

La place du Rhinocéros dans le régime alimentaire des hyènes à Camiac (Gironde, France) et ses implications pour la compétition avec les derniers néandertaliens

Emmanuel DISCAMPS^a

Résumé

Dans le Sud-Ouest de la France entre 60 et 40 ka cal. BP, hommes et hyènes cohabitent dans les mêmes écosystèmes. Néanmoins, si les deux prédateurs exploitent pour partie les mêmes gibiers, les restes de rhinocéros laineux sont très rares dans les sites anthropiques alors qu'ils abondent dans certains repaires d'hyènes. À Camiac, *Coelodonta antiquitatis* représente près de 20 % des restes accumulés par l'Hyène. De nouvelles données acquises sur ce gisement particulier permettent de mieux comprendre si cette surreprésentation du Rhinocéros laineux est le reflet d'une réelle différence de régime alimentaire entre hyènes et derniers néandertaliens ou le simple artefact de biais taphonomiques.

Mots-clés. Rhinocéros laineux ; Hyène des cavernes ; Néandertal ; Moustérien final ; Sud-Ouest de la France.

Abstract

In Southwestern France, between 60 and 40 ka cal. BP, men and cave hyenas coexisted and flourished in the same ecosystems. However, if they both hunted the same prey, remains of Woolly rhinoceros are very scarce in anthropogenic accumulations compared to some hyena dens. At Camiac, *Coelodonta antiquitatis* represented nearly 20% of the remains which were accumulated by the cave hyena. New data acquired on this particular site permits us to understand better whether this overrepresentation of the Woolly rhinoceros should be correlated with a true difference in the diet of the two predators or if it is simply due to a taphonomic bias.

Keywords. Woolly rhinoceros ; cave hyena ; Neanderthal ; Late Mousterian ; Southwestern France.

a. UMR 5199-PACEA, CNRS/Université Bordeaux 1. Avenue des Facultés, 33405 Talence CEDEX, France. ediscamps@gmail.com.

Introduction

Dans le Sud-Ouest de la France, la période comprise entre 60 et 40 ka cal. BP est l'objet de vifs débats car elle voit la combinaison de fluctuations climatiques rapides avec les prémisses d'importants changements culturels et anthropologiques. L'un des événements majeurs, outre le passage entre Paléolithique moyen et supérieur, est la disparition des Néandertaliens. Dans les différents scénarios proposés pour expliquer cette extinction, la compétition interspécifique est un des principaux moteurs mis en avant (p. ex., Mellars, 2004; Banks *et al.*, 2008; Morin, 2008). Ces hypothèses font référence à une compétition entre derniers néandertaliens et premiers hommes modernes, bien que de sérieux doutes subsistent sur leur coexistence dans un même territoire (cf. travaux sur les interstratifications [Bordes, 2003; Zilhão *et al.*, 2006] et sur les auteurs du Châtelperronien [Bar-Yosef et Bordes, 2010; Higham *et al.*, 2010]).

Par ailleurs, le rôle des autres grands prédateurs n'est que rarement considéré. Dans le Sud-Ouest de la France, à la fin du Paléolithique moyen, les derniers néandertaliens partagent pourtant leur territoire avec de nombreux compétiteurs potentiels (p. ex., loups, lions et hyènes des cavernes). Si la compétition interspécifique est considérée comme moteur d'extinction, il semble nécessaire d'y intégrer l'ensemble des grands carnivores et pas seulement les groupes humains.

Parmi les grands carnassiers, l'Hyène des cavernes (*Crocuta crocuta spelaea*) est la plus abondante dans les registres paléontologiques et archéologiques de cette période, notamment en raison de son comportement accumulateur (Fosse, 1995; Brugal *et al.*, 1997). Cette particularité en fait un candidat idéal en vue de reconstitutions paléoécologiques.

En écologie, un paramètre essentiel dans l'estimation du degré de compétition entre deux espèces est le recouvrement de niches (Ramade, 1994) : si de nombreuses stratégies d'évitement existent (p. ex., différences dans les tailles des proies, populations ciblées, périodes/heures d'activité [Brugal et Fosse, 2004]), deux prédateurs sont potentiellement en compétition s'ils exploitent les mêmes gibiers.

Ce travail traite des différences ou similitudes qui ont pu exister entre les régimes alimentaires des derniers néandertaliens et des hyènes des cavernes, afin d'apporter quelques éléments de discussion sur le degré de compétition entre ces deux grands prédateurs.

Analyse des listes fauniques quantifiées

De premiers éléments de comparaison peuvent être apportés en confrontant les listes fauniques issues des sites archéologiques et paléontologiques (tabl. 1, données compilées in Discamps, 2010; Discamps *et al.*, sous presse). Durant le Moustérien final, les Néandertaliens ont essentiellement chassé des bovinés et des chevaux (fig. 1). Les repaires d'hyènes subcontemporains (en accord avec les

Site	Code	Références (étude faunique)
Sites anthropiques (Moustérien final)		
Combe Grenal	CG	Guadelli, 1987
Fieux	Fieu	Guadelli, inédit <i>in</i> Grayson et Delpech, 2006
Hauteroche	Haut	Paletta, 2005
Mauran	Maur	David et Fosse, 1999
Quina (Amont)	Qui	Armand <i>in</i> Debénath et Jelinek, 1990
Saint-Césaire	StCe	Morin, 2008
Repairs d'hyènes pseudo-contemporains		
Bourgeois Delaunay	BD	David et Prat, 1965
Camiac	Cam	Discamps, inédit
Chauverie	Chauv	Discamps, thèse en cours
Plumettes	Plu	Beauval et Morin, 2010
Pradelles (galerie aux poules)	Prad	Beauval <i>in</i> Maureille <i>et al.</i> , inédit
Rochers de Villeneuve	RDV	Beauval et Morin, 2010
Theillat	Thei	Raynal <i>et al.</i> , 1989
Tournal	Tou	Magniez, 2009

Tab. 1. Liste des sites inclus dans la figure 1 et références des études fauniques utilisées.

datations absolues, les industries lithiques associées et les données biostratigraphiques) présentent de grandes similitudes en termes de faunes consommées, également dominées par les Bovinés et le Cheval. Néanmoins, un autre taxon est parfois abondant dans certains repaires d'hyènes (Camiac, Theillat, Bourgeois Delaunay) : le Rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*).

Cette abondance du Rhinocéros dans trois repaires d'hyènes (si rare dans les sites anthropiques et les autres repaires) résulte-t-elle d'une véritable différence de régime alimentaire ou de biais taphonomiques ? Si, pour une grande partie, hommes et hyènes chassaient les mêmes gibiers à la fin du Paléolithique moyen, des doutes subsistent sur la véritable place du Rhinocéros laineux dans le régime alimentaire des hyènes.

Matériel et méthodes

Le réexamen de l'ensemble des vestiges osseux issus de Camiac a été entrepris afin de compléter l'étude de J.-L. Guadelli (1987, 1989) et pour apporter des explications sur cette surreprésentation du Rhinocéros laineux. En effet, Camiac (Lenoir, 1980, 1990 ; Guadelli *et al.*, 1988), avec 198 restes de rhinocéros (tabl. 2), fait partie de ces repaires d'hyènes particuliers.

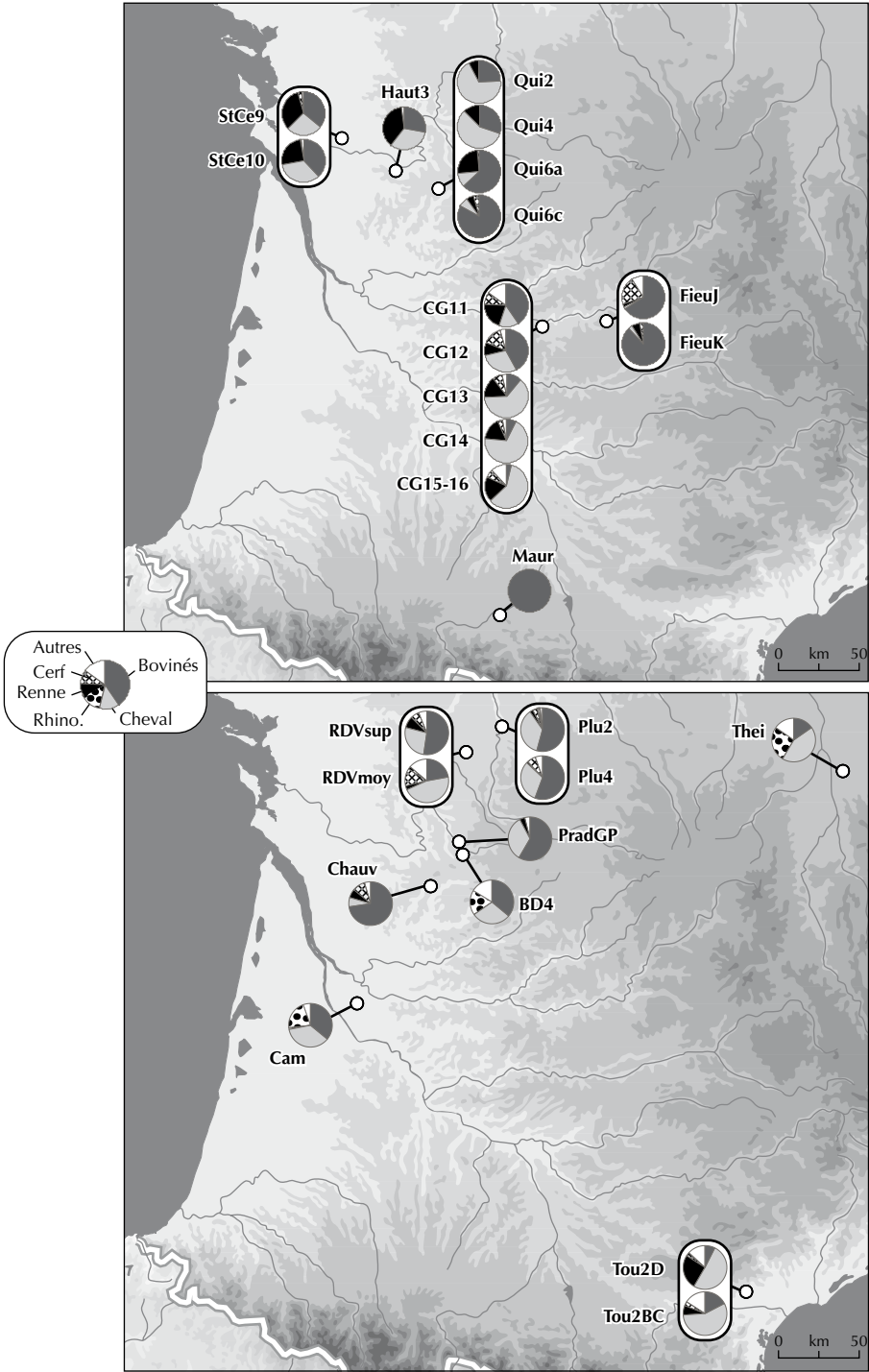


Fig. 1. Proportions des différents ongulés (en % NR) dans les assemblages anthropiques à la fin du Moustérien (haut) et dans les repaires d'hyènes subcontemporains (bas).

Taxon	NR	NMI
<i>Bovinae</i> (4)	431	32
<i>Cervus elaphus</i> (2/3)	14	1
<i>Coelodonta antiquitatis</i> (4/5)	198	20
<i>Equus caballus</i> (3)	384	14
<i>Equus hydruntinus</i> (2/3)	7	2
<i>Mammuthus primigenius</i> (5)	26	3
<i>Megaloceros giganteus</i> (4)	42	5
<i>Rangifer tarandus</i> (2)	3	1
<i>Sus scrofa</i> (2)	4	1
Total Herbivores	1109	79
<i>Crocota crocuta spelaea</i> (2)	80	6
<i>Panthera spelaea</i> (2)	4	1
<i>Ursus spelaeus</i> (3)	7	2
<i>Vulpinae</i> (1)	8	1
Total Carnivores	99	10
Mammifères taille 1/2	81	
Mammifères taille 2/3	15	
Mammifères taille 3	4	
Mammifères taille 3/4	452	
Mammifères taille 4	17	
Mammifères taille 4/5	62	
Mammifères taille 5	21	
Mammifères taille indéterminée	666	
Total indéterminés	1318	
Total	2526	

Tab. 2. Nombre de restes (NR) et nombre minimum d'individus (NMI) des herbivores, carnivores et indéterminés. La classe de taille (de 1 à 5) attribuée à chaque taxon est indiquée entre parenthèses.

Suite à une analyse taphonomique conduite sur l'ensemble du matériel, chaque fragment a été mesuré (longueur et largeur), observé à la loupe – $\times 20$ – et les différentes modifications (biologiques et physico-chimiques) ont été notées. Les fragments indéterminés ont été attribués à des classes de taille (adaptées selon Fosse, 1994; Castel, 1999). La longueur et la circonférence des os longs ont été codifiées et l'observation des angles, contours et bords de fracture a permis de distinguer les cassures récentes, sur os frais et sur os sec (Villa et Mahieu, 1991). Les fractures portant des marques de dents ont été classées comme cassures sur os frais.

Cadre théorique

Cinq hypothèses pourraient expliquer l'abondance du Rhinocéros à Camiac. La première implique que le Rhinocéros aurait été particulièrement abondant dans l'environnement et qu'il aurait représenté une proie fréquente des hyènes. Néanmoins, cette hypothèse ne peut être validée sans une évaluation préalable des nombreux biais qui ont pu intervenir :

- Un ramassage sélectif à la fouille (récole préférentielle des plus grosses pièces?)
- Les os de rhinocéros, plus résistants, ont potentiellement mieux supporté les processus postdépositionnels (conservation différentielle).
- Il est possible que les bovinés et les chevaux aient été accumulés par les hyènes et que la présence du Rhinocéros incombe à un autre agent accumulateur (p. ex., accumulation naturelle de carcasses de rhinocéros mélangée avec les restes d'un repaire).
- Enfin, comme l'envisage J.-L. Guadelli (1989), les os plus résistants de rhinocéros ont pu être moins fragmentés lors de la consommation des carcasses par les hyènes.

En confrontant les nouvelles données acquises sur le Rhinocéros, les Bovinés et le Cheval, chacun de ces biais sera discuté afin d'apporter des éléments de réponse concernant la surreprésentation du Rhinocéros dans les repaires d'hyènes.

Fouille et conservation différentielle

Camiac a été fouillé par M. Lenoir entre décembre 1973 et mars 1974 dans des conditions particulières : fouilles de sauvetage, tamisage impossible (Lenoir, 1980, com. pers.). L'abondance du Rhinocéros est donc potentiellement à relier à une collecte préférentielle des plus gros ossements, plus facilement repérables. Néanmoins, les fragments de petite taille (2 cm à 5 cm) sont les plus abondants et les pièces indéterminables sont nombreuses (fig. 2), ce qui est compatible avec des repaires fouillés plus précautionneusement (Villa *et al.*, 2004).

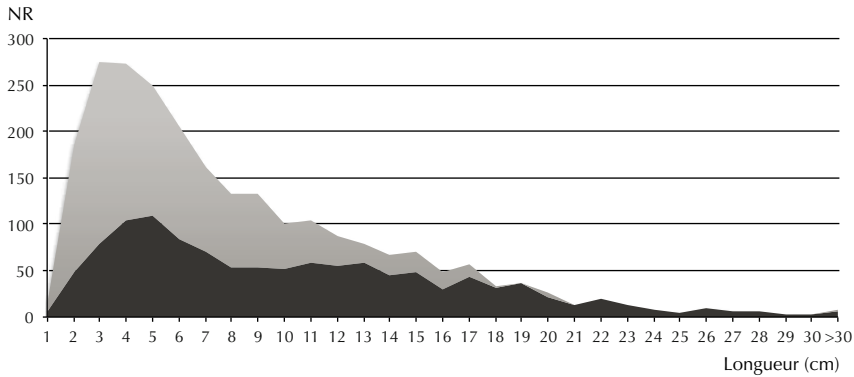


Fig. 2. Répartition des restes fauniques déterminés (en noir) et indéterminés (en gris) en nombre de restes par classe de taille centimétrique.

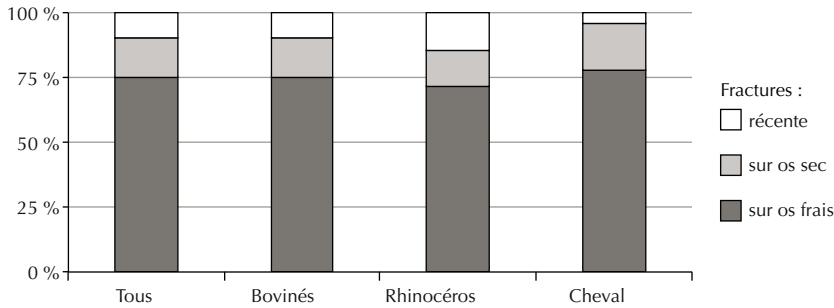


Fig. 3. Types de fracturation des os longs pour différents taxons (« Tous » = ensemble du matériel).

Une fouille rapide est aussi potentiellement synonyme d'un plus grand risque de casse à la fouille, notamment pour les petits et moyens ongulés dont les os sont fragiles. Cependant, les fractures récentes sont très rares et il n'y a pas de différences importantes entre taxons (fig. 3).

La troisième hypothèse implique que les os de rhinocéros aient été moins fragmentés par des processus postdépôt (p. ex., pression sédimentaire). Les fractures sur os sec sont cependant minoritaires et, de nouveau, il n'y a pas de différences significatives entre taxons (fig. 3). L'impact de la conservation différentielle sur l'abondance des différents ongulés apparaît négligeable.

Différence d'agent accumulateur

Globalement, les indices d'un repaire d'hyènes sont nombreux (coprolithes abondants, restes d'hyènes fréquents, adultes et juvéniles). De plus, 30 % des

os sont rognés et 10 % sont digérés : ces chiffres sont parfaitement compatibles avec ce qui est connu pour d'autres repaires d'hyènes, même si de légères différences quantitatives sont observables (Villa *et al.*, 2004 ; Beauval et Morin, 2010). Ces différences s'expliquent aisément par les méthodes de récolte. C. Beauval et E. Morin (2010) ont montré l'importance des classes de taille sur ces valeurs : les os de plus grande dimension sont plus souvent rognés que ceux de petite taille, qui sont plus fréquemment digérés.

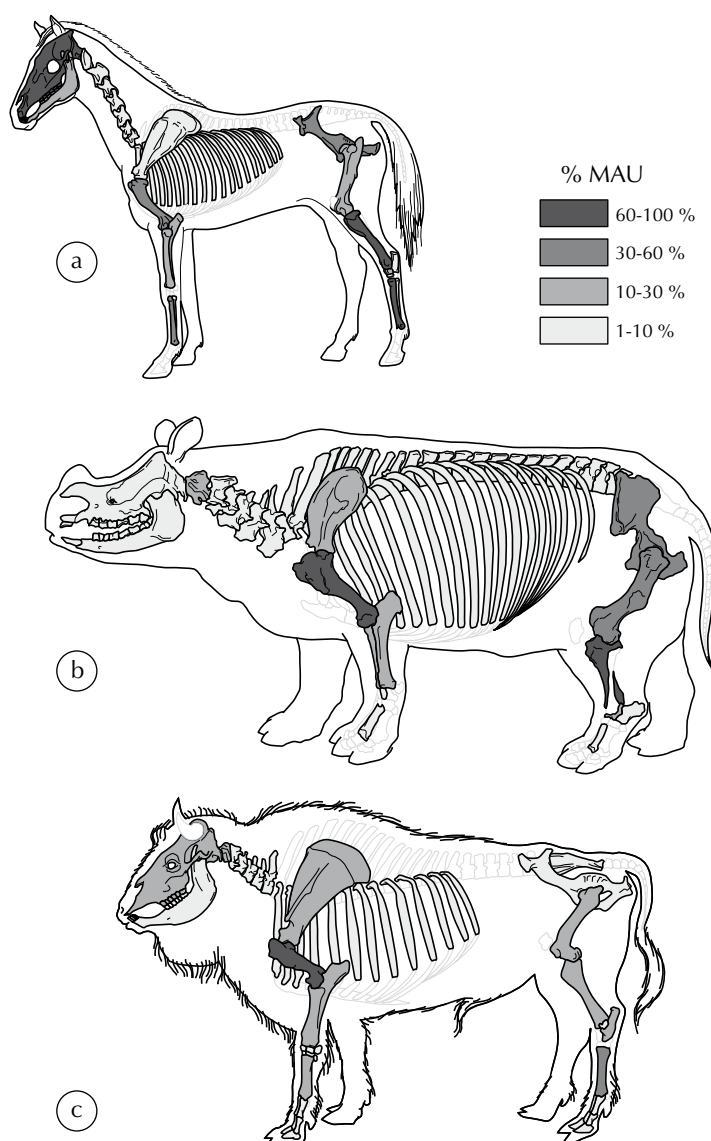


Fig. 4. Profils squelettiques (en % Minimal Animal Unit) pour le Cheval (a) le Rhinocéros (b) et les Bovinés (c) (Dessins : M. Coutureau, archeozoo.org).

Les traces d'origine anthropique sont extrêmement rares ($n = 9$). La lisibilité des surfaces osseuses ne peut expliquer cette quasi-absence : en ne prenant en compte que les surfaces corticales bien préservées ($n = 2229$), seuls 0,4 % des restes portent des stries. Une centaine de vestiges lithiques a été recueillie, mais l'analyse de leur répartition spatiale montre qu'ils ne sont pas en association stricte avec les restes fauniques (Discamps, thèse en cours). Une seule connexion anatomique a été repérée à la fouille et les os complets ne représentent que 4,3 % du matériel.

La comparaison des données taphonomiques par taxon n'identifie aucune différence majeure. Les restes de rhinocéros sont fréquemment rognés (64,2 %), tout comme ceux de bovinés (44,9 %) et de cheval (30,8 %). Hormis pour les bovinés (sur 3 restes), aucune strie de découpe n'a été identifiée sur ces taxons. Il semble qu'à la fois bovinés, chevaux et rhinocéros aient été accumulés par l'Hyène.

Les profils squelettiques de ces trois espèces sont très proches, malgré quelques différences (p. ex., vestiges crâniens de rhinocéros plus rares). Les os longs, les ceintures et le crâne dominant, alors que le squelette axial est nettement sous-représenté. Ces profils squelettiques sont proches de ceux identifiés dans de nombreux repaires d'hyènes (Fosse, 1994; 1995; Brugal *et al.*, 1997).

Consommation par les hyènes

Degré de fragmentation (restes déterminés)

Les os de rhinocéros étant plus massifs et plus résistants, il est probable qu'ils ont été moins fragmentés par les hyènes et que, par conséquent, le Rhinocéros apparaît surreprésenté par rapport aux proies de plus petite stature. Dans le registre actuel, P. Richardson (1980) a démontré que la consommation de carcasses par les hyènes aboutit à une fragmentation plus poussée des petits ongulés et, par conséquent, à une surreprésentation des plus grands par rapport à leur place réelle dans la diète. Le rapport entre nombre de restes et nombre minimum d'individus montre effectivement que le Rhinocéros ($198/20 = 9,9$) semble moins fragmenté que les Bovinés ($431/32 = 13,5$) ou le Cheval ($384/14 = 27,4$).

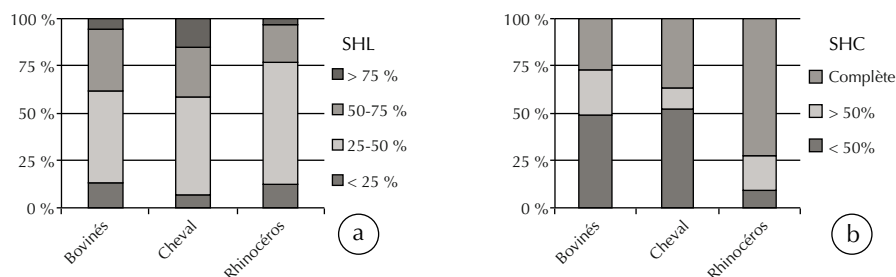


Fig. 5. Longueur relative (SHL) et circonférence relative (SHC) des fragments d'os longs pour les Bovinés, le Cheval et le Rhinocéros.

La fragmentation des os longs des trois taxons (fig. 5) montre peu de différences en termes de longueur de fragment (majoritairement entre un quart et la moitié de la longueur totale de l'os). À l'inverse, les os de rhinocéros conservent bien plus souvent une circonférence complète. Les cylindres diaphysaires représentent plus de 70 % des os de rhinocéros, alors que pour les bovinés et les chevaux, ils sont largement minoritaires. En ce sens, les os de bovinés et de chevaux sont plus fragmentés que ceux de rhinocéros.

L'identification de cette différence de fragmentation entre taxons n'est cependant pas directement porteuse d'information sur la sous- ou surreprésentation du Rhinocéros. La relation entre degré de fragmentation et nombre de restes (NR) est complexe et non linéaire.

En effet, si l'on suit les modèles théoriques (fig. 6, Marshall et Pilgram, 1993), deux cas de figure se succèdent lorsque la fragmentation d'un assemblage osseux augmente.

Dans un premier temps, une fragmentation importante aboutit à des fragments qui restent déterminables, et donc le NR augmente. Dans ce cas-là, les os de bovinés et de chevaux étant plus fragmentés, leurs NR sont artificiellement augmentés et le Rhinocéros est sous-représenté. L'abondance du Rhinocéros ne pourrait donc être interprétée que comme le signe d'une véritable importance de ce taxon dans le régime alimentaire de l'Hyène.

Dans un second temps, cependant, une fragmentation plus poussée produit des fragments cette fois-ci indéterminables et, par conséquent, le NR déterminés diminue. Les os de bovinés et de chevaux, plus fragmentés, seraient alors sous-représentés. La fragmentation plus importante des os de bovinés et de chevaux expliquerait alors la surreprésentation du Rhinocéros.

Importance des indéterminés

Il est donc possible qu'une grande partie des restes d'ongulés de plus petite taille que le Rhinocéros ait été réduite à l'état d'esquilles indéterminables. Nous avons cherché à estimer l'importance de ces fragments et le nombre d'os et d'individus qu'ils pouvaient potentiellement représenter. La comparaison en nombre de restes (tabl. 3), montre effectivement que les indéterminés de taille Bovinés/Cheval (3/4) sont bien plus abondants que ceux de taille Rhinocéros/Mammouth (4/5). Le recouvrement partiel des classes de taille complique

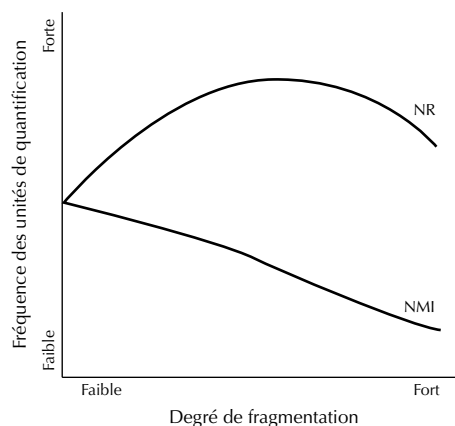


Fig. 6. Relation théorique entre NR, NMI et fragmentation (modifié d'après Marshall et Pilgram, 1993).

	Cheval	Bovins	Rhinocéros
NR mesurés (1)	371	413	188
Surface totale (cm ²) (2)	28075	57074	47581
NR/cm ² (3) = (1)/(2)	0,013	0,007	0,004

	NR mesurés	Surface totale (cm ²) (4)	NR maximum déterminés parmi les indéterminés, par taxon et classe d'in- déterminés = (3) × (4)		
MAM ind.	641	5063	67	37	20
MAM 2/3	15	279	4		
MAM 3	3	88	1		
MAM 3/4	422	14034	185	102	
MAM 4	17	1656		12	7
MAM 4/5	60	3455		25	14
MAM 5	20	1549			6

Tab. 3. *Calculs de surface osseuse pour les fragments indéterminés (MAM) par classe de taille et pour les trois principaux taxons (détails des calculs dans le texte et le tableau). Certains restes, très fragmentés, n'ont pu être mesurés et ne sont pas pris en compte.*

cependant les comparaisons. De plus, la taille réduite des fragments indéterminables biaise les quantifications effectuées en NR.

Parmi les méthodes de quantification, le poids ne peut être ici utilisé en raison du fort concrétionnement de certains secteurs. Un calcul de surface, bien qu'approximatif, permet d'estimer la quantité d'os et donc d'individus que représentent ces fragments indéterminés. La surface osseuse a été calculée en fonction des longueur, largeur et circonférence des fragments, en considérant les os longs comme des cylindres ($\text{surface} = \text{largeur} \times \text{longueur} \times \pi \times \text{SHC} / 3$; avec SHC entre 1 et 3 selon la circonférence du fragment par rapport à un os complet).

Les disparités entre quantification en NR et en surface osseuse sont particulièrement importantes lorsqu'on prend en compte les indéterminés (tabl. 3). Si 413 restes de bovins représentent 5,7 m² de surface osseuse, 422 restes de mammifères de taille 3/4 ne représentent que 1,4 m². Plus remarquable encore, les 641 restes de mammifères de classe de taille indéterminée ne représentent que 0,5 m² de surface osseuse. Étant donné que le NR indéterminés est peu représentatif suite à la fragmentation, nous avons cherché à estimer combien la surface osseuse des restes indéterminés pourrait représenter en termes de NR, si ces derniers étaient de taille comparable aux restes déterminés (cf. calculs du tabl. 3). Le recouvrement partiel des classes de taille et le nombre d'espèces présentes

empêchent de réattribuer les fragments indéterminés. Il est néanmoins possible d'estimer le biais maximum induit par la fragmentation, en attribuant les restes indéterminés de sorte que les effectifs des ongulés de taille 3/4 soient les plus augmentés. Dans ce scénario extrême, tous les restes de mammifères de taille 2/3, 3, 3/4 et indéterminée sont attribués au Cheval et tous les restes de mammifères de taille 4 et 4/5 aux Bovinés. En augmentant ainsi les effectifs de ces taxons (respectivement + 257 et + 37 restes), le Rhinocéros passe de 17,9 à 14,5 % des herbivores consommés par l'Hyène. L'influence de la fragmentation des mammifères de taille 3/4 sur l'abondance du Rhinocéros est donc réelle, mais semble mineure, même dans un cas extrême.

Il faut rappeler qu'à Camiac le sédiment n'a pas été tamisé et qu'une certaine quantité de fragments indéterminables n'a donc sûrement pas été récoltée. De plus, il est probable qu'une partie des petits fragments a totalement disparu, notamment suite à la digestion par les sucs gastriques des hyènes. La surface osseuse négligeable que représente les fragments indéterminés tend cependant à minimiser l'importance de ces restes non récupérés à Camiac.

Discussion : quelle place pour le Rhinocéros ?

Si certains doutes subsistent sur l'importance des fragments indéterminés, aucun biais taphonomique ne semble expliquer la surreprésentation du Rhinocéros à Camiac. Au moins 20 individus (dont une majorité d'adultes, pesant 2 à 3 tonnes chacun) ont été identifiés, soit 40 à 60 tonnes de biomasse animale consommée par l'Hyène. Le Rhinocéros n'était donc pas une proie négligeable.

Par conséquent, dans la première moitié du MIS 3 dans le Sud-Ouest de la France, la subsistance des hommes et des hyènes reposait essentiellement sur les mêmes gibiers (bovinés et chevaux), à l'exception du Rhinocéros dont les indices de consommation par les derniers néandertaliens sont faibles, voire inexistantes (NR entre 0 et 2 maximum dans les sites anthropiques). Une exploitation du rhinocéros a pu être mise en évidence pour d'autres périodes et d'autres régions, mais essentiellement en contexte de plein air [p. ex., Mont-Dol et Biache-Saint-Vaast (Louguet-Lefebvre, 2005)]. Les sites de plein air n'ont peut-être pas été conservés dans le Sud-Ouest de la France et les hommes ne ramenaient potentiellement que des quartiers de viande désossés dans leurs campements, empêchant ainsi toute reconstitution archéozoologique quelques millénaires plus tard.

Les analyses isotopiques menées sur des vestiges humains et animaux provenant de gisements du Moustérien final et de repaires d'hyènes (y compris Camiac) montrent que les derniers néandertaliens ont pu consommer du Rhinocéros, mais dans des proportions inconnues [entre 0 et 75 % du régime alimentaire

néandertalien (Bocherens *et al.*, 2005)]. Si les auteurs de ces études s'attardent sur de potentielles différences de régime alimentaire entre derniers néandertaliens et hyènes, leurs interprétations s'appuient sur des tendances (sans analyse statistique). Les valeurs des modèles de mélange montrent en outre des chevauchements particulièrement conséquents (Bocherens *et al.*, 2005 : p. 81).

Les preuves d'une exploitation du rhinocéros par les derniers néandertaliens dans le Sud-Ouest de la France manquent cruellement, alors qu'elles existent pour les hyènes.

Le mode d'acquisition du Rhinocéros par les hyènes reste difficile à appréhender. À Camiac, la rareté des vestiges dentaires (fig. 4) empêche la construction d'un profil de mortalité représentatif. Seuls six individus ont été identifiés [méthode d'éruption et usure dentaire (Louguet-Lefebvre, 2005)] : 3 juvéniles (0-3 ans) et 3 jeunes adultes (venant de se séparer de leur mère, 4-12 ans). Ce profil ne correspond pas à une mortalité naturelle mais plutôt à une chasse des individus les moins aguerris. Les hyènes actuelles n'hésitent pas à s'attaquer aux rhinocéros, en particulier juvéniles et jeunes adultes (Kruuk, 1972). Il est probable que les hyènes ont chassé au moins une partie des rhinocéros consommés à Camiac.

Conclusion

À la fin du Moustérien, un environnement steppique riche semble se développer, avec des troupeaux d'herbivores de grande taille qui représentent une biomasse d'ongulés particulièrement importante (Delpech, 1999; Discamps, thèse en cours). Dans cet écosystème, groupes humains et hyènes des cavernes exploitaient principalement les mêmes taxons, à l'exception notable du Rhinocéros. Le croisement des données archéozoologiques, paléontologiques et le réexamen de la faune de Camiac semblent montrer que l'Hyène était la seule qui exploitait les populations de rhinocéros, un réservoir de biomasse important. L'Hyène exploitait une ressource supplémentaire et cet avantage décisif explique peut-être pour partie son abondance à cette période (Discamps, 2010).

Néanmoins, Camiac reste un site qui fait exception, comparé à d'autres repaires subcontemporains. Il est encore difficile de préciser si l'abondance du Rhinocéros reflète ici un biotope particulier, dans le temps (est-ce une phase particulière?) ou dans l'espace (la Gironde reste peu documentée par rapport à d'autres régions).

L'identification de cette légère différence de régime alimentaire devra être appuyée par de plus amples investigations, notamment sur les stratégies d'acquisition des différentes proies (profils de mortalité des populations ciblées? chasse *vs* charognage?), avant de pouvoir se prononcer sur un potentiel recouvrement de niche. Une reconstruction paléoécologique complète semble nécessaire afin de discuter des détails de la compétition et de la cohabitation entre hyènes et derniers néandertaliens.

Remerciements

Merci à J.-P. Brugal dont les commentaires et suggestions ont permis d'améliorer ce manuscrit et d'approfondir ma réflexion. C. Beauval et B. Maureille ont accepté avec grande générosité l'exploitation de données encore inédites. Je tiens également à remercier J.-L. Guadelli, V. Laroulandie, M. Lenoir et M.-C. Soulier pour nos discussions enrichissantes.

Bibliographie

- BANKS W., D'ERRICO F., TOWNSEND PETERSON A., KAGEYAMA M. SIMA, A., SÁNCHEZ GOÑI M. F., 2008.— Neanderthal extinction by competitive exclusion, *PloS One*, 3, 12, p. 1-8.
- BAR-YOSEF O., BORDES J.-G., 2010.— Who were the makers of the Châtelperronian culture?, *Journal of Human Evolution*, 59, 5, p. 586-593.
- BEAUVAL, C., MORIN, E., 2010.— Les repaires d'hyènes du Lussacois (Lussac-les-Châteaux, Vienne, France). Apport des sites des Plumettes et des Rochers de Villeneuve, in: J. Buisson-Catil, J. Primault (éd.), *Préhistoire entre Vienne et Charente. Hommes et sociétés du Paléolithique*. Association des Publications Chauvinoises, p. 175-190.
- BOCHERENS H., DRUCKER D. G., BILLIOU D., PATOU-MATHIS M., VANDERMEERSCH B., 2005.— Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Cesaire I Neanderthal: review and use of a multi-source mixing model, *Journal of Human Evolution*, 49, 1, p. 71-87.
- BORDES J.-G., 2003.— Lithic taphonomy of the Châtelperronian/ Aurignacian interstratifications in Roc de Combe and Le Piage (Lot, France), in: J. Zilhão, F. d'Errico (éd.), *The chronology of the Aurignacian and of the transitional technocomplexes, Dating, stratigraphies, cultural implications*, Lisbonne, Instituto Português de Arqueologia, p. 223-244.
- BRUGAL J.-P., FOSSE P., GUADELLI J.-L., 1997.— Comparative study of bone assemblages made by recent and Pleistocene Hyenids, in: L. A. Hannus, L. Rossum, R. P. Winham (éd.), *Proceedings of the 1993 bone modification conference Hot Springs, South Dakota*, p. 158-187.
- BRUGAL J.-P., FOSSE P., 2004.— Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. in: *Hommes et Carnivores au Paléolithique – Hommage à Philippe Morel. Actes du Symposium 3.3- UISPP Liège 2001*, J.-P. Brugal et P. Fosse (org.), *Revue de Paléobiologie*, Genève, 23, 2, p. 575-595.
- CASTEL J.-C., 1999.— *Comportements de subsistance au Solutréen et au Badegoulien d'après les faunes de Combe Saunière (Dordogne) et du Cuzoul de Vers (Lot)*, thèse de doctorat, université Bordeaux I.
- DAVID F., FOSSE P., 1999.— Le bison comme moyen de subsistance au Paléolithique: gisements de plein air et sites en grotte, in: J.-P. Brugal, F. David, J. G. Enloe, J. Jaubert, (éd.), *Le Bison: gibier et moyen de subsistance des hommes du Paléolithique aux Paléindiens des grandes plaines*, APDCA, Antibes.
- DAVID P., PRAT F., 1965.— Considérations sur les faunes de la Chaise (commune de Vouthon, Charente). Abris Suard et Bourgeois-Delaunay, *Bulletin de l'AFEQ*, 3, 4, p. 222-231.

- DEBÉNATH A., JELINEK A. J., 1990.– Nouvelles fouilles à la Quina (Charente), *Gallia Préhistoire*, 40, p. 29-74.
- DELPECH F., 1999.– Biomasse d'Ongulés au Paléolithique et inférences sur la démographie. *Paléo*, 11, p. 19-42.
- DISCAMPS E., 2010.– A "hyena event" at the Middle-to-Upper Palaeolithic transition ? Preliminary results from South-West of France, *Actas de la 1^{re} Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica. Zona arqueológica*, p. 510-516.
- DISCAMPS E., JAUBERT J., BACHELLERIE F., sous presse.– 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*.
- FOSSE P., 1994.– *Taphonomie Paléolithique : les grands mammifères de Soleilhac (Haute-Loire) et de Lunel-Viel 1 (Hérault)*, thèse de doctorat, université Aix-Marseille I.
- FOSSE P., 1995.– Le rôle de l'hyène dans la formation des assemblages osseux : 150 ans de controverses, *Paléo* 7, p. 49-84.
- GRAYSON D. K., DELPECH F., 2006.– Was There Increasing Dietary Specialization Across the Middle-To-Upper Paleolithic Transition in France, in: N. J. Conard (éd.), *When Neanderthals and Modern Humans met*, Tübingen, Kerns Verlag, p. 377-417.
- GUADELLI J.-L., 1987.– *Contribution à l'étude des zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien)*, thèse de doctorat, université Bordeaux I.
- GUADELLI J.-L., 1989.– Étude taphonomique du repaire d'hyènes de Camiac (Gironde, France). Éléments de comparaison entre un site naturel et un gisement préhistorique, *Bulletin de l'AFEQ*, p. 91-100.
- GUADELLI J.-L., LENOIR M., MARAMBAT L., PAQUEREAU M.-M., 1988.– Un gisement de l'interstade würmien en Gironde : le gisement de Camiac à Camiac et Saint Denis, in: L. Binford, J.-P. Rigaud (éd.), *L'homme de Néandertal, vol. 4, La Technique*. Liège, E.R.A.U.L., p. 59-69.
- HIGHAM T., JACOBI R., JULIEN M., DAVID F., BASELL L., WOOD R., DAVIES W., RAMSEY C., 2010.– Chronology of the Grotte du Renne (France) and implications for the context of ornaments and human remains within the Châtelperronian, *PNAS*, 107, 47, p. 20234-20239.
- KRUUK H., 1972.– *The Spotted Hyena. A study of predation and social behaviour*. Chicago and London, The University of Chicago Press.
- LENOIR M., 1980.– Fouilles de sauvetage dans un gisement du Pleistocène récent en Gironde : le gisement de la cimenterie d'Espiet à Camiac et Saint-Denis (Gironde), *Revue Hist. et Arch. du Libournais*, tome XLVIII (176), p. 41-51.
- LENOIR M., 1990.– Le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur dans les basses vallées de la Dordogne et de la Garonne, in: C. Farizy (éd.), *Paléolithique moyen et Paléolithique supérieur ancien en Europe*, APRAIF, p. 215-221.
- LOUGUET-LEFEBVRE S., 2005.– Les mégaherbivores (Eléphantidés et Rhinocerotidés) au Paléolithique moyen en Europe du Nord-Ouest, *BAR International Series* 1451, Archaeopress.

- MAGNIEZ P., 2009.— Taphonomic Study of the Middle and Upper Palaeolithic Large Mammal Assemblage from Tournal Cave (Bize-Minervois, France), *Journal of Taphonomy*, 7, 2-3, p. 203-233.
- MARSHALL F., PILGRAM T., 1993.— NISP vs. MNI in quantification of body-part representation, *American Antiquity*, 58, 2, p. 261-269.
- MELLARS P., 2004.— Neanderthals and the modern human colonization of Europe, *Nature*, 432 (7016), p. 461-465.
- MORIN E., 2008.— Evidence for declines in human population densities during the early Upper Paleolithic in western Europe, *PNAS*, 105, 1, p. 48-53.
- PALETTA C., 2005.— *L'évolution des comportements de subsistance des hommes du Moustérien au Solutréen dans la région Poitou-Charentes (France)*, thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle.
- RAMADE F., 1994.— *Éléments d'écologie. Écologie fondamentale* (deuxième édition), Paris, Ediscience International.
- RAYNAL J.-P., GUADELLI J.-L., PAQUEREAU M.-M., DAUGAS J.-P., 1989.— À propos de l'interstade würmien dans le massif central : le gisement de Theillat à Sanssat, Allier, *L'Anthropologie*, 93, 1, p. 293-298.
- RICHARDSON P., 1980.— Carnivore damage to antelope bones and its archaeological implications, *Palaeontologia Africana*, 23, p. 109-125.
- VILLA P., CASTEL J.-C., BEAUVAL C., BOURDILLAT V., GOLDBERG P., 2004.— Human and carnivore sites in the European Middle and Upper Paleolithic : similarities and differences in bone modification and fragmentation, in: *Hommes et Carnivores au Paléolithique – Hommage à Philippe Morel*, actes du symposium 3.3- UISPP Liège 2001, J.-P. Brugal et P. Fosse (org.), *Revue de Paléobiologie*, Genève, 23, 2, p. 705-730.
- VILLA P., MAHIEU E., 1991.— Breakage patterns of human long bones, *Journal of Human Evolution*, 21, 1, p. 27-48.
- ZILHÃO J., ERRICO (D') 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, *PNAS*, 103, 33, p. 12643-12648.