

Taphonomie des restes aviaires de l'Igue du Gral (Lot). Considérations méthodologiques et paléoenvironnementales

Véronique LAROULANDIE

CNRS, PACEA UMR5199, Université de Bordeaux, Allée G. Saint-Hilaire, F-33615 Pessac, France ;
veronique.laroulandie@u-bordeaux.fr

Résumé

Les fouilles de l'Igue du Gral ont livré des milliers de restes aviaires qui font l'objet de cette contribution. Le spectre avifaunique, largement dominé par le chocard, *Pyrrhonorax graculus*, montre une faible diversité taxinomique. Une étude taphonomique utilisant plusieurs outils analytiques est mise en œuvre pour comprendre les causes de leur présence dans cet aven. En retour, ce travail permet de s'interroger sur la pertinence des méthodes employées.

L'abondance d'ossements de chocard appartenant à des individus immatures, l'absence de traces de prédation, la fragmentation, importante mais sur os sec, suggèrent que l'Igue du Gral a servi, sur le long terme, de lieu de reproduction pour cette espèce cavernicole. De nombreux jeunes y auraient trouvé la mort avant leur envol.

La présence de ce petit corvidé dans le Quercy, au côté du lagopède et du renne, indique l'existence à l'époque du remplissage d'un paysage ouvert et d'un climat plus rigoureux que l'actuel. En l'état actuel des données archéozoologiques, cette espèce ne semble pas occuper une place particulière dans l'économie des chasseurs-collecteurs préhistoriques qui fréquentaient la région à cette époque.

Mots-clés

Taphonomie, oiseaux, chocard, Pléistocène supérieur, représentation anatomique, méthode de tamisage.

Abstract

Bird bones taphonomy at Igue du Gral (Lot). Methodological and palaeoenvironmental considerations.– Igue du Gral excavations have yielded thousands of bird remains that are the subject of this paper. The avifaunal spectrum is largely dominated by the Alpine chough, *Pyrrhonorax graculus*, and shows a low taxonomic diversity. A multi-criteria taphonomic study is carried out to understand the causes of their presence in this natural trap. In feedback, this study allows to question the relevance of the methods used.

The abundance of chough bones belonging to immature individuals, the absence of traces of predation, the high fragmentation on dry bone, suggest that Igue du Gral has served for a long time as a breeding place for this cave-dwelling bird. Many chicks would have died in the site before fledging.

The presence of this small corvid in Quercy, alongside with ptarmigan and reindeer, indicates the existence, during the sediment deposition, of an open landscape and a climate more rigorous than currently. In the state of archaeozoological data, chough does not appear as a resource for prehistoric hunter-collectors who frequented the region at this time.

Keywords

Taphonomy, birds, Alpine chough, Upper Pleistocene, skeletal part representation, sieving methods.

INTRODUCTION

Les restes osseux d'oiseaux issus des archives du sol, comme tous vestiges d'organismes vivants, peuvent participer à la caractérisation des paléobiocénoses animales et à la reconstitution plus ou moins fine des paléoenvironnements et des paléoclimats. Les espèces mentionnées dans les listes fauniques sont inscrites au sein de réseaux trophiques passés ; elles représentent donc des consommateurs et des ressources potentielles pour des prédateurs

ou charognards de toutes sortes. Dans l'idéal, appréhender les choix effectués par les prédateurs nécessite une comparaison, à une même échelle spatio-temporelle, entre les espèces qu'ils prélèvent et les ressources disponibles au sein des territoires fréquentés. Mais les registres fossiles, souvent partiels dans leur enregistrement, ne permettent pas toujours des comparaisons à hauteur de ces ambitions. Cette situation entraîne des approximations dans la restitution des choix des prédateurs, en particulier ceux des chasseurs-collecteurs du Paléolithique.

Les travaux entrepris à l'Igüe du Gral, gisement ayant fonctionné durant la fin du Pléistocène supérieur comme piège naturel pour de nombreux ongulés et qui est situé au cœur d'une région relativement riche en occupations du Paléolithique supérieur, participent pleinement à ces questionnements (Castel *et al.*, 2008, 2013, 2014).

La présence de restes aviaires dans un tel contexte peut paraître surprenante : pourvus d'ailes, les oiseaux se révèlent peu enclins à se laisser piéger dans un aven. Dans cet article, il s'agira de se pencher sur cette apparente contradiction par le biais d'une analyse taphonomique multicritère. Les caractéristiques des principaux ensembles biostratigraphiques seront donc décrites afin de restituer les modes probables d'accumulation. Dans une perspective méthodologique, la variabilité des signatures taphonomiques et leurs inférences seront discutées. Cet article documentera également l'évolution du spectre avifaunique et se questionnera sur sa signification environnementale et climatique. Enfin, au regard des données obtenues, la place tenue par les oiseaux dans l'économie des chasseurs-collecteurs contemporains de la mise en place des dépôts sédimentaires du Gral sera évoquée.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les fouilles conduites à l'Igüe du Gral sous la direction de J.-C. Castel ont livré près de 3400 restes aviaires. La majorité d'entre eux (NRD = 3073) a été attribuée à l'un ou l'autre des cinq ensembles biostratigraphiques qui ont été définis postérieurement aux travaux de terrain. Pour la définition de ces ensembles, la répartition spatiale de certains taxons mammaliens, les remontages, les appariements et les nombreuses dates radiocarbone disponibles pour cette séquence de la fin du Pléistocène supérieur (Boudadi-Maligne *et al.*, 2024) ont été considérés. La faible diversité du spectre aviaire ne permettant pas réellement de contribuer à la constitution de cette biostratigraphie, les ensembles ainsi définis ont été retenus comme tels pour la présentation des restes d'oiseaux et de leurs principales caractéristiques taphonomiques. Ce choix permet de limiter l'effet palimpseste et de rechercher d'éventuels changements au cours des 20 000 ans qui sont enregistrés dans la séquence étudiée.

Les vestiges ont été déterminés grâce à la collection ostéologique de référence de l'Université de Bordeaux (UMR 5199 PACEA) et d'ouvrages de référence, en particulier Tomek & Bocheński (2000) sur la morphométrie des corvidés européens et Kraft (1972) pour les Galliformes de taille moyenne.

Afin de préciser l'histoire taphonomique de l'accumulation des restes aviaires, une approche multicritère a été adoptée. Les marques de prédation – digestion, manducation, traces anthropogènes (e.g. Laroulandie, 2000) – qui représentent des indices directs de l'action des accumulateurs potentiels ont été recherchées sous une loupe binoculaire (grossissement de 10 à 30 fois).

La structure d'âge de la population a été décrite en tenant

compte de la texture plus ou moins poreuse des ossements qui est caractéristique des poussins et des juvéniles. Il est admis que l'os est à peu près mature lorsque l'oiseau est capable de voler (Serjeantson, 2009). Pour compléter les descriptions, la présence d'os médullaire a été notée. Les ossements d'immatures ainsi que l'os médullaire sont des marqueurs saisonniers et indiquent une mort située durant la bonne saison (Serjeantson, 1998).

Les données biologiques des espèces identifiées ont également été considérées dans les interprétations taphonomiques.

La fragmentation des os allongés des membres et de la ceinture scapulaire est décrite en calculant un pourcentage d'os fragmenté selon la formule suivante : Nombre de Restes Déterminés fragmentés de l'élément $\times 100 /$ NRD total de l'élément).

Pour décrire la représentation différentielle des éléments anatomiques, le pourcentage de survie (Brain, 1976) a été utilisé [% de survie d'un élément = (NME de l'élément / QsP de l'élément $\times$ NMI) $\times 100$; où NME = Nombre Minimum d'Éléments; QsP = nombre de fois où l'élément est présent dans un squelette; NMI = Nombre Minimum d'Individus]. Par ailleurs, le pourcentage d'éléments de l'aile (humérus, ulna, carpométacarpe) par rapport aux éléments de la patte (fémur, tibiotarse, tarsométatarse) a été calculé selon la définition d'Ericson (1987) : NRD aile / (NRD aile + patte) $\times 100$. Dans le contexte où ce ratio a été créé et utilisé, une sur-représentation des éléments des ailes indiquerait une accumulation naturelle tandis qu'une sous-représentation signifierait plutôt une accumulation anthropique. L'application à d'autres contextes a permis de relativiser la performance de ce rapport et cette étude permet de le discuter une nouvelle fois : le rôle de la densité osseuse, les modes de locomotion, la diversité des comportements humains ou des situations propres aux assemblages analysés ont été soulignés comme des facteurs à considérer dans l'équation (e.g. Livingston, 1989; Bovy, 2002, 2012; Laroulandie, 2010). La proportion des éléments proximaux (coracoïde + scapula + humérus + fémur + tibiotarse) par rapport aux distaux (ulna + radius + carpométacarpe + tarsométatarse) a également été calculée. Pour le matériel actuel provenant de proies consommées par des rapaces, ce rapport permet de distinguer 3 groupes (Bocheński, 2005). Le premier se compose des pelotes de rapaces diurnes et ne montre pas de prédominance. Le second se caractérise par une valeur proche de 60 % et caractérise les pelotes des rapaces nocturnes et les restes non consommés par les rapaces diurnes, à l'exception de l'aigle royal. Ce dernier prédateur représente le troisième groupe, largement dominé par les éléments proximaux (ca. 80 %).

Les échantillons d'ossements étudiés sont composés de vestiges coordonnés en trois dimensions lors de la fouille et d'une majorité de pièces (90 %) qui a été récupérée lors du tamisage du sédiment provenant de décapages de quelques centimètres. Trois méthodes de tamisage ont été employées au cours des fouilles successives : à sec entre 2001 et 2003 puis à l'eau entre 2006 et 2011.

Pour cette dernière méthode, le tri a été effectué sur refus humide entre 2006-2008 et sur refus sec de 2009 à 2011. L'impact de ces méthodes sur les critères retenus pour l'analyse taphonomique est exploré.

Pour aider à l'interprétation des résultats, en tenant compte des effectifs variables, un intervalle de confiance est proposé pour les pourcentages. D'après les recommandations de Larmarange (2008), la méthode de Wilson avec correction de continuité a été utilisée. Pour comparer les proportions entre elles, nous avons également utilisé le test du Z (Chénorkian, 1996).

RÉSULTATS

Spectre avifaunique

Les restes aviaires du Gral appartiennent à quatre ordres très inégalement représentés (Tabl. I). Celui des Passériformes domine très largement le spectre. Au sein de cette subdivision taxinomique, quelques pièces se rapportent à des petites espèces indéterminées dont la taille est inférieure ou égale à celle du merle. Plus d'un tiers d'entre elles est contenu dans l'ensemble supérieur ENS2 où elles représentent près de la moitié des effectifs. Dans les autres ensembles, les vestiges de Passériformes appartiennent à des corvidés, et notamment au chocard à bec jaune, *Pyrrhocorax graculus*. Cette espèce sédentaire et sociale est majoritaire dans tous les ensembles considérés dans cette étude. Tous les critères diagnostiques observés sur le matériel sont en faveur de cette espèce (Tomek & Bocheński, 2000). Dans ce contexte, une part difficilement quantifiable de «détermination contextuelle» est assumée pour les restes de corvidés de taille moyenne attribués au chocard. Parmi les corvidés, le plus grand

d'entre eux, le grand corbeau, *Corvus corax*, complète ce tableau.

Les autres ordres ne comptent que pour 2 % des restes déterminés taxonomiquement (NRDt). Les Galliformes sont présents par un faible nombre de restes dans chacun des ensembles retenus. Dans cet ordre, seuls les lagopèdes ont été clairement identifiés. Dans l'ensemble 3, la longueur d'un carpométacarpe complet (GL = 35,8 mm) permet une attribution au lagopède des saules, *Lagopus lagopus* (Kraft, 1972). Les Charadriiformes sont également attestés par de rares vestiges fragmentaires provenant d'individus de taille moyenne (taille pluvier) sans plus de précision. Les Strigiformes, ou rapaces nocturnes, sont documentés par deux hiboux, un de taille moyenne (*Asio* sp.) et le plus grand d'entre eux, le hibou grand-duc, *Bubo bubo*. Ce dernier se trouve dans deux ensembles adjacents 4 et 5-6. Les six pièces se rapportant à ce rapace sont différentes du point de vue anatomique et sont matures du point de vue ostéologique. Elles proviennent de 3 carrés adjacents et sont contenues, en se basant sur les coordonnées des pièces ou des décapages, dans un volume maximum qui peut être estimé à 2 m par 1,5 m sur 50 cm d'épaisseur environ (Fig. 1). Deux pièces semblent s'associer dans une connexion lâche : une griffe du doigt 2 droit et la pénultième phalange la précédant. La griffe (Q47 dec.62 # 1699) a été coordonnée et attribuée à l'ENS5+6 tandis que la pénultième phalange (R47 dec. 24 # 4040) est issue du tamisage et a été rapportée à l'ENS4. Connaissant la redistribution spatiale affectant les carcasses à l'Igue du Gral et la difficulté d'établir des limites nettes entre les ensembles biochronologiques (Boudadi-Maligne *et al.*, 2024), il est probable que tous les vestiges attribués au grand-duc appartiennent à un seul et même individu plutôt qu'à deux individus contenus dans chacun des ensembles.

Tableau I: Spectre avifaunique identifié dans les ensembles biostratigraphiques de l'Igue du Gral (exprimé en NRD; *: voir texte et Fig. 1).

	ENS2	ENS3	ENS4+INTER	ENS4	ENS5+6	Total
<i>Lagopus lagopus</i> (Linnaeus, 1758)		1				1
<i>Lagopus</i> sp.			3	2	15	20
Galliformes	1	1				2
Charadriidés			1		1	2
Charadriiformes	1	8	5		1	15
<i>Bubo bubo</i> (Linnaeus, 1758)				2*	4*	6
<i>Asio</i> sp.					1	1
<i>Pyrrhocorax graculus</i> (Linnaeus, 1766)	24	500	645	257	1263	2689
<i>Corvus corax</i> (Linnaeus, 1758)			1		2	3
cf. <i>Corvus corax</i>			1		1	2
Passériformes (petits)	23	5	8	5	21	62
<i>Aves</i> indéterminés	2	27	46	48	147	270
Total	51	542	710	314	1456	3073

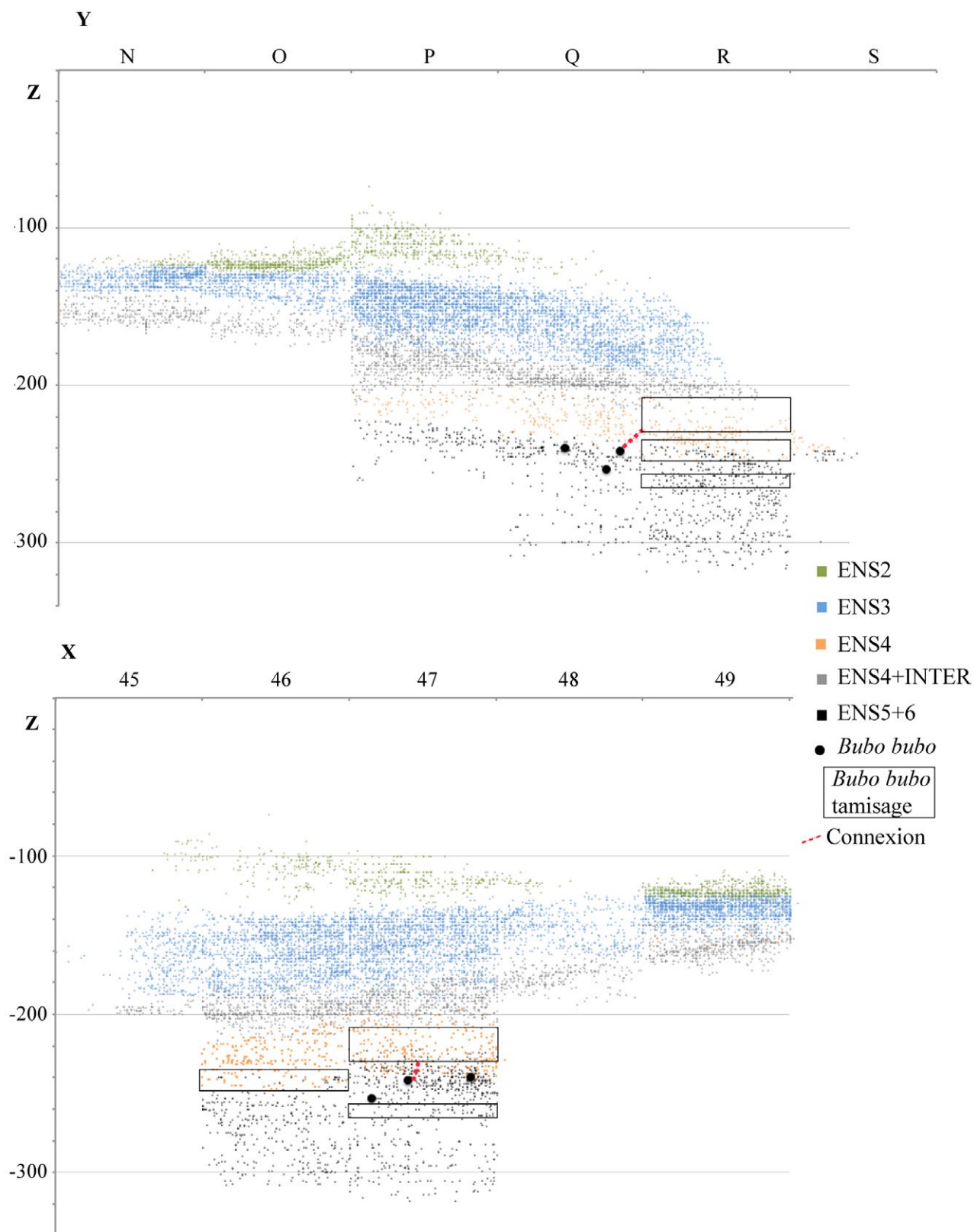


Fig. 1: Répartition spatiale des vestiges de grand-duc par rapport aux autres vestiges coordonnés et attribués à un ensemble biostratigraphique. Les rectangles représentent les valeurs extrêmes des décapages dans lesquels les vestiges de ce taxon ont été trouvés lors du tamisage.

Les restes d'oiseaux indéterminés sont majoritairement des fragments de corps d'os longs appartenant à des individus juvéniles de la taille du chocard.

Description des populations aviaires et indice de saisonnalité

La porosité des ossements est globalement bien marquée et un continuum s'observe entre des formes très immatures et des formes presque matures (Fig. 2). Plusieurs dizaines d'extrémités articulaires distales de tibiotarse et proximales du tarsométatarse non soudées au corps de l'os ont été observées, réparties dans les différents ensembles.

Dans tous les ensembles considérés, les ossements de chocard appartiennent pour plus des trois quarts à des individus immatures du point de vue ostéologique (Tabl. II). Derrière ce point commun, se cache une certaine variabilité entre les lots et au sein d'un même lot entre les ossements. En particulier, l'ENS4+inter présente plus d'ossements d'adultes que l'ENS4 ($Z = 2,07$; $p < 0,04$) ou l'ENS5+6 ($Z = 6,12$; $p < 0,01$). Par ailleurs, l'ENS5+6 compte plus d'os immatures que l'ENS3 ($Z = 3,62$; $p < 0,01$) ou l'ENS4 ($Z = 1,98$; $p < 0,05$). Cela pourrait relever d'une caractéristique de l'accumulation initiale ou de facteurs taphonomiques post-dépositionnels comme par exemple la disparition préférentielle des immatures selon des paramètres propres aux ensembles. Entre l'ENS3 et l'ENS5+6, pour lesquels les fréquences d'os immature ont été calculées pour chaque élément anatomique, certaines proportions diffèrent significativement (Tabl. III). Ainsi, les vertèbres, fémurs, tarsométatarses et phalanges du pied de l'ENS3 présentent des proportions d'os immatures inférieures à celles de l'ENS5+6. À l'inverse, le radius montre plus d'immatures dans l'ENS3 que dans l'ENS5+6 tandis que les proportions pour les autres ossements ne se distinguent pas clairement. Ces observations qui, selon l'os considéré, ne vont pas dans le même sens, comme on pourrait s'y attendre si seule la composition initiale des classes d'âge avait une influence, restent inexpliquées.

Au sein des lots, tous les éléments anatomiques dont les effectifs sont supérieurs à 3 montrent une ou plusieurs pièces immatures. Les proportions sont variables d'un



Fig. 2 : Humérus (en haut) et tarsométatarses (en bas) de chocard provenant de l'Igue du Gral et montrant différents stades de maturité osseuse.

élément à l'autre (Tabl. III). Ainsi dans l'ENS3, les fréquences de phalanges du pied et de vertèbres immatures sont inférieures à celles du coracoïde, du carpométacarpe, du tibiotarse et, seulement pour les phalanges, du tarsométatarse. Dans l'ENS5+6, les valeurs pour ces deux éléments anatomiques sont de nouveau inférieures à celle du coracoïde, mais également à celles notées pour le fémur et le tarsométatarse. À l'inverse de l'ENS3, les proportions de vertèbres et de phalanges du pied immatures ne diffèrent pas de celles du carpométacarpe et du tibiotarse. Dans cet ensemble, la proportion d'ulna

Tableau II : Fréquence des ossements immatures de chocard dans les différents ensembles biostratigraphiques de l'Igue du Gral.

	NRD	NRD immature	% immature	intervalle de confiance	
ENS2	24	19	79,2	57,3	92,1
ENS3	500	414	82,8	79,1	85,9
ENS4+INTER	645	508	78,8	75,4	81,8
ENS4	257	218	84,8	79,7	88,8
ENS5+6	1263	1126	89,2	87,3	90,8
Total	2689	2285	85,0	83,6	86,3

Tableau III : Fréquence d'os immature de chocard par éléments anatomiques pour les ensembles ENS3 et ENS5+6 de l'Igue du Gral (CRA = Crâne; CARRE = Carré; MAND = Mandibule; VER = Vertèbres; STE = Sternum; FUR = Furcula; COR = Coracoïde; SCA = Scapula; HUM = Humérus; ULN = Ulna; RAD = Radius; ULE = Ulnaire; RAL = Radial; CMC = Carpométacarpe; PHA A = Phalanges des ailes; SYN = Synsacrum; PEL = Pelvis; FEM = Fémur; TIB = Tibiotarse; TAR = Tarsométatarse; MT1 = Métatarsien 1; PHA P = Phalanges des pieds).

	ENS3				ENS5+6			
	NRD	NRD imm.	% imm.	intervalle de confiance	NDR	NRD imm.	% imm.	intervalle de confiance
CRA	0	0	—		1	0	—	
CARRE	0	0	—		1	0	—	
MAND	1	1	—		0	0	—	
VER	65	50	76,9	64,5 86,1	473	412	87,1	83,7 89,9
STE	2	1	—		5	4	—	
FUR	3	2	—		11	9	81,8	47,8 96,8
COR	31	29	93,5	77,2 98,9	47	46	97,9	87,3 99,9
SCA	19	16	84,2	59,5 95,8	30	25	83,3	64,5 93,7
HUM	41	34	82,9	67,4 92,3	26	22	84,6	64,3 95,0
ULN	40	34	85,0	69,5 93,8	35	27	77,1	59,4 89,0
RAD	18	17	94,4	70,6 99,7	13	7	53,8	26,1 79,6
ULE	0	0	—		5	5	—	
RAL	0	0	—		0	0	—	
CMC	25	24	96,0	77,7 99,8	24	20	83,3	61,8 94,5
PHA A	13	10	76,9	46,0 93,8	11	8	72,7	39,3 92,7
SYN	5	4	—		13	13	100,0	71,7 99,3
PEL	2	0	—		19	19	100,0	79,1 99,5
FEM	68	52	76,5	64,4 85,6	75	73	97,3	89,8 99,5
TIB	62	56	90,3	79,5 96,0	99	92	92,9	85,5 96,9
FIB	0	0	—		5	5	—	
TAR	41	37	90,2	75,9 96,8	68	68	100,0	93,3 99,9
MT1	2	2	—		38	36	94,7	80,9 99,1
PHA P	62	45	72,6	59,6 82,8	264	235	89,0	84,5 92,4
Total	500	414	82,8	79,1 85,9	1263	1126	89,2	87,3 90,8

immature est inférieure à celles des trois os allongés de la patte. Il en est de même entre la scapula et le coracoïde. Au final, les différences observées au sein d'un des ensembles ne caractérisent pas nécessairement l'autre ensemble; elles ne semblent donc pas dictées strictement par un schéma de maturation du squelette auquel cas une certaine régularité devrait apparaître. Mais à ce stade, les causes demeurent inconnues (observation, échantillonnage, caractéristique interne au lot...).

Quoi qu'il en soit, pour le chocard, l'importante part tenue par les ossements d'immatures indique que la mort est principalement centrée sur le milieu de la bonne saison. Pour cette espèce, deux fémurs, l'un provenant de l'ENS5+6, l'autre de l'ENS2, sont remplis d'os médullaire et attestent de la mort de femelles au début de la période de reproduction.

Pour les autres taxons, quelques ossements d'immatures ont également été observés (Tabl. IV).

Tableau IV : Liste des ossements immatures d'oiseaux (hors chocard) observés à l'Igue du Gral par ensembles (voir légende du tableau III pour la signification des abréviations).

NRD	Taxons	Anatomie	Ensembles
1	Galliformes	TAR	ENS2
1	Charadriiformes	FEM	ENS3
1	Charadriiformes	CMC	ENS4+INTER
1	Petits Passériformes	HUM	ENS4+INTER
1	Petits Passériformes	PHA P	ENS5+6
1	<i>Corvus corax</i>	VER	ENS5+6

Fragmentation

La fragmentation des os allongés de chocard est importante dans les trois lots considérés où elle atteint au minimum 80 % (Tabl. V). Globalement, elle est significativement plus importante dans l'ENS4 et l'ENS5+6

que dans l'ENS3. Ces ensembles n'ayant pas été tamisés et triés de la même manière, il est légitime de se questionner sur l'influence des méthodes mises en œuvre quant à ce résultat. L'ENS5+6 a été fouillé entre 2009 et 2011, années durant lesquelles le tri a concerné des refus secs après tamisage à l'eau. L'ENS4 est pour 96 % de son

Tableau V : Pourcentage de fragmentation des os allongés de chocard selon les ensembles (le test de Z entre les ensembles est effectué sur les valeurs globales; **: différence hautement significative; voir légende du tableau III pour la signification des abréviations).

	NRD	NRD fragmentés	% fragmentation	intervalle de confiance	
ENS3					
COR	31	21	67,7	48,5	82,7
SCA	19	16	84,2	59,5	95,8
HUM	41	30	73,2	56,8	85,2
ULN	40	31	77,5	61,1	88,6
RAD	18	16	88,9	63,9	98,1
CMC	25	18	72,0	50,4	87,1
FEM	68	51	75,0	62,8	84,4
TIB	62	58	93,5	83,5	97,9
TAR	41	39	95,1	82,2	99,2
Total	345	280	81,2	76,7	85,1
ENS4					
COR	15	11	73,3	44,8	91,1
SCA	5	5	100,0	46,3	98,1
HUM	16	13	81,3	53,7	95,0
ULN	18	16	88,9	63,9	98,1
RAD	2	2	100,0	19,8	95,1
CMC	9	8	88,9	50,7	99,4
FEM	25	22	88,0	67,7	96,8
TIB	31	31	100,0	86,3	99,7
TAR	33	33	100,0	87,0	99,7
Total	154	141	91,6	85,8	95,3
ENS5+6					
COR	47	37	78,7	63,9	88,8
SCA	30	23	76,7	57,3	89,4
HUM	26	23	88,5	68,7	97,0
ULN	35	33	94,3	79,5	99,0
RAD	13	12	92,3	62,1	99,6
CMC	24	22	91,7	71,5	98,5
FEM	75	71	94,7	86,2	98,3
TIB	99	98	99,0	93,7	99,9
TAR	68	67	98,5	91,0	99,9
Total	417	386	92,6	89,5	94,8
test du Z	valeur	probabilité			
ENS3 vs ENS4	2,95	<0,01	**		
ENS3 vs ENS5+6	4,72	<0,01	**		
ENS4 vs ENS5+6	0.4	>0.68			

effectif recueilli dans les mêmes conditions que le lot précédent. L'ENS3 est constitué à 61 % par du matériel provenant des années 2006-2008 lors desquelles un tamisage à l'eau et un tri du sédiment encore humide ont été pratiqués. Le reste du corpus a été prélevé entre 2001-2003 (24 %, tamisage à sec) et 2009-2011 (15 %). Afin d'explorer le rôle des méthodes de tamisage, le pourcentage de fragmentation des os allongés a été calculé pour les trois méthodes mises en œuvre en considérant tout d'abord tous les ensembles afin d'avoir des effectifs les plus élevés possible (Tabl. VI). Le taux de fragmentation des os allongés apparaît significativement plus élevé avec la méthode mettant en jeu le tri à sec après tamisage à l'eau. Ce constat n'a *a priori* rien d'étonnant puisque cette méthode permet de récupérer des pièces de plus petite dimension (cf. ci-dessous). Néanmoins avec ce premier calcul, les spécificités propres à chaque ensemble biostratigraphique ne sont pas considérées. Et on ne peut pas écarter l'hypothèse qu'il existe, indépendamment des méthodes employées, une fragmentation différentielle liée à la dynamique propre du dépôt contenant les vestiges. L'ENS3 a été trié selon les trois méthodes et les vestiges qui y ont été recueillis permettent de tester pour un seul ensemble (pour la discussion, présumé homogène du point de vue de la fragmentation) l'influence des méthodes de tamisage. Contrairement au constat précédent, dans ce cas, les valeurs de fragmentation obtenues

ne diffèrent pas entre elles (Tabl. VII). Par conséquent, pour cet ensemble au moins et bien que la faiblesse de certains effectifs incite à la prudence, les 3 méthodes utilisées ne semblent pas impacter la fragmentation des os allongés. La fréquence calculée pour les années 2009-2011 de l'ENS3 est inférieure à celle précédemment présentée pour la totalité du matériel récolté durant cette période (Tabl. VI & VII; $Z = 2,26$; $p < 0,03$). Les méthodes de tamisage n'expliquent donc pas à elles seules les différences notées entre les lots et une combinaison de cause en est vraisemblablement responsable.

Concernant la fragmentation relative des os allongés, il existe pour certains ossements des points communs entre les différents ensembles. Ainsi, dans les trois lots considérés, le coracoïde est l'os le plus complet. L'humérus compte également parmi les os allongés les plus complets, tandis que le tibiotarse et le tarsométatarse sont les plus fragmentés (Tabl. V). Entre ces deux extrêmes, les différences sont significatives. Ce résultat pourrait trouver une explication dans la morphologie générale des ossements, plus robuste et compacte pour le coracoïde et l'humérus, plus allongés et frêles pour le tibiotarse et le tarsométatarse. A l'opposé, d'autres ossements montrent des valeurs variables d'un ensemble à l'autre, comme par exemple le fémur et l'ulna, plus fragmentés dans l'ENS5+6 que dans l'ENS3 (respectivement $Z = 2,05$ pour $p < 0,04$ et $Z = 3,32$ pour $p < 0,01$). Les effectifs des

Tableau VI: Pourcentage de fragmentation des os allongés de chocard, tous ensembles confondus, selon les méthodes de tamisage et de tri et test du Z (A = tamisage à sec; B = tamisage à l'eau + tri humide; C = tamisage à l'eau + tri à sec; * différence significative; ** : différence hautement significative).

	NRD	NRD fragmentés	% fragmentation	intervalle de confiance	
A : 2001-2003	86	69	80,2	70,0	87,7
B : 2006-2008	350	290	82,9	78,4	86,6
C : 2009-2011	836	741	88,6	86,2	90,7
test du Z	valeur	probabilité			
A vs B	0,57	>0,56			
A vs C	2,69	<0,01	**		
B vs C	2,27	<0,03	*		

Tableau VII: Pourcentage de fragmentation des os allongés de chocard de l'ENS3 selon les méthodes de tamisage et de tri.

	NRD	NRD fragmentés	% fragmentation	intervalle de confiance	
A : 2001-2003	67	52	77,6	65,5	86,5
B : 2006-2008	212	177	83,5	77,7	88,1
C : 2009-2011	66	51	77,3	65,0	86,3
test du Z	valeur	probabilité			
A vs B	1,09	>0,27			
A vs C	0,05	>0,96			
B vs C	1,15	>0,25			

autres ossements apparaissent trop faibles pour tirer des conclusions fiables.

La description des bords de fractures reste à faire dans le détail, mais quelques observations ont été réalisées sur 150 os longs de l'ENS3. Un tiers des bords sont blancs, indiquant une fracture récente lors du processus de fouille, donc sur os sec. Les deux tiers restants correspondent à des fractures anciennes. Les bords des fractures récentes sont associés à des morphologies transversales ou irrégulières. Les mêmes morphologies s'observent sur le matériel brisé anciennement. Aucune

morphologie typique d'une fracture sur os frais (e.g. Laroulandie, 2000; Laroulandie & Lefèvre, 2014) n'a été relevée sur cet échantillon.

Représentation anatomique différentielle

La représentation des éléments anatomiques est détaillée pour les ensembles les plus riches montrant une certaine cohérence chronologique, c'est-à-dire l'ENS3, l'ENS4 et l'ENS5+6 (Tabl. VIII à X, Fig. 3).

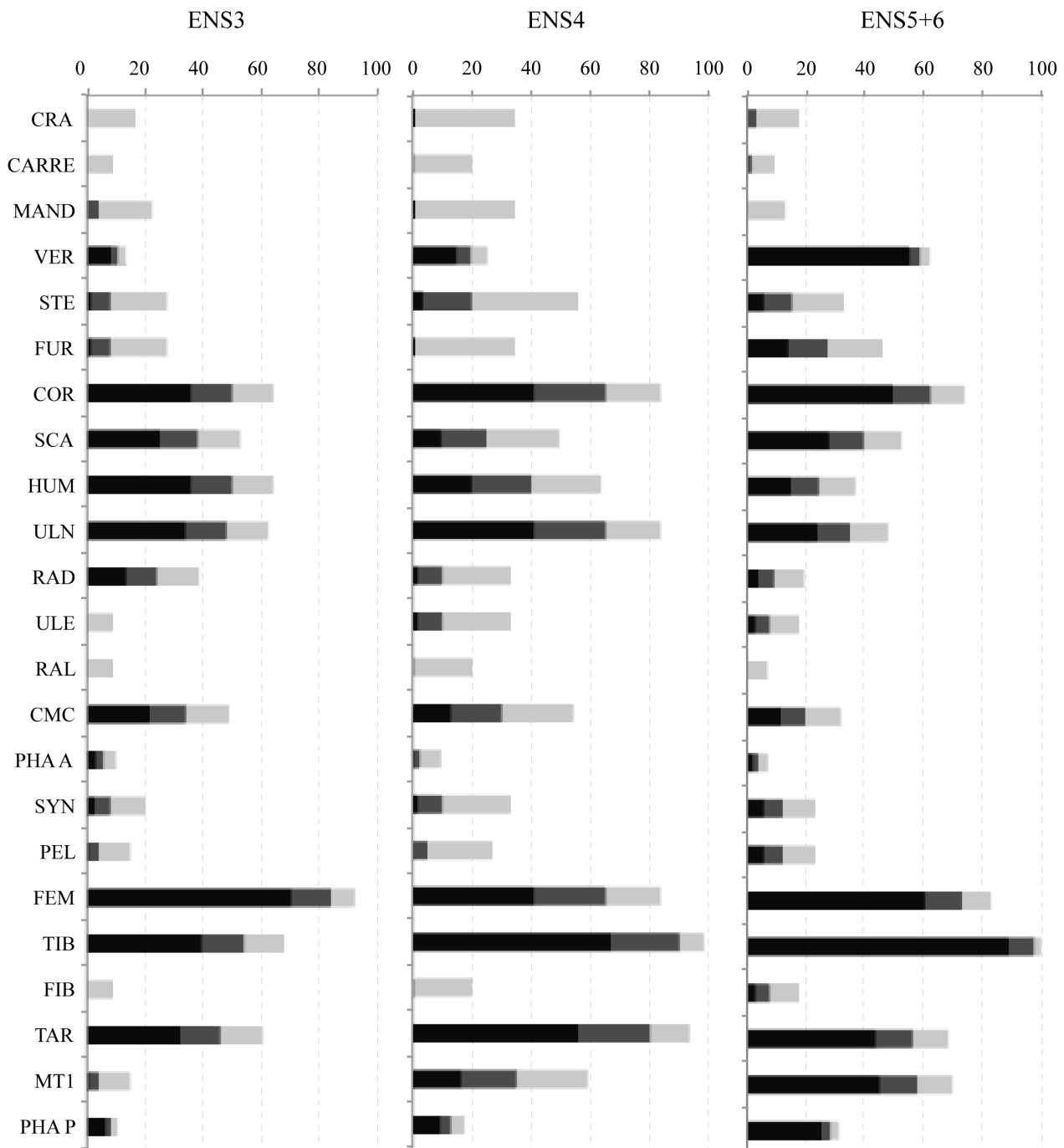


Fig. 3: Pourcentage de survie des éléments anatomiques de chocard dans les ensembles 3, 4 et 5+6 de l'Igüe du Gral.

Dans chacun des 3 lots analysés, il existe une représentation différentielle des éléments anatomiques; le profil se distingue de celui attendu dans le cas où aucun facteur (détermination / récolte / conservation différentielle) n'aurait biaisé l'échantillon.

Parmi les points communs aux trois ensembles, les éléments de la tête apparaissent sous-représentés par rapport aux os allongés des membres et de la ceinture scapulaire qui montrent globalement les valeurs les plus hautes. Le sternum, l'ulnaire, le radial, la ceinture pelvienne, la fibula et les phalanges des ailes suivent la même tendance. La situation est plus contrastée pour les vertèbres, le métatarsien 1 et les phalanges du pied. Ces derniers sont faiblement représentés dans l'ENS3, alors que les

fréquences sont proches de certains os allongés dans l'ENS4 et surtout dans l'ENS5+6.

La faible constitution de certains de ces ossements ou leur petite taille, combinées à la forte fragmentation et à l'abondance des immatures (voir ci-dessus) explique vraisemblablement ce résultat. Une détermination différentielle de certains éléments immatures, notamment les fragments crâniens, le radial ou la fibula, est tout à fait envisageable. L'hypothèse, non exclusive, d'une fonte préférentielle des os les plus fins comme par exemple le pelvis, le crâne, le sternum ou la mandibule est également possible. Par ailleurs, l'influence des méthodes de tamisage doit être évoquée pour expliquer ces profils de représentation anatomique. L'observation de la répartition

Tableau VIII: Pourcentage de survie des éléments anatomiques de chocard de l'ENS3 (**: différence hautement significative; voir légende du tableau III pour la signification des abréviations).

ENS3	NRD	NME	% survie	intervalle de confiance	
CRA	0	0	0,0	0,4	16,6
CARRE	0	0	0,0	0,2	8,9
MAND	1	1	4,0	0,2	22,3
VER	65	63	10,5	8,2	13,3
STE	2	2	8,0	1,4	27,5
FUR	3	2	8,0	1,4	27,5
COR	31	25	50,0	35,7	64,3
SCA	19	19	38,0	25,0	52,8
HUM	41	25	50,0	35,7	64,3
ULN	40	24	48,0	33,9	62,4
RAD	18	12	24,0	13,5	38,5
ULE	0	0	0,0	0,2	8,9
RAL	0	0	0,0	0,2	8,9
CMC	25	17	34,0	21,6	48,9
PHA A	13	11	5,5	2,9	9,9
SYN	5	4	8,0	2,6	20,1
PEL	2	2	4,0	0,7	14,9
FEM	68	42	84,0	70,3	92,4
TIB	62	27	54,0	39,5	67,9
FIB	0	0	0,0	0,2	8,9
TAR	41	23	46,0	32,1	60,5
MT1	2	2	4,0	0,7	14,9
PHA P	62	57	8,1	6,3	10,5
NRD aile	106				
NRD patte	171				
% aile	38,3			32,6	44,6
Z % aile	valeur	probabilité			
obs. vs attendu	2,82	<0,01	**		
ENS3 vs ENS4	1,12	>0,26			
ENS3 vs ENS5+6	3,23	<0,01	**		

des classes de taille selon la méthode employée met en évidence une nette sous-représentation des classes inférieures à 15 mm lorsque le tamisage se fait à sec par rapport à un tamisage à l'eau (Tabl. XI, Fig. 4). La proportion des éléments inférieurs à 15 mm atteint respectivement 22,9 % [15,2-32,8], 54,5 % [50,0-58,7] et 78,2 % [76,4-80,0] pour l'ENS3, l'ENS4 et l'ENS5+6. Un calcul de la fréquence de petits éléments [% NRD (carré, vertèbres, ulnaire, métatarsien 1, phalanges) x 100/NRD total] permet d'évoquer cela d'une autre manière. La fréquence de petits éléments augmente significativement entre les années où le tamisage fut réalisé à sec (2001-2003) et les autres années où l'eau fut utilisée (Tabl. XII & XIII). Par ailleurs, la part des petits éléments est supérieure lorsque le tri du sédiment lavé est réalisé à sec par rapport au tri de sédiment humide. Cela se vérifie dans le cas où tous

les ensembles sont considérés en bloc (Tabl. XII) comme lorsque seul l'ENS3, fouillé selon les 3 méthodes, est examiné (Tabl. XIII).

Le pourcentage d'éléments de l'aile calculé selon la méthode d'Ericson (1987) varie entre 38, 33 et 26 %, respectivement pour l'ENS3, l'ENS4 et l'ENS5+6 (Tabl. VIII à X). Ces valeurs sont, pour les 3 lots pris en compte, statistiquement inférieures à la fréquence attendue (50 %). La fragmentation différentielle affectant certains des ossements participant au calcul pourrait contribuer à ce résultat : en particulier le fait que l'humérus est plus complet que le tibiotarse et le tarsométatarse (cf. supra). Des valeurs alternatives permettant de s'affranchir de la fragmentation différentielle ont donc été calculées en considérant les NME, et non les NRD. Ces valeurs sont respectivement de 42, 36 et 26 % pour

Tableau IX : Pourcentage de survie des éléments anatomiques de chocard de l'ENS4 (** différence hautement significative ; voir légende du tableau III pour la signification des abréviations).

ENS4	NDR	NME	% survie	intervalle de confiance	
CRA			0,0	0,9	34,5
CARRE			0,0	0,5	20,0
MAND			0,0	0,9	34,5
VER	49	47	19,6	14,9	25,3
STE	2	2	20,0	3,5	55,8
FUR			0,0	0,9	34,5
COR	15	13	65,0	40,9	83,7
SCA	5	5	25,0	9,6	49,4
HUM	16	8	40,0	20,0	63,6
ULN	18	13	65,0	40,9	83,7
RAD	2	2	10,0	1,8	33,1
ULE	2	2	10,0	1,8	33,1
RAL			0,0	0,5	20,0
CMC	9	6	30,0	12,8	54,3
PHA A	2	2	2,5	0,4	9,6
SYN	4	2	10,0	1,8	33,1
PEL	1	1	5,0	0,3	26,9
FEM	25	13	65,0	40,9	83,7
TIB	31	18	90,0	66,9	98,2
FIB			0,0	0,5	20,0
TAR	33	16	80,0	55,7	93,4
MT1	7	7	35,0	16,3	59,1
PHA P	36	36	12,9	9,3	17,5
NRD aile	43				
NRD patte	89				
% aile	32,6			24,8	41,4
Z % aile	valeur	probabilité			
Z obs. vs attendu	2,87	<0,01	**		
Z ENS4 vs ENS5+6	1,42	>0,15			

Tableau X : Pourcentage de survie des éléments anatomiques de chocard de l'ENS5+6 (** différence hautement significative; voir légende du tableau III pour la signification des abréviations).

ENS5+6	NDR	NME	% survie	intervalle de confiance	
CRA	1	1	3,0	0,2	17,5
CARRE	1	1	1,5	0,1	9,3
MAND	0	0	0,0	0,3	13,0
VER	473	463	58,5	54,9	61,9
STE	5	5	15,2	5,7	32,7
FUR	11	9	27,3	13,9	45,8
COR	47	41	62,1	49,3	73,5
SCA	30	26	39,4	27,8	52,2
HUM	26	16	24,2	14,9	36,6
ULN	35	23	34,8	23,8	47,7
RAD	13	6	9,1	3,7	19,4
ULE	5	5	7,6	2,8	17,5
RAL	0	0	0,0	0,1	6,9
CMC	24	13	19,7	11,3	31,7
PHA A	11	10	3,8	1,9	7,1
SYN	13	8	12,1	5,7	23,0
PEL	19	8	12,1	5,7	23,0
FEM	75	48	72,7	60,2	82,6
TIB	99	64	97,0	88,5	99,5
FIB	5	5	7,6	2,8	17,5
TAR	68	37	56,1	43,3	68,1
MT1	38	38	57,6	44,8	69,4
PHA P	264	259	28,0	25,2	31,1
NRD aile	85				
NRD patte	242				
% aile	26,0			21,4	31,2
Z % aile	valeur	probabilité			
obs. vs attendu	6,29	<0,01	**		

l'ENS3, l'ENS4 et l'ENS5+6 et ne diffèrent pas statistiquement de celles qui sont obtenues à partir des NRD (ENS3 : $Z = 0,72$ pour $p = 0,47$; ENS4 : $Z = 0,57$ pour $p = 0,57$; ENS5+6 : $Z = 0,03$ pour $p > 0,97$). Avec ce mode de calcul, seul l'ENS5+6 se distingue de la valeur théorique. Les facteurs pouvant expliquer ce résultat demeurent inconnus en l'état des recherches (poids de la détermination différentielle, de la conservation différentielle des ossements, des facteurs internes, ...). Globalement, les méthodes de tamisage à l'eau ou à sec ne semblent pas affecter significativement les pourcentages des éléments d'aile; cela se vérifie pour l'ENS3 et pour tous les lots considérés conjointement (Tabl. XIV).

Au-delà des points communs précédemment évoqués, une certaine variabilité de la fréquence des os longs se constate entre les lots d'ossements analysés. En particulier, les éléments de l'aile sont mieux représentés dans

l'ENS3 que dans l'ENS5+6. Cela est principalement redevable à l'humérus qui est plus fréquent dans l'ENS3 que dans l'ENS5+6 ($Z = 2,87$; $p < 0,01$) et au tibiotarse qui montre la tendance inverse ($Z = 5,57$; $p < 0,01$). Mais entre ces deux lots, aucune différence n'existe pour les autres os allongés. Entre l'ENS4 et l'ENS5+6, seule l'ulna montre une différence et apparaît plus fréquente dans le premier ($Z = 2,39$; $p < 0,02$). Enfin, le tibiotarse et le tarsométatarse sont moins nombreux dans l'ENS3 que dans l'ENS4 (respectivement $Z = 2,58$; $p < 0,01$ et $Z = 2,84$; $p < 0,01$). Les raisons intimes de ces différences demeurent actuellement inconnues.

La proportion des éléments proximaux par rapport aux éléments distaux (Bocheński, 2005) varie de 59,7 % (51,5-67,5) pour l'ENS4 à 66,4 % (61,6-70,9) pour l'ENS5+6, l'ENS3 présentant une valeur intermédiaire (64,1 %; 58,7-69,1). Aucune de ces proportions n'est

Tableau XI : Nombre de restes et fréquence relative des restes de chocard selon des classes de taille de 5 mm et les méthodes de tamisage mises en œuvre (2001-2003 = coordonnée + tamisage et tri à sec ; 2006-2008 = coordonnée + tamisage à l'eau et tri du sédiment humide ; 2009-2011 = coordonnée + tamisage à l'eau et tri du sédiment sec ; 1 reste non mesurable).

	2001-2003		2006-2008		2009-2011		Total
	NRD	%	NRD	%	NRD	%	
]0-5]	1	1,0	26	5,1	244	11,7	271
]5-10]	6	6,3	159	31,0	1139	54,8	1304
]10-15]	15	15,6	94	18,3	243	11,7	352
]15-20]	21	21,9	68	13,3	154	7,4	243
]20-25]	14	14,6	48	9,4	112	5,4	174
]25-30]	12	12,5	42	8,2	73	3,5	127
]30-35]	9	9,4	29	5,7	51	2,5	89
]35-40]	6	6,3	23	4,5	31	1,5	60
]40-45]	5	5,2	11	2,1	11	0,5	27
]45-50]	2	2,1	4	0,8	2	0,1	8
]50-55]	1	1,0	5	1,0	7	0,3	13
]55-60]	1	1,0	4	0,8	9	0,4	14
]60-65]	1	1,0	0	0,0	0	0,0	1
]65-70]	2	2,1	0	0,0	2	0,1	4
>70	0	0,0	0	0,0	1	0,0	1
Total	96	100,0	513	100,0	2079	100,0	2688

NRD (log 2)

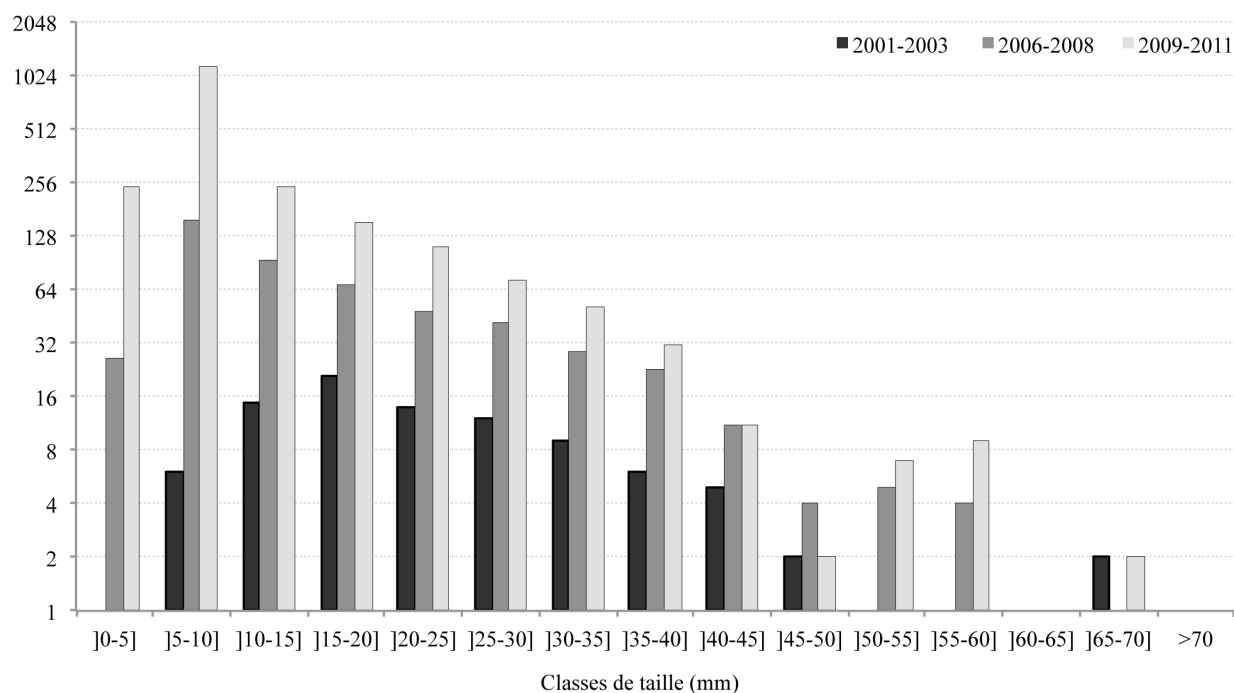


Fig. 4: Distribution des classes de tailles des vestiges de chocard de l'Igue du Gral, tous ensembles confondus, en fonction des méthodes de tamisage mises en œuvre (2001-2003 : tamisage à sec ; 2006-2008 : tamisage à l'eau, tri du sédiment humide ; 2009-2011 : tamisage à l'eau, tri du sédiment sec).

Tableau XII : Pourcentage des petits éléments anatomiques (carrés, vertèbres, ulnaires, métatarsiens 1, phalanges) de chocard selon les méthodes de tamisage mises en œuvre pour l'ensemble des lots considérés (** : différence hautement significative).

tous les ENS	NRD	NRD petits éléments	% petits éléments	intervalle de confiance	
A : 2001-2003	96	8	8,3	3,9	16,2
B : 2006-2008	513	149	29,0	25,1	33,2
C : 2009-2011	2080	1163	55,9	53,0	58,8
test du Z	valeur	probabilité			
A vs B	4,26	<0,01	**		
A vs C	9,14	<0,01	**		
B vs C	10,90	<0,01	**		

Tableau XIII : Pourcentage des petits éléments anatomiques (carrés, vertèbres, ulnaires, métatarsiens 1, phalanges) de chocard selon les méthodes de tamisage mises en œuvre pour l'ENS3 (* : différence significative; ** : différence hautement significative).

ENS3	NRD	NRD petits éléments	% petits éléments	intervalle de confiance	
A : 2001-2003	75	6	8,0	3,3	17,2
B : 2006-2008	306	87	28,4	23,5	33,9
C : 2009-2011	119	49	41,2	32,3	50,6
test du Z	valeur	probabilité			
A vs B	3,69	<0,01	**		
A vs C	4,99	<0,01	**		
B vs C	2,53	<0,02	*		

Tableau XIV : Pourcentage d'éléments de l'aile selon les méthodes de tamisage mises en œuvre pour tous les ensembles et l'ENS3.

tous les ENS	2001-2003	2006-2008	2009-2011
NRD aile	23	107	216
NRD patte	41	170	460
% aile	35,9	38,6	32,0
intervalle de confiance	24,6-48,9	32,9-44,6	28,5-35,7
ENS3			
NRD aile	20	61	25
NRD patte	31	106	34
% aile	39,2	36,5	42,4
intervalle de confiance	26,2-53,9	29,3-44,3	29,9-55,9

statistiquement différente l'une de l'autre (ENS 3 vs ENS4: $Z = 0,9$ pour $p > 0,36$; ENS 3 vs ENS5+6: $Z = 0,68$ pour $p > 0,49$; ENS4 vs ENS5+6: $Z = 1,48$ pour $p > 0,13$).

Les traces de prédation et la répartition spatiale

Moins de 5 % des vestiges ont des surfaces corticales illisibles suite à des dégradations post-dépositionnelles.

A l'échelle du corpus, leur faible proportion ne gêne pas la recherche des traces de prédation. Ces dernières se résument à une attaque chimique résultant vraisemblablement de l'action de sucres digestifs. Cette marque se localise sur une articulation proximale de scapula de Charadriiformes provenant de l'ENS3. Parmi les nombreux ossements de chocard, aucun ne porte de traces de prédation de quelque nature que ce soit.

Les vestiges ont été récupérés principalement lors du tamisage de sédiment provenant de décapages de mètre

carré, il est donc illusoire d'engager a posteriori une analyse des connexions anatomiques. Les rapprochements sur la base de la maturité osseuse restent envisageables. Ils pourraient être réalisés sur les os pairs en se basant sur les degrés similaires de maturité. Pour rapprocher les différents ossements d'un même individu, il faudrait par ailleurs s'appuyer sur des squelettes de comparaison permettant d'évaluer la maturité des éléments anatomiques les uns par rapport aux autres. Les seuls vestiges trouvés à la fouille en connexions lâches (M52-d3#28) proviennent d'un secteur qui n'a pas été retenu dans la constitution des ensembles analysés. Il s'agit d'une vingtaine d'ossements appartenant à un chocard et présentant une légère porosité.

DISCUSSION

Origine de l'accumulation. Convergence et divergence des indices

L'avifaune découverte au Gral se caractérise par une large majorité de vestiges attribués au chocard, espèce qui domine dans chacun des ensembles biostratigraphiques considérés. Au total, plus de 95 % des pièces déterminées au-delà de la classe des oiseaux y ont été rapportées. Le chocard est une espèce sociale et cavernicole qui installe ses nids dans les crevasses des falaises ou dans des gouffres verticaux (e.g. Dendaletche & Saint-Lèbe, 1988 ; Delestrade & Stoyanov, 1995). Les mêmes cavités sont utilisées chaque année ou tout au moins régulièrement. Les données biologiques concernant la nidification du chocard dans les Alpes indiquent que plus d'un poussin sur deux meurt avant l'envol (Delestrade & Stoyanov, 1995 : 226). Dans le contexte topographique de l'Igue du Gral, l'hypothèse d'une accumulation d'ossements résultant d'individus morts plus ou moins sur place apparaît donc probable. Mais afin de reconstituer l'histoire taphonomique de ces ossements sans trop d'*a priori*, voyons ce que l'on peut déduire des caractéristiques propres aux ensembles analysés.

Les lots de vestiges provenant des différentes unités présentent plusieurs points communs. En particulier, dans chacun des 5 ensembles considérés, les ossements poreux caractéristiques d'individus immatures dominent largement et représentent plus de $\frac{3}{4}$ des effectifs. D'après les données éthologiques et bien qu'il existe à l'échelle de l'Europe des décalages de quelques semaines d'une population à l'autre (Delestrade, 1993 ; Delestrade & Stoyanov, 1995), cela pourrait indiquer une mort durant la première moitié de l'été. A ce stade, des connaissances plus précises sur la maturation squelettique en relation avec l'âge seraient utiles ; mais ces données restent difficiles à obtenir pour des raisons logistiques et éthiques. Néanmoins, il est admis que la maturité osseuse est plus ou moins synchrone de la capacité à voler (Serjeantson, 1998). Il est donc probable que beaucoup, si ce n'est la

totalité, des individus auxquels appartenaient les ossements immatures devaient ne pas avoir pris leur envol lorsqu'ils sont morts. Cette hypothèse est donc compatible avec une accumulation par mort naturelle sur le lieu de nidification sans intervention de prédateur. Des pourcentages de chocard immatures proches de ceux observés au Gral (72 %) ont été rapportés à la grotte des Trois-Frères (Mourer-Chauviré, 1975, pp. 429-430) pour laquelle une mort des individus sur place est également privilégiée. Au Gral, l'absence de traces de prédation sur les ossements de chocard est également conciliable avec ce type d'accumulation.

La fragmentation des os allongés est relativement importante, affectant plus de 80 % d'entre eux. Cela pourrait paraître paradoxal dans une accumulation sans prédateur. Néanmoins, et bien qu'une étude quantifiée précise reste à réaliser, il a été souligné que les morphologies de cassures typiques des os frais, comme celles qui sont décrites dans d'autres contextes (e.g. Laroulandie, 2000 ; Laroulandie & Lefèvre, 2014), sont absentes. Au contraire les fractures sur os sec dominant et indiquent une fragmentation ancienne dans le sédiment, ou plus récente lors des travaux de terrain. L'importante fragmentation des os de chocard qui est observée dans chaque lot semble donc relever essentiellement, si ce n'est exclusivement, de phénomènes post-dépositionnels. Ce critère est également compatible avec une mort d'individus sur leur lieu de nidification. Le fait que le coracoïde et l'humérus soient moins fragmentés que le tibiotarse et le tarsométatarse pourrait être lié aux caractéristiques intrinsèques de ces ossements : robustes et relativement courts pour les premiers, grêles et allongés pour les seconds.

La représentation des éléments anatomiques montre, pour les trois ensembles étudiés, une faible proportion des ossements fragiles et de petite dimension. Elle est redevable à plusieurs facteurs dont l'impact est parfois difficile à démêler. La conservation différentielle a vraisemblablement agi en faveur des éléments les plus robustes. Quant à la détermination différentielle, elle a pu entraîner une sous-estimation de certaines portions du squelette des jeunes individus. Enfin, l'effet des méthodes de tamisage sur la quantité de petits éléments est particulièrement probant : le tamisage à sec a entraîné une forte perte des éléments de cette catégorie tandis qu'un tamisage à l'eau suivi d'un tri des refus à sec a permis d'isoler le plus grand nombre d'entre eux.

Concernant les os des membres, lorsque les NRD sont pris en compte, il existe pour les trois ensembles considérés une prédominance des éléments de la patte par rapport aux éléments des ailes (méthode d'Eriscon). En considérant les NME, qui permettent de s'affranchir de la fragmentation différentielle des os longs, seul l'ensemble 3 montre une telle prédominance. D'après les contextes archéologiques pris comme exemple par Eriscon (1987), une prépondérance d'ossements des pattes marquerait une accumulation anthropogène. Or, dans le cas du Gral, aucune preuve ne permet de soutenir cette hypothèse.

Dans d'autres gisements où l'origine des os de chocard a été discutée sur la base d'autres arguments, les éléments des ailes sont mieux représentés que ceux des pattes. Il en est ainsi au Lazaret (Roger, 2004), à Vaufrey c.8 (Laroulandie, 2000, 2010) ou à Praileaitz I (Moreno-Garcia, 2017), sites pour lesquels l'accumulation aurait pour cause une mort naturelle sans intervention de prédateur, proposition compatible avec celle qui pourrait être émise en suivant la méthode d'Ericson. Il en est de même à la Vache et à Gazel où ce corvidé a, cette fois, été clairement exploité par les chasseurs du Magdalénien (Laroulandie, 2000, 2010), conclusion qui va à l'encontre de ce qui pourrait être déduit de la méthode d'Ericson. Ces quelques exemples illustrent la variabilité qui existe dans la répartition des ossements des membres de chocard dans différents contextes. Ce constat incite à la prudence quant à l'utilisation aveugle des méthodes quantitatives pour déterminer l'histoire taphonomique d'une accumulation de restes aviaires.

La proportion d'éléments proximaux par rapport aux distaux est comprise entre 60 % et 66 % pour les trois ensembles biostratigraphiques étudiés. Ces chiffres sont proches de ceux qui sont observés dans les pelotes des rapaces nocturnes ou les restes non consommés par certains rapaces diurnes (Bocheński, 2005). Mais conclure sur la base de ce seul argument que les os de chocard du Gral appartiennent à des individus tués par des rapaces pose une nouvelle fois question. En se fondant sur des assemblages archéologiques pour lesquels d'autres arguments permettaient de discuter l'origine des accumulations, des doutes quant aux limites de l'utilisation de cette méthode ont déjà été émis (Laroulandie, 2010). Au Gral, l'absence de traces de digestion, de coup de bec ou de fracture spirale n'est pas vraiment compatible avec les modifications engendrées par des rapaces sur des oiseaux de taille moyenne. De plus, le bol alimentaire des rapaces est en général varié, contenant notamment des rongeurs, et les oiseaux ne constituent qu'une part, souvent mineure, des proies. Au Gral, les restes de rongeurs sont relativement peu abondants (Jeannet, 2024) et ceux de léporidés appartiennent à des individus piégés dans l'aven (Mallye & Pelletier, 2024).

Au final, l'hypothèse la plus probable concernant l'origine des ossements de chocard est une mort naturelle, principalement d'individus immatures, sur le lieu de nidification. L'Igue du Gral aurait donc non seulement fonctionné comme un piège pour certains animaux, notamment les ongulés et les léporidés (Castel *et al.*, 2008 et les différents chapitres de ce volume), mais également comme un lieu attractif pour d'autres espèces comme le chocard venu s'y installer pour la reproduction. La présence de ce corvidé tout au long de la phase de remplissage de l'aven montre que ce site a fonctionné comme lieu de reproduction sur le long terme, sans pour autant impliquer que l'occupation fut continue durant les 20 000 ans de son fonctionnement. Bien que les échelles temporelles ne soient pas comparables, cette fidélité au

lieu de reproduction est connue actuellement chez cette espèce (Delestrade & Stoyanov, 1995). En raison de l'abondance des individus immatures, une approche biométrique recherchant d'éventuelles variations morphométriques populationnelles n'était pas envisageable.

La reconstitution de l'histoire taphonomique des autres espèces est délicate en raison des faibles effectifs et de la rareté des éléments directs. De nombreuses questions restent donc en suspens. La seule trace de digestion présente sur un vestige de Charadriiformes indique l'intervention d'un prédateur ; mais son identité demeure inconnue compte tenu du caractère isolé de l'observation. Les restes de grand corbeau, espèce qui pratique le charognage, appartiennent-ils à des individus fréquentant l'aven pour se nourrir des carcasses piégées et qui y auraient trouvé la mort ? La présence du grand-duc est-elle redevable à son comportement cavernicole ? Qu'en est-il des lagopèdes ? Sont-ils morts alors qu'ils se protégeaient du rude climat hivernal ?

Implications paléoenvironnementales et paléoclimatiques

La biodiversité aviaire documentée à l'Igue du Gral est relativement faible, comprenant une dizaine de taxons répartis dans l'ensemble de la stratigraphie. Une bribe d'explication pourrait être le contexte topographique particulier associé au mode d'accumulation des ossements où les prédateurs ont joué, au mieux, un rôle mineur.

On ne perçoit pas d'évolution particulière des associations d'oiseaux au sein de la stratigraphie du Gral. Le seul changement notable est en comparaison avec la situation actuelle : deux taxons, le chocard et les lagopèdes, ont abandonné la région. Actuellement, ils ne subsistent que dans les hauts reliefs montagneux, en particulier dans les Pyrénées et les Alpes pour évoquer les lieux les plus proches du Quercy. Ces deux taxons sont classés dans la catégorie «*des espèces d'espaces découverts froids*» proposée par Ph. Vilette (1983). Ils étaient relativement communs durant le Pléistocène supérieur si l'on en croit le nombre de sites livrant leurs vestiges y compris dans des zones à faible relief (*e.g.* Mourer-Chauviré, 1975 ; Tyrberg, 1998). La présence du chocard évoque un paysage ouvert constitué de pelouses dans lesquelles le lagopède alpin (possible mais non déterminé spécifiquement au Gral) aurait également pu se plaire. La présence du lagopède des saules suggère une végétation basse de bouleaux et de saules, contrainte par la rigueur du climat. La neige est un des éléments caractéristiques des milieux actuellement appréciés par ces espèces.

Bien que contraintes par notre développement, les répartitions actuelles du grand-duc et du grand-corbeau sont larges et n'ont qu'une faible valeur indicative pour les reconstitutions environnementales et climatiques. Néanmoins, ces oiseaux fréquentent des territoires présentant des espaces ouvertes nécessaires à la chasse.

Des hommes et des oiseaux dans le Quercy

Les espèces aviaires identifiées au Gral représentent des ressources potentielles pour les chasseurs-collecteurs qui évoluaient dans les mêmes territoires. Ces espèces étant actuellement sédentaires, il est envisageable, si tel était le cas dans le passé, qu'elles étaient disponibles toute l'année, donc qu'elles étaient relativement prévisibles. Le chocard comme les lagopèdes vivent en groupe ce qui ajoute une certaine « rentabilité » à leur exploitation. Pour ces raisons ou pour une autre, rappelons que ces espèces figurent au tableau des chasseurs du Magdalénien supérieur. C'est par exemple le cas à la Vache, en Ariège, (Laroulandie, 2000), à Isturitz, dans les Pyrénées-Atlantique (Laroulandie, 2010; Pétillon *et al.*, 2017) ou à Santa Catalina, en Biscaye (Laroulandie, 2014a). Elles furent également chassées au Magdalénien moyen à Gazel dans l'Aude (Vilette, 1983; Laroulandie, 2010) ou au Mas d'Azil en Ariège (Vilette, 1983). Plus éloignée dans le temps et dans l'espace, la grotte de Paglicci, en Italie, a également livré des os de chocard portant des stries de découpe, dans des niveaux attribués à l'Aurignacien et au Gravettien ancien (Tagliacozzo & Gala, 2005). Mais qu'en est-il des relations entre les Hommes et les Oiseaux dans le Quercy ?

Globalement, dans cet espace géographique, les preuves d'utilisation des ressources aviaires par les chasseurs-collecteurs du Pléistocène supérieur sont encore disparates et n'ont pas fait l'objet d'un inventaire et d'une recherche systématique. Durant le Paléolithique moyen, seuls les grands rapaces diurnes et le grand corbeau semblent avoir intéressé les hommes de Néandertal ayant fréquenté le site des Fieux (Miers, Lot). Les perdrix grises pourtant bien représentées dans l'environnement n'y sont pas utilisées (Laroulandie *et al.*, 2016). Le matériel de l'Igue du Gral étant plus récent, il ne permet pas une comparaison synchrone avec les données disponibles aux Fieux. Pour le Paléolithique supérieur, les sites du Cuzoul (Vers, Lot) ou du Petit Cloup Barrat (Cabrerets, Lot) bénéficient de fouilles et d'études récentes et sont contemporains du remplissage du Gral ; mais ils ne documentent pas d'exploitation des oiseaux (Castel, 2012; Ducasse *et al.*, 2011). Au Piage (Fajoles, Lot), dans le niveau sommital qui contient un mélange Solutréo-Badegoulien (Bordes *et al.*, 2008), l'unique manifestation d'une relation Homme/Oiseau est une griffe de harfang portant une trace de désarticulation (Mourer-Chauviré, 1981). Les fouilles récentes conduites par J.-G. Bordes et F. Le Brun-Ricalens, dont le matériel est en cours d'étude, sont à même d'apporter des éléments nouveaux pour l'Aurignacien. Dans les niveaux contemporains de la fin du Dryas ancien et du Bölling, période non documentée au Gral (Boudadi-Maligne *et al.*, 2024), les preuves d'exploitation des ressources aviaires sont plus nombreuses. Ainsi, à Combe-Cullier (Lacave, Lot) où les restes aviaires ont été déterminés par F. Delpech (1983), des traces d'exploitation sont visibles sur les lagopèdes

de l'ensemble Magdalénien supérieur (Laroulandie, en cours). Dans le même ensemble culturel, le gisement de la Magdeleine-la plaine (Penne, Tarn) a livré des traces de découpe sur quelques vestiges de lagopèdes, harfang et outarde barbue (Kuntz, 2006; Laroulandie, 2009, inédit). Les deux restes attribués au chocard n'en portent pas et ne peuvent être associés à l'activité des groupes humains ayant fréquenté le site. A Plantade, Courbet et Fontalès, au cours du Magdalénien supérieur, la chouette harfang porte également des traces de sciage indiquant une intervention des hommes (Laroulandie, 2016). Dans ce dernier site, des os longs d'oiseaux furent utilisés comme matière première (Welté, 1996; Mallye & Laroulandie, 2004) et les lagopèdes furent consommés (Laroulandie, inédit). A la grotte-abri de Peyrazet, l'ensemble Magdalénien supérieur contient de très nombreux restes aviaires, mais seuls quelques-uns sont redevables à une activité humaine (Laroulandie 2014b, inédit). Dans ce site, les vestiges d'oiseaux contenus dans les niveaux attribués au Laborien ne sont pas anthropogènes (Langlais *et al.*, 2015). Au regard de ce premier bilan, il est remarquable de constater que le chocard, espèce la plus représentée au Gral, ne figure pas parmi les espèces exploitées par les groupes humains fréquentant la région. Peut-être n'est-ce là qu'un état de la recherche, un biais des archives effacées par le temps ou tronquées lors des travaux anciens. Pourtant, l'absence de documentation sur un site comme le Cuzoul de Vers, qui livre des vestiges osseux de grandes et aussi de petites espèces (Castel, 2012; Desclaux, 2012), semble plutôt refléter une réalité des comportements économiques des chasseurs-collecteurs. Cela ne signifie pas pour autant que les Hommes ont été indifférents à cet oiseau dont le comportement social et les cris trahissent la présence. Le débat qui pourrait suivre dépasse le cadre de cette contribution et nécessiterait un retour sur le matériel et les cadres interprétatifs.

CONCLUSION

L'étude taphonomique conduite sur les ossements d'oiseaux de l'Igue du Gral suggère que ce site, parallèlement à son fonctionnement comme aven-piège pour de nombreux mammifères, a servi de lieu de reproduction pour le chocard. De nombreux immatures y ont trouvé la mort, vraisemblablement avant leur envol. Au gré de la dynamique sédimentaire, les ossements de ces oiseaux, morts sans intervention de prédateur, se sont retrouvés mêlés à ceux des animaux qui y sont tombés.

Certains critères, basés sur la représentation des éléments anatomiques et fréquemment utilisés en taphonomie des restes aviaires, auraient conduit à des conclusions différentes s'ils avaient été utilisés seuls et hors contexte. Ce constat conduit à rappeler qu'il n'y a pas de recette unique et absolue et que le croisement des informations est une nécessité de l'exercice.

Lors de la phase de remplissage de l'aven, la présence du chocard dans le Quercy, comme celle des lagopèdes ou du renne, évoque des paysages ouverts et un climat rigoureux. Les chasseurs-collecteurs préhistoriques qui évoluaient dans cet environnement n'ont pas considéré les oiseaux comme une ressource alimentaire ou technique.

REMERCIEMENTS

Je remercie J.-C. Castel pour son invitation à étudier les restes aviaires du Gral et à me donner la chance de participer à cette publication monographique. Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'aide précieuse de J.-B. Mallye et M. Boudadi-Maligne qui ont patiemment sérieusement vérifié sans relâche les bases de données. M. Eleouet a également contribué au classement d'une partie de la collection lors de son stage Pôle emploi en 2010. Je garde en mémoire les discussions animées, stimulantes et parfois tardives avec les collègues, membres de l'équipe, autour de l'écran qui renvoyait les projections spatiales des vestiges du Gral; elles ont sans nul doute contribué à ma réflexion. Ce travail a également bénéficié de la relecture et des commentaires de M. Boudadi-Maligne et de J.-C. Castel, coordinateurs du volume monographique, et de C. Lefèvre en tant que rapporteur extérieur.

BIBLIOGRAPHIE

- Bocheński Z. M. 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O'Connor T. (Ed.). *Biosphere to lithosphere*. Oxbow Books, Oxford, pp. 31-45.
- Bordes J.-G., Le Brun-Ricalens F., Castel J.-C., Ducasse S., Faivre J.-P., Feruglio V., Henry-Gambier D., Laroulandie V., Lacrampe-Cuyaubère F., Lenoble A., Martin H., Maureille B., Morala A., Morin E., Renard C., Rougier H., Rendu W., Szmidi C., Tartar E., Texier J.-P. & Teyssandier N. 2008. Les débuts du Paléolithique supérieur dans le sud-ouest de la France. Le Piage (Fajoles, Lot), fouilles 2004-2006: problématique et premiers résultats. In: Jaubert J., Bordes J.-G. & Ortega I. (eds), *Les sociétés du Paléolithique dans un grand sud-ouest de la France: nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Actes des Journées SPF, Université Bordeaux 1, Talence, 24-25 novembre 2006. Société préhistorique française, Paris. *Mémoire de la Société préhistorique française*, XLVII: 261-288.
- Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Castel J.-C. avec la collaboration de Bignon-Lau O., Lacrampe-Cuyaubère F., Laroulandie V., Luret M. & Muth X. 2024. Les remplissages paléontologiques de l'aven: description, définition des ensembles et cadre chronologique. In: Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.), *L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot): histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur*. *Revue de Paléobiologie*, 43(2): 61-85.
- Bovy K. M. 2002. Differential avian skeletal part distribution: explaining the abundance of wings. *Journal of Archaeological Science*, 29(9): 965-978.
- Bovy K. M. 2012. Why so many wings? A re-examination of avian skeletal part representation in the south-central Northwest Coast, USA. *Journal of Archaeological Science*, 39(7): 2049-2059.
- Brain C. K. 1976. Some principles in the interpretation of bone accumulations associated with Man. In: Isaac G.L. & McCown E. R. (eds). *Human Origins: Louis Leakey and the East African Evidence*. W. A. Benjamin, Menlo Park, pp. 93-116.
- Castel J.-C. 2012. Archéozoologie. In: Clottes J., Giraud J.-P. & Chalard P. (dir.). *Solutréen et Badegoulien au Cuzoul de Vers: des chasseurs de rennes en Quercy*. ERAUL, 131: 209-268.
- Castel J.-C., Coumont M.-P., Brugal J.-P., Laroulandie V., Camus H., Chauvière F.-X., Cochard D., Guadelli J.-L., Kuntz D., Martin H. & Mourre V. 2008. La fin du Paléolithique supérieur en Quercy: l'apport de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). In: Jaubert J., Bordes J.-G. & Ortega I. (eds), *Les sociétés du Paléolithique dans un grand sud-ouest de la France: nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*. Actes des Journées SPF, Université Bordeaux 1, Talence, 24-25 novembre 2006. Société préhistorique française, Paris. *Mémoire de la Société préhistorique française*, XLVII: 335-353.
- Castel J.-C., Kuntz D. & Chauvière F.-X. avec la collaboration de Gerbe M. & Juillard F. 2013. L'exploitation du monde animal au Paléolithique supérieur en Quercy. Un état des connaissances. In: Jarry M., Brugal J.-P. & Ferrier C. (dir.), *Modalité d'occupation et exploitation des milieux au Paléolithique dans le Sud-Ouest de la France: l'exemple du Quercy*. Actes de la session C67 du XV^e Congrès de l'UISPP, Lisbonne, septembre 2006. *Paléo*, supplément n°4: 395-418.
- Castel J.-C., Boudadi-Maligne M., Ducasse S., Renard C., Chauvière F.-X., Kuntz D. & Mallye J.-B. 2014. Animal Exploitation strategies in Eastern Aquitaine (France) during the Last Glacial Maximum. In: Foulds F.W.F., Drinkall H. C., Perri A. R., Clinnick D. T. G. & Walker J. W. P. (eds), *Wild Things, Recent advances in Palaeolithic and Mesolithic Research*. Oxbow Books, Oxford, pp. 160-174.
- Chénorkian R. 1996. *Pratique archéologique statistique et graphique*. Errance, Paris: 162 pp.
- Delpéch F. 1983. *La faune du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France*. CNRS, Paris. Cahier du Quaternaire, 6.
- Dendaletche C. & Saint-Lébe N. 1988. Le Chocard à bec jaune: un corvidé de haute altitude. In: Dendaletche C. (ed.), *Grands rapaces et corvidés des montagnes d'Europe*. *Acta Biologica Montana*, n° spécial 8. Centre Pyrénéen de Biologie et Anthropologie des Montagnes, Pau, pp. 145-170.
- Delestrade A. 1993. Statut, distribution et abondance du chocard à bec jaune *Pyrrhocorax graculus* en Corse. *Alauda*, 61(1): 9-17.
- Delestrade A. & Stoyanov G. 1995. Breeding biology and survival of the Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus*. *Bird Study*, 42: 22-231.
- Desclaux E. 2012. Les micromammifères. In: Clottes J., Giraud J.-P. & Chalard P. (dir.). *Solutréen et Badegoulien au Cuzoul de Vers: des chasseurs de rennes en Quercy*. ERAUL, 131: 85-88.
- Ducasse S., Castel J.-C., Chauvière F.-X., Langlais M., Camus H., Morala A. & Turq A. 2011. Le Quercy au cœur du

- dernier maximum glaciaire. La couche 4 du Petit Cloup Barrat et la question de la transition badegoulo-magdalénienne. *Paléo*, 22: 101-154.
- Ericson P. G. P. 1987. Interpretations of archaeological bird remains: A taphonomic approach. *Journal of Archaeological Science*, 14(1): 65-75.
- Jeannet M. 2024. La microfaune de l'Igüe du Gral. In: Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.), L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot): histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur. *Revue de Paléobiologie*, 43(2): 437-449.
- Kraft E. 1972. *Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen Nord- und Mitteleuropäischer kleinerer Hühnervögel*. Inaugural Dissertation Institut für Palaeo-anatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin, Ludwig-Maximilians-Universität, München: 195 pp.
- Kuntz D. 2006. Données nouvelles sur les stratégies d'acquisition et de traitement des carcasses au cours du Magdalénien supérieur dans la vallée de l'Aveyron: l'exemple de la Magdeleine la Plaine (Penne, Tarn). *Préhistoire du sud-Ouest*, 13(2): 151-165.
- Langlais M., Laroulandie V., Jacquier J., Costamagno S., Chalard P., Mallye J.-B., Pétillon J.-M., Rigaud S., Royer A., Sitzia L., Cochard D., Dayet L., Fat Cheung C., Le Gall O., Queffelec A. & Lacrampe-Cuyaubère F. 2015. Le Laborien récent de la grotte-abri de Peyrazet (Creysse, Lot). Nouvelles données pour la fin du Tardiglaciaire en Quercy. *Paléo*, 26: 79-116.
- Larmarange J. 2008. *Intervalle de confiance bilatéral d'une proportion*. <http://joseph.larmarange.net/?Intervalle-de-confiance-bilatéral>
- Laroulandie V. 2000. *Taphonomie et Archéozoologie des Oiseaux en Grotte: Applications aux Sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Talence.
- Laroulandie V. 2009. De la plume à l'œuf: exploitation des ressources aviaires au Magdalénien dans le Sud de la France. In: Fontana L., Chauvière F.-X. & Bridault A. (eds), In search of Total Animal Exploitation. Cases Studies in Upper Palaeolithic and Mesolithic. Proceedings of the XVth UISPP World Congress, Lisbon, 4-9 September 2006, Session C 61. J. & Hedges E., Oxford, *BAR International Series*, 2040: 71-89.
- Laroulandie V. 2010. Alpine chough *Pyrrhocorax graculus* from Pleistocene sites between Pyrenees and Alps: Natural versus Cultural Assemblages. In: Prummel W., Brinkhuizen D. & Zeiler J. (eds), Birds in Archaeology. Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Groningen, 23-27 August 2008. Barkhuis Groningen University Library, Groningen. *Groningen Archaeological Studies*, 12: 219-232.
- Laroulandie V. 2014a. Traitement et utilisation des ressources aviaires au Tardiglaciaire dans la grotte de Santa Catalina. In: Berganza Gochi E. & Arribas Pastor J. L. (coords). La cueva de Santa Catalina (Lekeitio, Bizkaia). I - La intervención arqueológica. Restos vegetales, animales y humanos. Bilbao, Diputación Foral de Bizkaia. *Kobie BAI*, 4: 297-330.
- Laroulandie V. 2014b. L'avifaune des couches 4 et 5. In: Langlais M. & Laroulandie V. (Coords). *La grotte-abri de Peyrazet (Creysse, Lot, France). Une séquence tardiglaciaire pour le Haut-Quercy*. Rapport de fin de fouilles programmées triennales 2012-2014. DRAC SRA Midi-Pyrénées, Toulouse: 200-208.
- Laroulandie V. 2016. Hunting fast-moving, low-turnover small game: The status of the snowy owl (*Bubo scandiacus*) in the Magdalenian. *Quaternary International*, 414: 174-197.
- Laroulandie V. & Lefèvre C. 2014. The Use of Avian Resources by the Forgotten Slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). In: Bejenaru L. & Serjeantson D. (eds), Birds and Archaeology: New Research International. Special Issue Paper 7th BWG meeting. *Journal of Osteoarchaeology*, 24(3): 407-416.
- Laroulandie V., Faivre J.-P., Gerbe M. & Mourre V. 2016. Who brought the bird remains to the Middle Palaeolithic site of Les Fieux (Southwestern, France)? Direct evidence of a complex taphonomic story. *Quaternary International* 421: 116-133.
- Livingston S. D. 1989. The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *Journal of Archaeological Science*, 16(5): 537-547.
- Mallye J.-B. & Laroulandie V. 2004. L'exploitation des petits animaux et les pièges de l'os: exemples chez les Oiseaux et les Mustélidés. In: Brugal J.-P. & Desse J. (Dir.). *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. Actes des XXIV^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire, Antibes, 23-25 octobre 2003. APDCA, Antibes: 185-190.
- Mallye J.-B. & Pelletier M. 2024. Les léporidés et les petits carnivores de l'Igüe du Gral. In: Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.), L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot): histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur. *Revue de Paléobiologie*, 43(2): 353-415.
- Moreno-García M. 2017. Estudio de la avifauna de la cueva de Praileaitz (Deba, Gipuzkoa). In: Peñalver X., San Jose S. & Mujika-Alustiza J. A. (Eds). La Cueva de Praileaitz I (Deba, Gipuzkoa, Euskal Herria). Intervención arqueológica 2000-2009. Sociedad de Ciencias Aranzadi, Donostia/San Sebastián. *Munibe Monographs. Anthropology and Archaeology Series*, 1: 287-325.
- Mourer-Chauviré C. 1975. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 64.
- Mourer-Chauviré C. 1981. Les oiseaux du gisement du Piage, commune de Fajoles, Lot. In: Champagne F. & Espitalié R. (eds). Le Piage, site préhistorique du Lot. Société Préhistorique Française, Paris. *Mémoire de la Société Préhistorique Française*, XV: 193-195.
- Pétillon J.-M., Letourneux C. & Laroulandie V. 2017. Archéozoologie des collections anciennes: le cas de la faune du Magdalénien supérieur d'Isturitz. In: Normand C. & Cattelain P. (eds). La Grotte d'Isturitz. Fouilles anciennes et récentes. Actes de la table ronde du cinquantenaire du classement comme Monument Historique des grottes d'Isturitz et d'Oxocelhaya. Haparren 14-15 novembre 2003. Dedarc, Treignes. *Artefacts*, 13: 107-116.
- Roger T., 2004. *L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne: Ornac 3, Lazaret (France), Caverna delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie): Paléontologie, taphonomie et paléoécologie*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'histoire naturelle de Paris, Paris.

- Serjeantson D. 1998. Birds : A seasonal resource. *Environmental Archaeology*, 3 : 23-33.
- Serjeantson D. 2009. *Birds*. Cambridge University Press, Cambridge : 486 pp.
- Tagliacozzo A. & Gala M. 2005. Lo sfruttamento dell'avifauna nei livelli 24-23 (Aurignaziano e Gravettiano antico) di Grotta Paglicci (Rignano Garganico, Foggia). *Atti 3° Convegno Nazionale di Archeozoologia*, Siracusa, 2000 : 191-204.
- Tomek T. & Bocheński Z. M. 2000. *The comparative osteology of European corvids (Aves : Corvidae), with a key to the identification of their skeletal elements*. Wydawnictwa Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, Kraków, 102 pp.
- Tyrberg T., 1998. *Pleistocene birds of the Palearctic : a catalogue*. Publications of the Nuttall Ornithological Club No. 27, Cambridge.
- Vilette P. 1983. Avifaunes du Pléistocène final et de l'Holocène dans le Sud de la France et en Catalogne. *Atacina* 11.
- Welté A.-C. 1996. Os d'oiseaux gravés inédits ou peu connus de l'abri de Fontalès (Tarn-et-Garonne). *Antiquités nationales*, 28 : 85-93.