseux coordonnés brûlés sont rares. Ils se concentrent en quelques poches au Nord de la Salle, notamment en I14-J15 pour la couche B, et H13 pour la couche C. Les vestiges brûlés issus des refus de tamis n'ont pas été décomptés dans le cadre de cette étude. Projections zénithales (XY) des restes brûlés, par couche. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12 ; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).



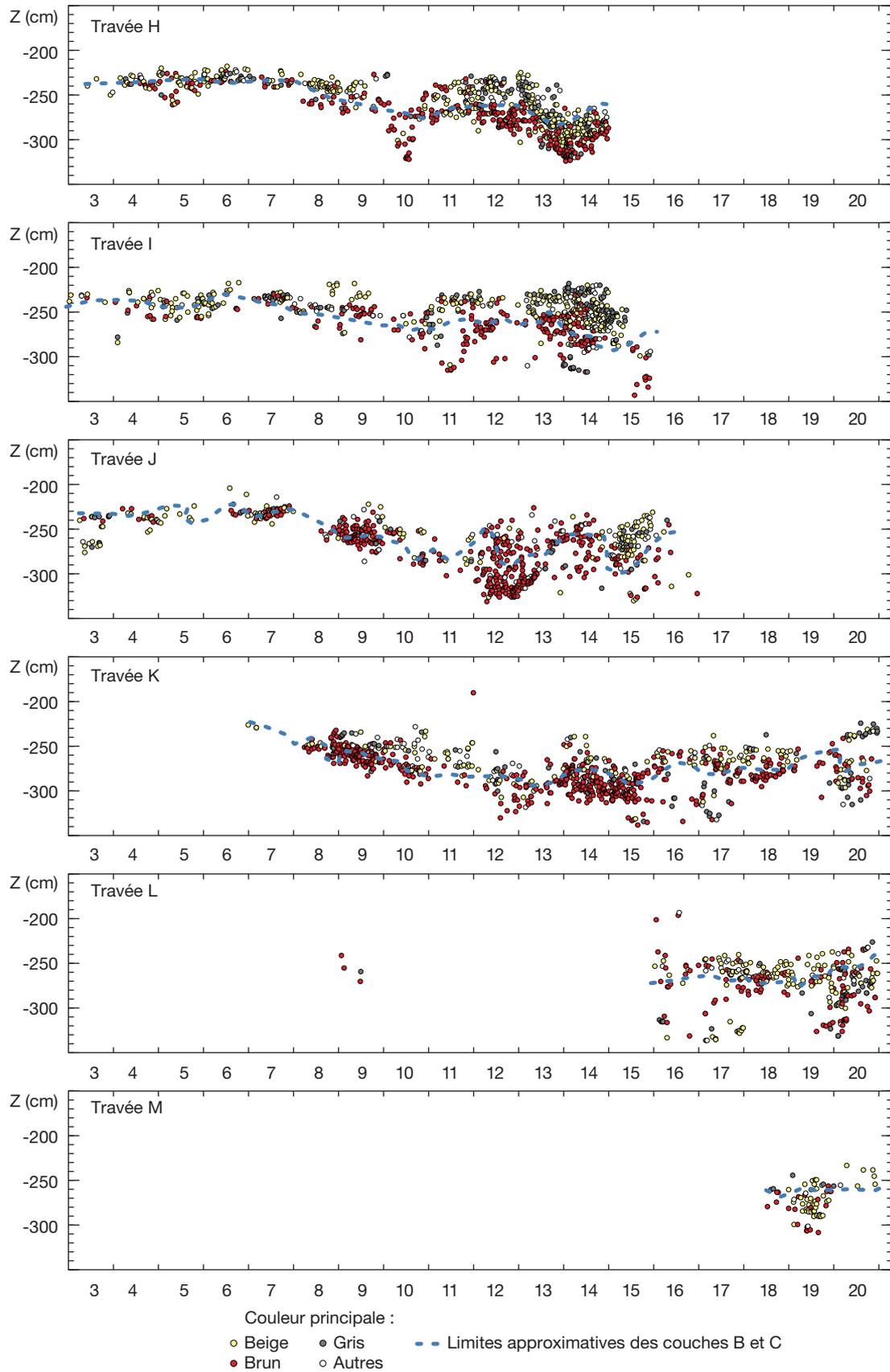
ANNEXE 9. — Projections sagittales (YZ) des restes brûlés, par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).



ANNEXE 10. — Projections sagittales (YZ) des restes portant des dépôts dendritiques, par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Les ellipses pointillées soulignent les zones où une organisation stratigraphique semble exister, avec, en chiffres noirs, la proportion de restes affectés (%NR). Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12; <https://ediscamps.github.io/GXVI>).



ANNEXE 11. — Projections sagittales (YZ) des restes selon leur couleur générale, par travée d'un mètre d'épaisseur de projection. Une vue 3D de ces projections est disponible en ligne (Annexe 12 ; <https://ediscamps.github.io/GXVI/>).



► Discamps E. & Dancette C.

ANNEXE 12. — Des vues 3D des projections sont disponibles soit directement sur le site internet <https://ediscamps.github.io/GXVI>, soit sous la forme d'une copie téléchargeable (fichier .zip rassemblant les pages web) pour une consultation en local : https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a27_s1