



UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO

Ana Rufà Bonache

ADVERTIMENT. L'accés als continguts d'aquesta tesi doctoral i la seva utilització ha de respectar els drets de la persona autora. Pot ser utilitzada per a consulta o estudi personal, així com en activitats o materials d'investigació i docència en els termes establerts a l'art. 32 del Text Refós de la Llei de Propietat Intel·lectual (RDL 1/1996). Per altres utilitzacions es requereix l'autorització prèvia i expressa de la persona autora. En qualsevol cas, en la utilització dels seus continguts caldrà indicar de forma clara el nom i cognoms de la persona autora i el títol de la tesi doctoral. No s'autoritza la seva reproducció o altres formes d'explotació efectuades amb finalitats de lucre ni la seva comunicació pública des d'un lloc aliè al servei TDX. Tampoc s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant als continguts de la tesi com als seus resums i índexs.

ADVERTENCIA. El acceso a los contenidos de esta tesis doctoral y su utilización debe respetar los derechos de la persona autora. Puede ser utilizada para consulta o estudio personal, así como en actividades o materiales de investigación y docencia en los términos establecidos en el art. 32 del Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual (RDL 1/1996). Para otros usos se requiere la autorización previa y expresa de la persona autora. En cualquier caso, en la utilización de sus contenidos se deberá indicar de forma clara el nombre y apellidos de la persona autora y el título de la tesis doctoral. No se autoriza su reproducción u otras formas de explotación efectuadas con fines lucrativos ni su comunicación pública desde un sitio ajeno al servicio TDR. Tampoco se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al contenido de la tesis como a sus resúmenes e índices.

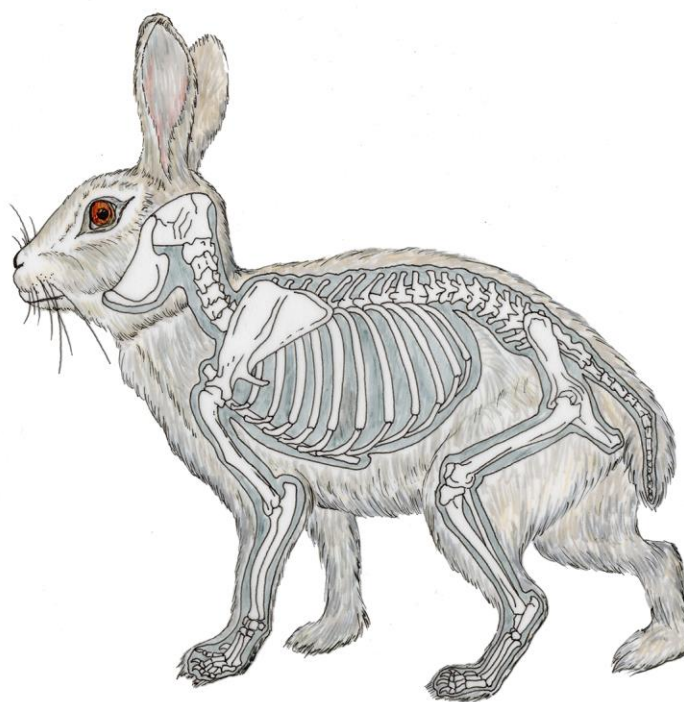
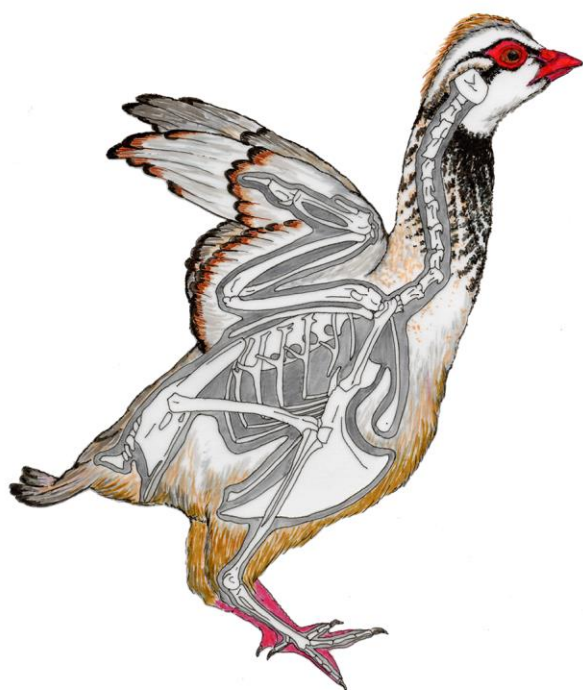
WARNING. Access to the contents of this doctoral thesis and its use must respect the rights of the author. It can be used for reference or private study, as well as research and learning activities or materials in the terms established by the 32nd article of the Spanish Consolidated Copyright Act (RDL 1/1996). Express and previous authorization of the author is required for any other uses. In any case, when using its content, full name of the author and title of the thesis must be clearly indicated. Reproduction or other forms of for profit use or public communication from outside TDX service is not allowed. Presentation of its content in a window or frame external to TDX (framing) is not authorized either. These rights affect both the content of the thesis and its abstracts and indexes.



UNIVERSITAT
ROVIRA I VIRGILI

El papel de las pequeñas presas en la dieta humana del Paleolítico medio y superior. Una visión diacrónica desde el valle del Ródano al arco mediterráneo

Ana Rufà Bonache



TESIS DOCTORAL
2017

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI
EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO
Ana Rufà Bonache

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI
EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO
Ana Rufà Bonache

Ana Rufà Bonache

**EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA
HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR.
UNA VISIÓN DIACRÓNICA DESDE EL VALLE DEL RÓDANO
AL ARCO MEDITERRÁNEO**

TESIS DOCTORAL

Dirigida por

Dr. Jordi Rosell Ardèvol
Dra. Ruth Blasco López

Departament d'Història i Història de l'Art



UNIVERSITAT ROVIRA i VIRGILI

Tarragona, 2017

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI
EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO
Ana Rufà Bonache



UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

FAIG CONSTAR que aquest treball, titulat “El papel de las pequeñas presas en la dieta humana del Paleolítico medio y superior. Una visión diacrónica desde el valle del Ródano al arco mediterráneo”, que presenta Ana Rufà Bonache per a l’obtenció del títol de Doctor amb menció internacional, ha estat realitzat sota la meva direcció al Departament d’Història i Història de l’Art d’aquesta universitat.

HAGO CONSTAR que el presente trabajo, titulado “El papel de las pequeñas presas en la dieta humana del Paleolítico medio y superior. Una visión diacrónica desde el valle del Ródano al arco mediterráneo”, que presenta Ana Rufà Bonache para la obtención del título de Doctor con mención internacional, ha sido realizado bajo mi dirección en el Departament d’Història i Història de l’Art de esta universidad.

I STATE that the present study, entitled “El papel de las pequeñas presas en la dieta humana del Paleolítico medio y superior. Una visión diacrónica desde el valle del Ródano al arco mediterráneo”, presented by Ana Rufà Bonache for the award of the degree of Doctor with international mention, has been carried out under my supervision at the Departament d’Història i Història de l’Art of this university.

Tarragona, 2 maig/mayo/May 2017

Els directors de la tesi doctoral
Los directores de la tesis doctoral
Doctoral Thesis Supervisors

Dr. Jordi Rosell Ardèvol

Dra. Ruth Blasco López

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI
EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO
Ana Rufà Bonache

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI
EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO
Ana Rufà Bonache

*Als meus pares, als meus avis, i a l'Isaac.
Per no haver dubtat mai de mi.*

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO

Ana Rufà Bonache

*“Yo quiero construir. Pero no soy sino una parte insignificante
pero importante de un todo del que todavía no tengo conciencia.”*

Frida Kahlo

Agradecimientos

Fer una tesi és un procés llarg, amb alts i baixos i no sempre fàcil. Malgrat tot, en les següents línies us mostro els resultats d'aquests anys de recerca. Tot aquest camí, malgrat la solitud implícita que comporta, no l'he fet sola. Hi ha hagut moltes persones i institucions que m'han acollit i ajudat, sense les quals el treball que aquí us presento no hauria vist mai la llum.

Primer de tot, donar totes les gràcies del món als meus directors, el Jordi Rosell i la Ruth Blasco, que no només han estat bons guies, sinó encara millors amics. A ells els hi dec el que sóc. M'han vist créixer com a investigadora, però també com a persona. Gràcies per encomanar-me les vostres ganes d'aprendre i de conèixer. Al Jordi, gràcies per la confiança que vas dipositar en mi des del primer moment, per animar-me a treballar a Teixoneres i a formar part d'aquest gran equip. Gràcies també per no parar de somriure, animar-me en els moments baixos i ajudar-me a encarar els pitjors moments amb bona cara. Per fer-me veure les coses des d'una altra perspectiva, sempre millor.

A ti Ruth, gracias por ser mi mentora, por tu paciencia, por tu comprensión, por tu visión crítica, por todo. Desde que me impliqué en el mundo de la investigación has sido un referente (y lo sigues siendo). Gracias por tus infinitas correcciones, tus leídas incansables de un mismo texto, por la confianza que has depositado en mí, por ser como eres. Espero poder seguir trabajando contigo, porque como tu bien dejaste reflejado un día..."fem un gran equip".

Agrair també als membres del tribunal que hagin accedit a llegir i avaluar aquesta tesi.

A banda d'ells, no puc deixar de mencionar a l'Eudald Carbonell i al Robert Sala, per la confiança que han dipositat en mi com a part de l'equip de l'IPHES. Al Robert, donar-li les més sinceres gràcies per creure en mi des de que em va "clitxar" durant la carrera i per haver seguit confiant-hi al llarg de tots aquests anys.

També agrair al Manuel Vaquero, a la Marie-Hélène Moncel, a la Camille Daujeard, al Jordi Rosell, la Ruth Blasco i el Florent Rivals que m'hagin permès consultar i analitzar les col·leccions dels jaciments que ells dirigeixen, així com els consells i aportacions que han fet a aquest treball. Igualment agrair-los la seva plena disponibilitat i el permetre'm formar part dels seus projectes.

Tampoc em puc oblidar d'alguns companys de l'IPHES. Del Florent, per ajudar-me sempre que ha fet falta, per les campanyes d'excavació conjuntes, pels consells i per fer que les hores de treball es fessin menys feixugues. La Gema i la Francesca, que m'han sabut

aguantar i donar un bon consell quan era necessari. Igualment he de mencionar a l'Amèlia, la Loli, al Carles Tornero, l'Edgard i la Gemma, pels ànims i perquè en vosaltres també veig l'esperança que tot això pot funcionar. A la Marina voldria donar-li les gràcies per ser tan atenta amb mi, per la seva sinceritat i per l'afecte. A la Heidi i el Leandro, agrair-los la seva predisposició i ajuda en la maquetació final de la tesi. Anomenar també als becaris (Carlos, Leo, Esther, Antonella, Pedro,...), amb qui he compartit l'experiència de fer una tesi doctoral. Especialment, gràcies al Carlos, per aguantar-me els darrers mesos d'aquest projecte, per escoltar les meves neures i per riure'ns dels nostres propis errors. Porque sé que a pesar de mi dislexia, me quieres tal y como soy (jeje).

A la Susana, que sempre m'ha sabut mimar i ha preguntat el mínim com per no posar-me nerviosa però el suficient per saber que estic bé. A ella li he de donar les gràcies com amiga, però també per acabar de fer real aquest projecte, accedint a dibuixar la portada d'aquesta tesi.

No em vull deixar altres persones que he conegut durant tot aquest temps i que són igualment importants: la Maite, el Bueling, la Miriam, la Carol i la Sara. Vosaltres feu especial cada excavació, cada conversa i cada instant. Especialment a la Miriam li dec les converses interminables, els ànims, els bons consells, i les seves dosis de realitat. He aprendido mucho de ti, eres una gran persona y sé que llegarás lejos, porque nunca te rindes. A la Carol, porque sé que aunque estés lejos siempre tenemos un momentín para reírnos y recordar antiguas hazañas. Y a ti Sarita, que como aquel quien dice te visto crecer. Estoy segura que serás una de las grandes en lo que hagas (aquí o en la China, jeje). Gracias a todas por vuestra amistad y por estar ahí. També mencionar al Pablo. Por estos "qué tal vas?" que de vez en cuando me mandas y que me recuerdan que en el fondo no estoy sola en esto. Por los ánimos mútuos y por ofrecerme un buen gintonic cuando hacía falta (aunque fuera virtual).

Dec també unes paraules a una persona molt especial. Rosa, la teva experiència i la teva intuïció fan que tan sols mirar-me ja sàpigues què em passa...i, quan una no sap com descriure el que sent, tu ja has trobat el gest o la paraula que ho defineix. La teva energia i força són envejables. M'has ensenyat que l'amistat no té edat. La vida t'ha posat a prova moltes vegades i sempre te n'has sabut sortir. De tu he après a ser forta i a tirar endavant. Espero poder seguir gaudint de la teva companyia molts anys més. Que res ni ningú no et pari, perquè ets immensa!

Tampoc oblidó algunes persones amb les que tot això va començar a prendre sentit i que si bé al final hem seguit camins diferents, segueixen estant allí. A la Judit. Juntes vam començar aquesta història. Les excavacions, el laboratori, els viatges... Cada any, quan

s'acosta una campanya d'excavacions, recordo els nostres trajectes i converses al cotxe amb nostàlgia. Després hem seguit camins diferents, però tampoc m'oblido de les converses que hem tingut sobre la tesi, els alts i baixos que m'has ajudat a superar, i els ànims. Malgrat que sóc (com dius tu) una "tesista de manual", els teus consells m'han ajudat a no afluixar. Ets una gran amiga.

No m'oblido tampoc de la Clara, amb qui també he compartit bona part de la meva etapa inicial com arqueòloga i que m'ha regalat molts bons moments, sobretot els que vam compartir en la nostra etapa a París. Igualment recordo la Gina i la Neus. Amb elles també he compartit bons i mals moments, abans i després de la carrera. Gina, gràcies per ser allí, per preguntar "com va?", per la teva paciència, per tot en general. Vals un Potosí! Gràcies, mil gràcies pel teu suport.

A banda de tots ells, hi ha altres persones que sempre porto amb mi i que no vull deixar de mencionar. Les "nenes" (que ja no som tant nenes). Ens veiem molt poc, però quan ho fem sembla que no hagin passat els anys. Gràcies per entendre els "no puc quedar" i, malgrat no saber ben bé què feia la vostra amiga, entendre que era important i estar segures que me'n sortiria, perquè mai heu dubtat de mi. Entre elles vull fer menció especial a la Sílvia, perquè després de 17 anys seguim mantenint aquella amistat que ens ha fet grans i en la que sé que podré seguir confiant sempre, per molt lluny que estiguem. Noe, tard o d'hora hem de fer aquella escapada prevista "per d'aquí 10 anys". Laura, tu sempre dónes una bafarada d'aire fresc a tot amb la teva bogeria que encomana. Natàlia...la teva aventura americana ha fet que estiguis lluny, però no per això absent.

Tinc present també la "família" de Botarell, que m'han acollit i m'han fet sentir sempre com a casa. La Laura, el Ricard, l'Arnau, el Víctor, la Los, el Víctor gran. I els més petits, l'Àlex i l'Anna, els quals m'han tret un somriure quan tot es veia fosc.

Gràcies especialment a la meva família, pel seu suport incondicional. Als meus pares, perquè, malgrat no saber ben bé per què la seva filla estava fent això, han sabut donar-me el seu suport incondicional. A l'Eduard i la Inés, pel seu optimisme i per donar-me una de les alegries més grans dels últims anys, el petit Kílian. Espero veure't créixer molt ràpid. També a l'Ivan i la Meritxell, que des de Londres m'han animat i han portat dues alegries més a casa (Abril i Ivet), que m'han robat moltes rialles.

Per acabar, he de mencionar una de les persones que més ha sofert aquesta tesi i el meu mal humor, a qui li dec moltíssim i que d'una altra manera ha ajudat a que això sigui possible. Isaac...una tesi és una carrera de fons i tu ho has comprovat molt bé per culpa meva. Has patit els meus moments baixos, les meves crisis, els meus "ja no puc més" i ho

has sabut transformar sempre en positiu. Gràcies pel teu suport il·limitat, per una abraçada en el moment precís, per ser crític quan calia, per ajudar-me a trobar el millor espai de treball, per resoldre les crisis informàtiques, per TOT i MÉS! Simplement, gràcies per ser-hi. Estic segura que farem grans coses junts. T'estimo.

Sóc conscient que em deixo molta gent. Són tants els noms i les persones a les que dec ni que sigui un minut d'aquesta tesi que mai podria acabar-les d'anomenar totes. A tu, que estàs llegint això, et vull fer saber que aquest treball també és una mica teu. Gràcies.

Aquesta tesi doctoral s'ha dut a terme en el marc d'una de les "Ayudas para la formación de profesorado universitario (FPU)", finançada pel Ministerio de Educación Cultura y Deporte (referència: FPU12/00238).

Resumen

La explotación de pequeñas presas a lo largo de la Prehistoria ha sido un tema de intenso debate en las últimas décadas. Aunque existen algunos casos en los que su consumo sistemático se documenta ya en el Pleistoceno medio, éste no parece seguir una evolución lineal. No será hasta finales del Pleistoceno superior cuando se observará un cambio importante en la dieta humana, que hará que las pequeñas presas adquieran un peso importante en las estrategias cinegéticas de los grupos humanos, especialmente en la cuenca del Mediterráneo. Sin embargo, los motivos que incentivaron este cambio siguen siendo controvertidos.

La presente investigación pretende contribuir a este debate a partir del estudio diacrónico de cinco conjuntos arqueológicos que contienen restos de *small prey*, situados en dos áreas geográficas diferenciadas y enmarcadas en marcos temporales distintos: el valle del Ródano (Payre, Abri des Pêcheurs y Grotte des Barasses II) y el nordeste de la Península Ibérica (Cova de les Teixoneres y Molí del Salt). EL objetivo principal es inferir cuáles fueron los agentes acumuladores principales y secundarios en cada uno de los conjuntos estudiados, para profundizar en las estrategias de subsistencia practicadas por los humanos en cada sitio y así comprender mejor las dinámicas de ocupación, las cuales podrían haber influido de forma significativa en el registro faunístico representado.

Para poder lograr los objetivos planteados, se han analizado los restos óseos de pequeñas presas (lepóridos y aves) de los yacimientos mencionados, desde una perspectiva zooarqueológica y aplicando los principios de análisis de la Tafonomía. De este modo se han determinado anatómicamente y taxonómicamente los especímenes recuperados y se han observado posibles patrones de representación. Igualmente, la aplicación de métodos de análisis microscópicos ha ayudado a identificar aquellas modificaciones producidas por predadores humanos y no humanos sobre los huesos, así como otros procesos post-deposicionales.

Los resultados de los análisis han permitido apuntar a pequeños mamíferos carnívoros y aves rapaces nocturnas como los principales responsables de las acumulaciones de avifauna en los yacimientos del valle del Ródano, donde las estrategias cinegéticas parecen direccionarse hacia la obtención de unos recursos específicos. Por el contrario, en el caso de Teixoneres, se proponen estrategias más diversificadas, donde los humanos introducen lepóridos en su dieta de manera puntual. Ya en el Paleolítico superior final, el yacimiento del Molí del Salt muestra un cambio en los patrones de subsistencia con la incorporación y explotación intensiva de lagomorfos. Este cambio parece tener su inicio con las

variaciones ambientales que se inician a partir de los 45 ka, cuando algunos taxones típicos de contextos arqueológicos neandertales empezaron a menguar. Esto hace pensar que dichas transformaciones ambientales pudieron condicionar las estrategias de subsistencia de los grupos humanos. No obstante, aunque los condicionantes ecológicos podrían haber favorecido una mayor expansión de *small prey* a lo largo del Paleolítico superior, otros condicionantes serán también decisivos a la hora de evaluar la explotación o no de pequeñas presas en cada sitio particular, tales como la funcionalidad de la ocupación, la diversidad comportamental y otros diversos factores socio-culturales que van más allá de lo puramente económico.

Abstract

The exploitation of small prey through prehistory has been an intensely discussed topic over the past few decades. Although some cases of the systematic procurement of small prey were documented during the Middle Pleistocene, its exploitation does not seem to follow a linear progression. It was not until the Late Upper Pleistocene that the human diet saw this important change. From then on, small prey would play an important role in human hunting strategies, especially in the Mediterranean Basin. However, the reasons that led to this economic shift are controversial.

The present research contributes to this debate through the study of five archaeological sites that exhibit small prey remains in their archaeological records, which are framed in different temporal moments. These sequences belong to two different geographical areas: the Rhône Valley (Payre, Abri des Pêcheurs, and Grotte des Barasses II) and northeastern Iberia (Teixoneres Cave and Molí del Salt). The main goal of the present PhD thesis is to unveil the main accumulator agents, as well as possible secondary culprits, in all the studied assemblages. In turn, the present research adds to our knowledge of human subsistence strategies carried out in each specific scenario and, thus, to better comprehend their dynamics of occupation, which would have significantly influenced the faunal record.

To achieve the proposed objectives, the bone remains of small prey (leporids and birds) from the mentioned sites were analyzed using a zooarchaeological perspective, applying the principles of analysis from taphonomy. The specimens were anatomically and taxonomically determined. Additionally, possible patterns of representation were recorded. The implementation of microscopic methods of analysis helped to determine those modifications produced by human and non-human predators, just like for other post-depositional processes observed on bones.

The results of our study show that small mammalian carnivores and nocturnal birds of prey were the main contributors to the avifaunal assemblages of the Rhône Valley. There, human hunting strategies seemed to focus on the acquisition of other particular resources. On the contrary, more diversified procurement strategies are found at Teixoneres Cave, where leporids were occasionally introduced into the human diet. In the Late Upper Paleolithic, the site of Molí del Salt shows variations in subsistence patterns, through the incorporation and the intense exploitation of lagomorphs. This economic change coincided with continuous climatic oscillations, which begun in 45 ky. In that moment, some taxa typically found in Neanderthal contexts started to decline. Thus, these environmental

transformations may have influenced human subsistence strategies. Although ecological changes may have favored the expansion of small prey during the Upper Paleolithic, other aspects may be crucial when considering the incorporation of small prey in each situation, such as functionality of occupation, behavioral diversity, and other socio-cultural factors beyond economic ones.

Índice

Agradecimientos	IX
Resumen (castellano).....	XIII
Abstract (English).....	XV
1. INTRODUCCIÓN: ESTRUCTURA DE LA TESIS	5
2. MARCO TEÓRICO.....	9
2.1 ¿Qué entendemos por <i>small prey</i> ?.....	9
2.2 Cambios climáticos y ecológicos y su influencia en las asociaciones de pequeños animales	13
2.3 <i>Small prey</i> en el registro arqueológico	19
2.3.1 El consumo de pequeñas presas en el Pleistoceno europeo	21
3. OBJETIVOS	39
4. METODOLOGÍA	43
4.1 Representación anatómica y taxonómica	44
4.1.1 Determinación taxonómica de lepóridos.....	46
4.1.2 Determinación taxonómica de aves	51
4.1.3 Edad de muerte y sexo de los individuos.....	52
4.1.3.1 Los lepóridos.....	52
4.1.3.2 Las aves	53
4.2 Cuantificación del registro.....	56
4.3 Integridad de la muestra	57
4.3.1 Índice de supervivencia esquelética	58
4.3.2 Conservación diferencial	59
4.3.2.1 Ratio alas vs patas (wing/leg)	60
4.3.2.2 Ratio tronco vs extremidades (core/limb).....	60
4.3.2.3 Ratio proximal vs distal.....	61
4.4 Fragmentación ósea	61
4.5 Alteraciones producidas por mamíferos carnívoros, rapaces y homínidos	64
4.5.1 Modificaciones producidas por carnívoros	64
4.5.2 Fracturación ósea por parte de carnívoros.....	68
4.5.3 Acumulaciones generadas por mamíferos carnívoros	69
4.5.3.1 El lince (<i>Lynx</i> sp.)	70
4.5.3.2 El gato montés (<i>Felis silvestris</i>)	71
4.5.3.3 El zorro común (<i>Vulpes vulpes</i>)	72
4.5.3.4 El lobo (<i>Canis lupus</i>).....	73
4.5.3.5 El tejón (<i>Meles meles</i>)	75
4.5.4 Acumulaciones generadas por aves rapaces	76
4.5.4.1 Búho real (<i>Bubo bubo</i>)	76
4.5.4.2 Lechuza (<i>Tyto alba</i>).....	77
4.5.4.3 El águila real (<i>Aquila chrysaetos</i>)	78
4.5.4.4 El águila imperial (<i>Aquila heliaca/ Aquila adalberti</i>).....	79

4.5.4.5	El águila perdicera (<i>Aquila fasciata</i>)	80
4.5.4.6	El pigargo europeo (<i>Haliaeetus albicilla</i>)	81
4.5.4.7	El aguilucho pálido (<i>Circus cyaneus</i>)	82
4.5.4.8	Los halcones	83
4.5.4.9	El alimoche común (<i>Neophron percnopterus</i>)	84
4.6	Alteraciones humanas	91
4.6.1	Marcas de corte	91
4.6.2	Mordeduras humanas	92
4.6.3	Fracturación antrópica	94
4.6.4	Cremación	97
4.6.4.1	Modificaciones y alteraciones estructurales en los huesos quemados	99
4.6.5	Secuencia de obtención, procesamiento y deposición	100
4.6.5.1	La obtención del animal	100
4.6.5.2	Procesado de la presa	104
4.6.5.3	Abandono de los restos	109
4.7	Otros agentes acumuladores: roedores	110
4.8	Acumulaciones naturales	111
4.9	Modificaciones post-deposicionales	113
4.9.1	Pisoteo o <i>trampling</i>	113
4.9.2	Abrasión	115
4.9.3	Presión del sedimento	115
4.9.4	Concreciones y manganeso	116
4.9.5	Raíces	117
4.9.6	Exposición sub-aérea o <i>weathering</i>	117
5.	PAYRE Y ABRI DES PÊCHEURS	119
5.1	PAPER 1: Rufà et al., 2016a	121
6.	GROTTE DES BARASSES II	161
6.1	PAPER 2: Rufà et al., 2017a	163
7.	COVA DE LES TEIXONERES	201
7.1	PAPER 3: Rufà et al., 2014	203
7.2	PAPER 4: Rufà et al. 2016b	239
8.	MOLÍ DEL SALT	275
8.1	PAPER 5: Rufà et al., 2017b	277
9.	DISCUSIÓN	327
9.1	Recursos bióticos disponibles y tipo de ocupación de los yacimientos estudiados	327
9.1.1	El papel de las pequeñas presas (Aves) en los yacimientos del valle del Ródano: Payre, Abri es Pêcheurs y Grotte des Barasses II	329
9.1.2	El papel de las pequeñas presas (Leporidae y Aves) en la Cova de les Teixonerés	336
9.1.3	Cambio en la dieta y reorientación hacia la explotación intensiva de <i>small prey</i> : el ejemplo del Molí del Salt	339

10. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE FUTURO (castellano).....	349
CONCLUSIONS AND OUTLOOK (English).....	353
11. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	357
Índice de tablas.....	419
Índice de figuras.....	423
ANEXOS.....	427

1. INTRODUCCIÓN: ESTRUCTURA DE LA TESIS

Comprender cómo eran y cómo vivían nuestros antepasados nos ayuda a comprender nuestro funcionamiento y organización como especie. Son muchas las perspectivas desde donde se pueden abordar estos aspectos: la tecnología, la alimentación, el arte, el simbolismo, etc. Estudiar los patrones de asentamiento y las estrategias humanas de subsistencia permite mostrar cuales eran los quehaceres de las poblaciones en el pasado, y permite esbozar algunas facetas de su comportamiento.

Uno de los enfoques que nos permite perfilar el funcionamiento de los grupos humanos es el estudio de la fauna, que nos aporta datos sobre cómo obtenían los recursos dichas poblaciones y el uso que le daban (ya sean fines alimenticios o no). Pero, el estudio de la fauna se divide a su vez en distintas vertientes. Una de ellas es el estudio de las *small prey*, que permite desarrollar cuestiones referentes no sólo a su explotación, sino también sobre cuándo y por qué sobrevino su incorporación a la dieta humana. La presente tesis doctoral pretende abordar alguna de estas cuestiones. Las distintas partes que constituyen este trabajo son fruto de pequeñas investigaciones individuales publicadas en forma de artículos. Desde una perspectiva zooarqueológica y mediante la aplicación de métodos basados en la Tafonomía, se han analizado los restos de pequeñas presas de distintos conjuntos arqueológicos que se desarrollan entre el Pleistoceno medio final y el Pleistoceno superior/Holoceno. Los estudios resultantes de estos análisis podrán ser comparados y contextualizados en un marco más amplio.

Siguiendo esta línea, se ha dividido este trabajo en 11 capítulos. Primeramente, en el capítulo contiguo (Capítulo 2) se introduce la problemática de estudio general en la que se enmarca la investigación. En él se introducen los ejes de debate principales entorno las

small prey, así como los contextos donde éstas se desarrollan, a partir siempre de los datos actualmente disponibles.

Una vez ubicada la problemática, en el Capítulo 3 se definen los objetivos de estudio. Seguidamente, en el Capítulo 4, se explican detalladamente las distintas metodologías consideradas para el análisis de los conjuntos abordados. Al tratarse de una tesis por compilación de artículos, cada uno de estos estudios dispone de su propio apartado metodológico. No obstante, se ha considerado oportuno desarrollar los puntos introducidos en los artículos en un capítulo más detallado, permitiendo así profundizar en algunos puntos de las propias publicaciones.

Los Capítulos 5-8 corresponden a la presentación de datos obtenidos en el análisis de los conjuntos arqueológicos de *small prey*, los cuales ya han sido publicados o están en proceso de publicación. Como se podrá observar, el orden de exposición de los artículos no siempre se corresponde con su orden de su publicación. Para dar más coherencia a todo el conjunto, se consideró pertinente estructurar las publicaciones en base a la antigüedad de los conjuntos que las componen. Siguiendo planteamientos similares de organización, cada uno de los artículos que componen el apartado de resultados siguen una estructuración similar de sus apartados (introducción, presentación del/de los yacimientos, metodología, resultados, discusión y conclusiones específicas de cada trabajo). De este modo, en el Capítulo 5 se exponen los datos obtenidos del análisis de la avifauna recuperada en los yacimientos de Payre y Abri des Pêchuers, correspondientes a la publicación de *Quaternary International* que vio la luz en noviembre de 2016 (Rufà et al., 2016a). Seguidamente, se presentan los resultados del análisis de la avifauna en los niveles excavados de Grotte des Barasses II, los cuales han sido recientemente aceptados en la revista *Archaeological and Anthropological Sciences* y están ya publicados en su versión online (Rufà et al., 2017a).

El Capítulo 7 expone los resultados de la Cova de les Teixoneres en dos secciones diferenciadas. La primera refiere a los restos de lepórido (sección 7.1), que resultó en una publicación en la revista *Comptes Rendus Palevol*, en noviembre de 2014 (Rufà et al., 2014). La segunda (sección 7.2), describe las acumulaciones de aves representadas en el mismo yacimiento, que se publicó en el mismo volumen de *Quaternary International* anteriormente mencionado (Rufà et al., 2016b).

Finalmente, el Capítulo 8 presenta el conjunto faunístico recuperado en el yacimiento de finales del Paleolítico superior-Mesolítico del Molí del Salt, centrando especial atención en los conejos. Este estudio ha sido recientemente aceptado en la revista *Historical Biology*, y

está disponible su versión online, a la espera de ser publicada próximamente en papel (Rufà et al., 2017b).

Aunque cada uno de los capítulos correspondientes a los resultados de esta tesis dispone de una sección de discusión, en el Capítulo 9 se ponen en común cada uno de los resultados obtenidos independientemente, para abordarlos desde un punto de vista de discusión común a nivel más global. Luego, se discutirán cuestiones sobre la evolución de la dieta humana, los cambios observados en el registro faunístico, y el papel de otros predadores en todo este marco de investigación.

Clausurando contenidos, en un último apartado (Capítulo 10) se exponen las conclusiones obtenidas en la tesis doctoral, planteando también las perspectivas de estudio a abordar en un futuro próximo.

Finalmente, el Capítulo 11 se refiere a la compilación de la bibliografía citada a lo largo del trabajo. Asimismo, se ha creado una sección de Anexos finales, donde se ofrece al lector la posibilidad de ver las publicaciones originales que constituyen la Presentación de datos de este trabajo.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 ¿Qué entendemos por *small prey*?

Bajo el concepto de *small prey* se engloba un espectro de especies muy variado, que va desde distintos grupos de vertebrados –mamíferos, pájaros, anfibios, reptiles o peces– a diferentes invertebrados –como insectos o moluscos, entre otros. Todos ellos tienen en común que son taxones menores a 20 kg, no llegando a superar los 10 kg en la mayoría de casos (Brothwell y Jones, 1978). Aunque este grupo puede englobar desde pequeños mamíferos carnívoros hasta moluscos, en general se trata de animales con alto potencial reproductivo, tasas de maduración rápidas y gran capacidad de recuperación poblacional bajo condiciones de intensa explotación (e.g., Stiner et al., 2000). No obstante, algunas de estas variables dependerán del taxón en cuestión, ya que hay especies que se caracterizan por tasas de reproducción más elevadas (e.g., lepóridos) que otras (e.g., tortugas).

Pero antes de profundizar más en el término *small prey* es imprescindible adentrarse en los postulados de la *Optima Foraging Theory* (OFT). Esta teoría intenta explicar los tipos de condicionantes que existen a la hora de obtener los recursos, aportando una guía estructural en la selección de los mismos bajo el concepto de optimización. Dicho planteamiento defiende que los forrajeadores elegirían sus recursos en función de su eficiencia energética, es decir, valorando el coste-beneficio que suponen variables tales como el coste/tiempo de búsqueda y el coste/tiempo de persecución, captura y procesamiento (Winterhalder, 1981a; Smith, 1983; Simms, 1987). De este modo, la elección de cazar una presa o no podría depender de parámetros como su abundancia en el entorno (*encounter rate*), y/o sus costes de persecución, captura y procesamiento (*handling time*). Por ello, sólo las presas que ofrecen una ganancia energética mayor en la relación *encounter rate* – *handling time* serían consideradas para su captura y valoradas

como presas de alto rango (*high rank*). Por el contrario, aquellas presas que proporcionan una relación coste-beneficio menor serían las consideradas de bajo rango (*low rank*). El uso de técnicas de trampeo o uso de redes puede favorecer la captura de animales (Hawkes y O'Connell, 1982), pero aún así los beneficios de la obtención de las denominadas *small prey* implicarían costes que no siempre serían rentables (Lupo y Schmitt, 2002).

Para entender la incorporación de pequeñas presas en la dieta humana, se han constituido una serie de modelos que pretenden explicar por qué parece darse una ampliación de la dieta humana en un momento concreto del tiempo. Es lo que se conoce como *Broad Spectrum Revolution* (BSR), planteada por Flannery en 1969 en respuesta a la aparición del Neolítico en el oeste de Asia. Binford en 1968 también detectó una diversificación significativa en la dieta a partir del Paleolítico superior final en la latitud media y alta de Europa basada principalmente en la inclusión de pequeños animales. Para dar respuesta a esta nueva incorporación de especies, se propusieron diversas hipótesis, como las que hacen referencia a la presión ambiental (Hesse, 1985; Newell, 1990), a la presión cinegética (Winterhalder, 1981a; Hesse, 1985; Stiner et al., 1999, 2000; Stiner y Munro, 2002) o a la presión tecnológica (Winterhalder, 1981b; Hockett and Bicho, 2002; Hockett and Haws, 2002; Stiner, 2001; Lupo and Schmitt, 2002; Jones, 2006). Es importante destacar el trabajo de Stiner y sus colegas (1999) en el que se propone una distinción dentro de la caza menor en base al movimiento de presas y por tanto su dificultad de captura. Las presas de movimiento lento (*slow moving game*) hacen referencia a las tortugas o los moluscos, los cuales son fáciles de capturar y por tanto, eficientes desde el punto de vista de la OFT; sin embargo, las presas de movimiento rápido (*fast moving game*) englobarían animales como los lagomorfos (considerados *fast running mammals*) y las aves (*quick-flying game*), las cuales implicarían un elevado coste de captura, y por tanto, no serían rentables sin el desarrollo de una tecnología adecuada (Stiner et al., 1999; Stiner, 2001).

Stiner y sus colegas (1999, 2000, 2001) plantearon que la incorporación de presas de movimiento rápido podría ser consecuencia de una presión cinegética vinculada a un crecimiento demográfico. Defendían que antes de la llegada de los humanos anatómicamente modernos (HAM), la explotación de presas de movimiento lento mantenía un equilibrio ecológico con el entorno, ya que sus niveles de explotación permitían la recuperación poblacional de estos animales –que se caracterizan por unas tasas bajas de reproducción. No obstante, la llegada de los HAM supuso un aumento del pulso demográfico que conllevó la sobreexplotación de estos recursos. Esto alteraría el

equilibrio ecológico, no dando tiempo a su recuperación poblacional y favoreciendo la explotación de otros recursos de movimiento rápido inicialmente poco atractivos desde el punto de vista de su rentabilidad. Estos animales, tienen tasas reproductivas elevadas, por lo que su explotación no tendría consecuencias graves en lo que refiere al equilibrio del entorno.

Según estos autores, la consecuente presión cinegética producida por un aumento demográfico también podría conllevar una reducción de la movilidad entre las poblaciones humanas (véase discusión en Zeder, 2012). Esto podría verse reflejado en el registro arqueológico, ya que habría una reducción de caza mayor a favor de la caza menor, especialmente aquella de movimiento rápido. Estas presas no sólo serían más abundantes en el ambiente, sino que su disponibilidad se prolongaría a lo largo del año, debido a sus elevadas tasas de reproducción. Esto favorecería el desarrollo de asentamientos más estables en el territorio, fomentando el aumento de campos residenciales (Winterhalder, 1981a; Hesse, 1985; Villaverde et al., 1996; Aura et al., 2002). Además, la rentabilización de estos recursos podría ser aún mayor si mujeres y niños participaran de su captura (Lupo, 2007). Teniendo en cuenta que la caza de conejos y aves conlleva un menor riesgo durante el proceso de captura, no sería extraño que otros miembros de la comunidad que inicialmente podrían estar excluidos de las actividades de caza colaborasen en ellas de manera activa.

Haciendo cierta crítica a los postulados de la OFT, algunos autores como Melinda A. Zeder (2012) plantearon un nuevo marco teórico para explicar la diversificación de la dieta basado en la *Niche Construction Theory* (NCT). Su planteamiento defendía que los humanos buscaban y/o modificaban aquellos nichos ecológicos óptimos para explotar distintos recursos, dónde estos fueran ampliamente disponibles y predecibles. Esto crearía estabilidad y favorecería una reducción de la movilidad poblacional, ya que la disponibilidad de recursos a lo largo de todo el año estaba asegurada. Con el paso del tiempo, esta estabilidad conduciría hacia el concepto de “propiedad”, que culminaría con el Neolítico y el inicio de la domesticación (Zeder, 2012). Aunque los principios planteados desde la NCT pretenden explicar básicamente el surgimiento de la domesticación y los asentamientos Neolíticos, dicha teoría puede también ser concebida en la organización y gestión del territorio en momentos anteriores.

No obstante, y a pesar de las alternativas surgidas para explicar la incorporación de la caza menor en la dieta humana, estos modelos emergen fruto de postulados teóricos que no siempre se ajustan a la realidad. La explotación de recursos no siempre responde a elementos relacionados con su optimización. Otras consideraciones deben ser tenidas en

cuenta, como la aplicación de una dieta variada y saludable que contenga los nutrientes esenciales, más allá del simple objetivo de obtener una cantidad de calorías específica. Sería lo que se denominaría ecología nutricional (Winterhalder y Smith, 2000; Haws, 2003; Haws y Hockett, 2004; Hockett y Haws, 2005). Hay que tener en cuenta que la explotación de *small prey* puede no estar exclusivamente relacionada con la obtención de la carne. Otros recursos, como el tuétano o la grasa animal contenidos en los huesos permiten obtener un aporte energético extra no considerado por los postulados teóricos (e.g., Speth y Spielmann, 1983). A todo esto hay que añadir que animales de pequeño tamaño como los lepóridos proporcionan un aporte de lípidos y otros nutrientes importantes para el crecimiento, igual o superior a los valores aportados por otras presas mayores en tamaño (Hockett y Bicho, 2000; Haws y Hockett, 2004; Hockett y Haws, 2005).

Además, la visión establecida que defiende que las presas pequeñas de movimiento rápido son difíciles de cazar no siempre se sostiene si tenemos en cuenta la especie o si existe un conocimiento previo de su etología. Como apuntan Juan José Negro y sus colegas en el caso de las aves (Negro et al. 2016), hay una serie de características que hacen estos animales atractivos para los humanos: no son venenosos ni peligrosos, tienen hábitos diurnos como los humanos y por tanto, durante la noche y en momentos de cría se mantienen en los nidos, momentos en los que se favorece su captura. Su escaso sentido de olfato tampoco les alertaría de ciertos peligros, por lo que su obtención podría entrañar menor riesgo si se valora todo en conjunto.

A parte de los complementos alimenticios que las *small prey* puedan aportar, hay otros productos secundarios que ofrecen estos animales y que pueden favorecer su explotación (Avery, 1985; Laroulandie, 2000, 2009). Elementos como el sabor (Meehan, 1983) o la existencia de una demanda cultural (e.g., Ross, 1978), podrían influenciar en las decisiones finales de caza de determinados taxones. El propio aprovechamiento de las pieles o de las plumas de los animales (e.g., Peresani et al., 2011; Finlayson et al., 2012; Street y Turner, 2016), sería ejemplo de la explotación de pequeñas presas más allá de sus finalidades alimenticias. Del mismo modo, el uso de algunas partes esqueléticas de estos animales (tubos diafisarios de huesos largos o zarpas de rapaces) se relaciona con su utilización como ornamentos o, incluso, con finalidades simbólicas (D'Errico y Laroulandie, 2000; Laroulandie y D'Errico, 2004; Mourer-Chauviré, 1989; Fiore et al., 2004; Soressi et al., 2008; Gaudzinski-Windheuser y Niven, 2009; Morin y Laroulandie, 2012; Romandini et al., 2014; Majkić et al., 2017). También es bien conocido el uso de huesos largos de aves rapaces para la creación de instrumentos musicales, ya que al ser animales voladores, las

cavidades óseas están huecas, favoreciendo su explotación (Buisson, 1990; Conard et al., 2009; García-Benito et al., 2016).

Como se puede ver, son muchos los factores que pueden influir en la caza de pequeños animales. En este sentido, será importante tener en cuenta los distintos aspectos mencionados, así como los elementos particulares de cada sitio, para poder extraer conclusiones que sirvan para definir el comportamiento de las poblaciones humanas.

2.2 Cambios climáticos y ecológicos y su influencia en las asociaciones de pequeños animales

Los cambios climáticos pueden influenciar en el espectro faunístico de un yacimiento y/o una región, ya que algunos taxones requieren unos parámetros ecológicos concretos para subsistir. Este hecho se hace especialmente evidente en el caso de los micromamíferos, algunos de los cuales son particularmente susceptibles a las variaciones del entorno. No obstante, otros taxones de mayor tamaño también pueden ser buenos indicadores bioclimáticos. El reno (*Rangifer tarandus*), por ejemplo, es un taxón habituado a climas fríos y que será habitual encontrarlo en ambientes donde se desarrolla el bosque boreal de tundra y taiga (Banfield, 1961). Por el contrario, animales como el jabalí (*Sus scrofa*) son característicos de ambientes templados y boscosos, por lo que sólo se manifestará cuando las condiciones climáticas sean benignas y existan zonas forestales favorables para su expansión (Rosell y Herrero, 2007).

Las últimas fases del Pleistoceno superior se caracterizan por oscilaciones climáticas muy drásticas, que revelan una variabilidad ambiental importante en el continente europeo y en ámbito mundial (Dansgaard et al., 1993). Estos procesos conllevan cambios no sólo en la cobertura vegetal, sino también en el registro faunístico. Asimismo, la acentuación del rigor climático en momentos más fríos, marcará una dicotomía entre aquellas regiones del norte y el sur de Europa. A grandes rasgos, mientras que en el norte y centro de Europa encontraremos un predominio de flora y fauna adaptadas a ambientes fríos; el sur se caracterizará por la presencia de taxones de ambientes más templados (e.g., Delpech, 1993; Álvarez-Lao y García, 2011, 2012; Álvarez-Lao y Méndez, 2016). Esto es indicativo de condiciones climáticas más benévolas en el sur de Europa, zonas que se verán menos afectadas por las bajas temperaturas en momentos fríos, gracias al efecto atenuante causado por la proximidad al mar. Estas regiones menos frías actuarán como refugio para especies templadas en momentos de estrés climático. En el caso de la Península Ibérica, hay que añadir el efecto de los Pirineos como barrera natural, que favorecería un aislamiento más efectivo de las corrientes frías, tal y como se corrobora en el registro

arqueológico. Sin embargo, la presencia de faunas frías se constata en momentos puntuales también en estas regiones, posiblemente vinculadas a pulsaciones glaciales (e.g., Galobart et al., 1996; Álvarez-Lao y García, 2010; Daura et al., 2013; Altuna, 1984, 1994).

Hay que tener presente que los cambios ambientales afectaron el registro faunístico europeo de formas distintas. Muchos taxones se vieron obligados a ocupar nuevos espacios y/o habitar zonas refugio, menos afectadas por las variaciones climáticas. En el caso de la fauna típica de ambientes fríos, su hábitat se vería fragmentado y reducido a zonas glaciares norteñas en momentos cálidos. Por el contrario, las faunas templadas se dirigirían hacia el sur del continente en momentos fríos. Estas variaciones climáticas, parecen coincidir con la drástica reducción de poblaciones faunísticas que habitaban el continente euroasiático a partir de los 45 ka BP. Los continentes estaban poblados por megafauna hoy en día extinta, o reducida a poblaciones aisladas en regiones periféricas. Unos noventa géneros de mamíferos desaparecieron a nivel mundial. Entre ellos destacan el mamut lanudo (*Mammuthus primigenius*), el rinoceronte lanudo (*Coelodonta antiquitatis*) o el ciervo gigante (*Megaloceros giganteus*). Estas extinciones afectaron de forma importante América y Australia, donde entre un 83 y un 88% de la megafauna desapareció (Knoch y Barnosky, 2006). En Eurasia, la afectación fue menos acusada, extinguiéndose un 35% de las especies (9 géneros distintos).

Las principales causas de las extinciones pleistocenas han sido foco de debate desde hace décadas, planteándose distintas hipótesis. Por un lado, hay quien argumenta que las variaciones climáticas que se producen al final del Pleistoceno no fueron favorables para algunas especies, ya que, bien por ser más sensibles a las variaciones ambientales (e.g. *Ovibos moschatus*) o por la creciente fragmentación de sus hábitats naturales y su consecuente aislamiento poblacional, se vieron reducidas y/o llevadas a la extinción (Guilday, 1967; Slaughter, 1967; Koch y Barnosky, 2006; Stuart y Lister, 2007; Nogués-Bravo et al., 2010). Los cambios en la cobertura vegetal, unidos a las rápidas y bruscas transformaciones climáticas pudieron dificultar la adaptación de la fauna a nuevos escenarios, disminuyendo su diversidad. En relación con esto, Varela et al. (2015) plantean la necesidad de hacer una aproximación a la extinción de la macrofauna no tanto desde un punto de vista de taxones perjudicados, sino de ecotipos, dividiendo así las especies por distintos grupos en función de sus requisitos ecológicos, y considerando la temperatura un elemento destacado. Los autores, llegaron a la conclusión que los ecotipos más afectados por la variación climática ocurrida a finales del Pleistoceno fueron aquellos mejor adaptados a condiciones climáticas frías, debido al calentamiento ambiental

posterior al último máximo glacial o *Late Glacial Maximum* (LGM); mientras que los más habituados a situaciones cálidas fueron los menos afectados.

Por otro lado, hay quien discute el rol que tuvo la llegada de poblaciones de humanos anatómicamente modernos en los continentes (Grayson, 1984; Martin, 1984; Holdaway, 1999; Alroy, 2001; Steadman y Martin, 2003). Los investigadores que plantean estas cuestiones, argumentan que la llegada de *Homo sapiens* tuvo un peso importante en las extinciones faunísticas, pues, bien por su sobreexplotación o por motivos indirectos (e.g., enfermedades, alteración del hábitat natural de los animales), muchas especies con las que tuvieron contacto directo acabaron por desaparecer. Hay también quien defiende que fue la combinación de condiciones climáticas adversas y el factor humano lo que propició dichas extinciones, acelerando procesos que, de una manera u otra se habrían acabado produciendo (Stuart et al., 2004; Barnosky et al., 2004; Barnosky, 2005; Koch y Barnosky, 2006; Nogués-Bravo et al., 2010). Sean cuales fueren las causas, se considera que estos cambios afectarían mayoritariamente a la macrofauna, por ser los taxones que necesitan un mayor espacio de hábitat y, a su vez, ser los más susceptibles a ser presa de los humanos. Sin embargo, algunos autores como Johnson (2002) consideran que no son tanto las dimensiones de los individuos, sino los taxones con menores tasas de reproducción los que se verían desfavorecidos y serían más proclives a la extinción. De lo contrario, aquellas especies con tasas de reproducción más elevadas obtendrían un mayor éxito, ya que su explotación se vería compensada por un reemplazamiento rápido de efectivos. Una dieta más amplia también favorecería estas poblaciones con respecto a los grupos con dietas más restrictivas (Johnson, 2002; Cardillo, 2003; Johnson y Prideaux, 2004). Mayores dimensiones corporales van normalmente asociadas a índices reproductivos bajos. En consecuencia, será habitual que los taxones con más riesgos de declive se engloben dentro de lo denominado megafauna (Johnson, 2002). De este modo, serían aquellos animales menos selectivos en lo que refiere a recursos disponibles, y los que se reproducen con rapidez superior los que tendrían mayores probabilidades de éxito ante circunstancias adversas, entre los cuales se encuentran animales ubicuistas como los ciervos o las pequeñas presas (Crawley, 1983; Wroe et al., 2004; Blois et al., 2010).

Siguiendo estas directrices, Lorenzen et al. (2011) van un paso más allá en la explicación de extinción/preservación de especies a finales del Pleistoceno e intentan evaluarla desde un punto de vista más crítico. En base a su modelo, argumentan que las especies no siempre reaccionan de igual manera a condiciones adversas, y que el impacto climático o el factor humano no tienen que ser evaluados como variables que funcionen de manera generalizada en todos los taxones, sino que deben considerarse múltiples elementos. Los

requisitos bioclimáticos de cada taxón, sus tasas de reproducción, la flexibilidad ecológica/capacidad de adaptación a nuevas situaciones ambientales, o incluso el grado de contacto con algunos factores de riesgo (e.g., humanos) favorecerán su mayor o menor tasa de éxito. Para testar sus planteamientos, estos investigadores analizan la variabilidad genética de algunos taxones de megafauna. Asimismo, estiman el grado de solapamiento entre los taxones afectados y las ocupaciones humanas entre 45 y 6 ka, a partir de su presencia y consumo en yacimientos arqueológicos. Como resultado de su estudio comprueban que algunos taxones, a pesar de ser sistemáticamente explotados por humanos se mantienen; mientras que otros se reducen y/o llegan a extinguirse. También hay otros taxones que, a pesar de tener menor contacto con poblaciones humanas, desaparecen. Así pues, factores determinantes para la extinción de algunas especies podrán no serlo para otras y viceversa (Lorenzen et al., 2011).

En el caso de las especies supervivientes, como ya se había mencionado (e.g. Johanson, 2002; Bulte et al., 2006), una elevada tasa de reproducción y una flexibilidad ecológica suficiente favorecería que éstas no quedaran aisladas y, en consecuencia, no se extinguieran. Sería el caso del reno (*Rangifer tarandus*), que a pesar de ser un taxón habituado a climas fríos, su elevado éxito reproductivo y su versatilidad por ocupar distintos ambientes evitó su aislamiento, aún siendo un animal ampliamente explotado por los humanos. Situaciones similares podrían extrapolarse en el caso de las pequeñas presas, como los lepóridos. A pesar de inclinarse hacia unos ambientes abiertos y arenosos donde poder excavar sus madrigueras, su facilidad de adaptación a nuevos hábitats favorece su presencia natural en ambientes variopintos. Esto, sumado a la alta proliferación de la especie, favorecerá que los humanos vean estos animales como un recurso potencialmente explotable en los lugares donde sean abundantes por naturaleza, especialmente cuando aquellos taxones típicamente consumidos escaseen (Lorenzen et al., 2011).

De este modo, estudiar la evolución, extinción y/o decrecimiento de poblaciones animales puede aportar datos importantes sobre las decisiones tomadas por los grupos humanos a la hora de explotar algunos taxones y las variaciones en el espectro faunístico que se puede encontrar en los yacimientos arqueológicos. En este sentido, la obtención de *small prey* en el registro arqueológico europeo, y particularmente en el sur-oeste de Europa, podría relacionarse de algún modo con la extinción de megafauna a partir de los 45 ka. Los cambios ecológicos fruto de variaciones climáticas ocurridas al final del Pleistoceno conllevaron la disminución de algunos taxones y forzaron tener que direccionar la atención hacia la explotación de otros recursos abundantes en el entorno (Lorenzen et al.,

2011). En algunas regiones, esto supondrá un redireccionamiento hacia el consumo de *small prey* y/o otros animales de talla media, como el ciervo (Bulte et al., 2006, Lorenzen et al., 2011). No obstante, la propia diversidad geográfica y climática de cada área favorecerá el desarrollo de unas poblaciones animales u otras. Esto regirá la frecuencia de los taxones disponibles y, por lo tanto, condicionará el espectro faunístico utilizable. Por consiguiente, será necesario conocer los requisitos ecológicos de cada taxón para comprender su abundancia en un entorno dado, y así hacer una mejor interpretación funcional y ecológica del lugar.

Entre los lepóridos, el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) es una de las especies que en la actualidad más abunda en los yacimientos de la región Mediterránea y, el suroeste de Francia. Al ser animales fosores y habitantes de clima templado, encuentran en estas regiones las condiciones idóneas de refugio. No obstante, también pueden considerarse ubicuistas, y por tanto también pueden encontrarse en latitudes más altas, aunque nunca superando los 1000 metros de altitud (Callou, 2003). A pesar de tener una etología distinta a los conejos, también es habitual encontrar liebres en el registro arqueológico (Callou, 2003). Es el caso de la liebre europea (*Lepus europaeus*), muy abundante por el centro y norte de Europa. Ésta se caracteriza por habitar espacios abiertos y de matorrales. Ocasionalmente se la puede encontrar en zonas más boscosas y/o montañosas, que pueden llegar hasta los 2000 m de altitud (Ballesteros, 2007). En zonas polares o montañosas donde la presencia de nieve es habitual la liebre variable (*Lepus timidus*) es la más abundante. Ésta frecuenta ambientes alpinos entre 1500 y 3000 metros de altitud. Se trata de una especie bien adaptada al frío (Koby, 1959).

En lo que refiere a las aves, su abundancia en el ambiente también dependerá de sus características etológicas. Algunas aves tienen requerimientos climáticos y vegetacionales muy específicos en lo que refiere a su hábitat. Es por eso que estudiar sus movimientos migratorios puede ser una buena manera para comprender la evolución climática de una región. Algunos taxones son característicos de ambientes fríos, boscosos (e.g. *Strix nebulosa*, *Surnia ulula*) o de vegetación abierta (e.g. *Lagopus mutus*, *Lagopus lagopus*, *Falco rusticolus*, *Bubo scandiacus*, *Montifrigilla nivalis*, *Pyrrhocorax graculus*), típicos de momentos estadales. Algunos de estos taxones, también pueden estar condicionados por gradientes altitudinales (e.g. *Lagopus mutus*, *Montifrigilla nivalis*, *Pyrrhocorax graculus*). Por el contrario, otros taxones son habituales en momentos más templados, aunque pueden encontrarse en momentos fríos menos rigurosos (e.g. *Falco vespertinus*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Tetrao tetrax*, *Gyps fulvus*) (Mourer-Chauviré, 1975; Holm y Svenning, 2014).

Entre algunas de las especies recurrentes en los yacimientos arqueológicos encontramos los fasiánidos, los córvidos y los colúmbidos. Entre los primeros, algunas perdices (*Alectoris rufa*, *Perdix perdix*) habitan espacios abiertos con matorrales para esconderse, siendo características de zonas templadas. No obstante, la última puede encontrarse a más de 2000 m de altitud en las estaciones más cálidas. Por el contrario, la perdiz griega (*Alectoris graeca*) es más habitual de zonas rocosas. Igual que la perdiz pardilla (*P. perdix*), suele habitar zonas elevadas (1000-2000 m) durante momentos cálidos, descendiendo a zonas más bajas durante los momentos fríos (Folch i Guillèn, 1986; Peterson et al., 1993). Otras especies de fasiánidos están más habituadas a climas rigurosos. Es el caso de *Lagopus lagopus*, que habita vertientes montañosas y zonas de matorrales y tundra características de zonas subalpinas y subárticas. La perdiz blanca (*Lagopus mutus*) también ocupa zona rocosas y laderas montañosas, aunque su ámbito de dispersión suele ser más elevado que el de *L. lagopus*, llegando a ocupar zonas nevadas del ártico y el subártico (Peterson et al., 1993).

A parte de los fasiánidos, los colúmbidos también están muy presentes en registro arqueológico. Las especies más comunes son la paloma bravía (*Columba livia*) y la paloma zurita (*Columba oenas*). Su distinción a nivel osteológico a veces es imposible, debido a sus similares características morfométricas. Aunque son animales que se pueden encontrar en ámbitos muy distintos, su hábitat natural se localiza en zonas abiertas y rocosas, donde suelen colocar sus nidos. Igual que las palomas, los córvidos suelen ser especies características de ambientes rocosos, donde suelen nidificar. Es el caso de las chovas (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pyrrhocorax graculus*). No obstante, la chova piquigualda (*P. graculus*) suele habitar en zonas montañosas superiores a los 1200 m; mientras que la chova piquirroja (*P. pyrrhocorax*) ocupa ámbitos más bajos (Peterson et al., 1993). Otros córvidos, como las grajillas (*Corvus monedula*), son característicos de climas mediterráneos, por lo que no es habitual encontrarlos en latitudes altas (Folch i Guillèn, 1986). De forma general, se puede observar que las especies adaptadas a ambientes templados abundan en los momentos inter-estadales mientras que los taxones fríos, generalmente típicos de espacios abiertos, se hacen más notables en los momentos fríos.

Los yacimientos tratados en el marco de esta tesis doctoral se enmarcan en un rango cronológico que se desarrolla entre finales del MIS 8-7 (Payre, Francia) hasta el MIS 1 (Molí del Salt, España) con el inicio del Holoceno. Estos yacimientos se encuentran en latitudes inferiores a 44°, y reciben influencias del mediterráneo. En el caso de los yacimientos situados en el Valle del Ródano, su situación en el curso meridional del río hace que actualmente sean lugares de influencia de clima mediterráneo, aunque también

reciben influencias atlánticas y continentales, especialmente marcadas por su proximidad con los Alpes y el Massif Central y las corrientes interiores que pasan por el corredor que abre el río Ródano y que conecta con el norte de Europa (Kalai et al., 2001; Moncel et al., 2015). Durante todo este rango temporal (MIS 8/7-MIS 1), la sucesión de cambios climáticos es pronunciada e influenciará sustancialmente en el registro arqueológico estudiado. De aquí el interés por analizar e interpretar el contexto de formación de cada uno de estos conjuntos, y así conocer la evolución climática que sucede desde el último tercio del Pleistoceno medio hasta el final del Pleistoceno medio-Holoceno en la región, así como ver su combinación con los datos arqueológicos.

2.3 *Small prey* en el registro arqueológico

Las formaciones kársticas, como cuevas o abrigos, son un lugar idóneo para el estudio del registro arqueológico debido en parte a la preservación del material que contienen. En estos enclaves, especialmente los primeros, los agentes atmosféricos no actúan de manera tan agresiva sobre los restos, favoreciendo su conservación. Además, estos lugares son un lugar atractivo tanto para homínidos como carnívoros (mamíferos carnívoros y rapaces). Ambos predadores utilizan estos lugares como refugio, de duración más o menos prolongada, y ambos pueden ocuparlos cuando los otros están ausentes. Esto puede causar mezcla de acumulaciones que, con el paso del tiempo, se preservan en forma de palimpsestos difíciles de separar arqueológicamente.

De hecho, las desocupaciones de un lugar por parte de grupos humanos pueden dar lugar a la aparición de otros predadores en el yacimiento, los cuales pueden usar las cavidades como cubil de cría, nido, letrina o como zona resguardada para alimentarse (e.g., Rosell y Blasco, 2009). Esto no sólo se aplica para acumulaciones producidas por grandes carnívoros, sino también por aquellos de menor tamaño, los cuales son agentes potencialmente acumuladores de pequeños animales (e. g., lince, zorro, gato montés) o rapaces, que hacen de las cavidades abandonadas un lugar de refugio idóneo. Por su etología, estos animales suelen cazar presas de menor tamaño, como lepóridos o aves, y depositarán los desechos de sus actividades, sus heces (en caso de los mamíferos carnívoros) y/o sus egagrópilas (en el caso de las aves) en el suelo mientras ocupen la cavidad, lo que supondrá un aporte de restos óseos susceptibles a ser mezclados con los de acumulaciones producidas por otros agentes (e.g. Binford, 1981; Blumeschine, 1988; Marean et al., 1992; Rosell y Blasco, 2009; Sanchis, 2000). Por este motivo, aprender a discriminar estos agentes con la mayor precisión posible es vital para comprender las

dinámicas de ocupación y formación de un yacimiento. De ahí la importancia de identificar qué agentes son los acumuladores de un yacimiento arqueológico.

En el caso de las pequeñas presas, y particularmente aquellas de movimiento rápido (lepóridos y aves), si bien existen múltiples trabajos que pretenden discriminar posibles agentes acumuladores (e.g., Payne y Munson, 1985; Hockett, 1995; Schmitt y Juell, 1994; Martínez Valle, 1996; Sanchis, 1999, 2000, 2001; Laroulandie, 2000; Cochard, 2004a, 2004b; Yravedra, 2004, 2006; Bochenski, 2005; Mallye et al., 2008; Lloveras et al., 2008a, 2012a, 2012b, 2016a; Bochenski et al., 2009a; Monchot y Gendron, 2011; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015, 2016), la mayoría se centran en un grupo de predadores específico. Por ejemplo, animales como el zorro o el búho real han sido extensamente estudiados. Por lo contrario, existen otros carnívoros a los que la literatura ha prestado poca atención y que pueden ser acumuladores igual de importantes que los primeros. Sería el caso del tejón o el gato montés. Del mismo modo, la bibliografía no es equitativa según la presa cazada a estudiar. Mientras que los lepóridos han sido foco de atención especial en los últimos años, y sobre ellos existen publicaciones de acumulaciones producidas por mamíferos carnívoros y rapaces; queda mucho más camino por recorrer en el caso de las acumulaciones de aves. De este último grupo, la mayor parte de los estudios existentes fueron hechos por Bochenski y su colegas, así como Véronique Laroulandie (e.g., Bochenski et al., 1993, 1997, 1998, 1999; Bochenski y Tomek, 1997; Bochenski y Nekrasov, 2001; Bochenski y Tornberg, 2003; Laroulandie, 2000, 2002). No obstante, la mayor parte se centra en acumulaciones de aves generadas por aves rapaces y no se presta demasiada atención a los pequeños mamíferos carnívoros, los cuales también se alimentan de estas presas.

A todos estos elementos hay que añadir la presencia de actividad humana en un yacimiento. Como se menciona en el apartado anterior, las *small prey* son también susceptibles a ser cazadas por humanos, bien para explotar sus nutrientes o bien sus recursos no comestibles (ver apartado 2.1). El hecho que más de un predador participe de la acumulación de pequeñas presas en un yacimiento puede dificultar la interpretación que se haga del conjunto. Aquí yace la importancia de aprender a discriminar aquellas acumulaciones humanas de las producidas por otros predadores. No sólo se trata de constatar/refutar su consumo por parte de grupos humanos; sino también de discriminar otros agentes acumuladores dentro del conjunto para así inferir en las relaciones que éstos podrían tener con los humanos.

Quizás, por la asunción establecida de que las pequeñas presas no eran tan atractivas para las comunidades previas a los HAM, las acumulaciones de estos animales no han sido el

centro de atención en muchos trabajos sobre dieta en el Pleistoceno, dando por sentado que la mayor parte de aportes en las cavidades eran naturales, de carácter exógeno (por parte de un predador no humano) o intrusivo (animales muertos de forma natural en el yacimiento y depositados en el sedimento). No obstante, el creciente interés por el mundo de las *small prey* ha permitido demostrar que el consumo de estas se remonta a cronologías antiguas, con evidencias esporádicas, como las marcas de corte sobre una mandíbula de *Erinaceus* procedente del Bed I de Olduvai, con una cronología de en torno a los 1.7 Ma (Fernández-Jalvo et al., 1999), o el hallazgo de un tarsometatarso de ave de entre 1.1 Ma y 900 ka con incisiones en Dursulu (Güleç et al., 2009).

2.3.1 El consumo de pequeñas presas en el Pleistoceno europeo

Las pequeñas presas, especialmente lagomorfos y aves, son animales abundantes en el registro arqueológico europeo. Aunque en muchos casos sus aportes no sean antrópicos, a menudo se mezclan con los restos de sus actividades (Tabla 1), haciendo necesario una discriminación que permita reconstruir la historia tafonómica del lugar.

En lo que refiere al registro europeo, en las últimas décadas han sido múltiples los hallazgos que constatan la presencia de *small prey* en yacimientos arqueológicos, desde cronologías muy antiguas. Por esta razón es necesario seguir su evolución en el registro fósil, para comprender los cambios y variabilidad que se produce. Si bien dentro de las pequeñas presas se engloba una gran variedad de taxones, llegados a este punto es pertinente delimitar el ámbito de estudio a aquellas presas denominadas de movimiento rápido, por ser el centro de interés en esta tesis doctoral, pero también por ser el centro de discusión en muchas investigaciones.

Las primeras evidencias en Europa de consumo de pequeños animales parecen localizarse alrededor del millón de años en el yacimiento de Sima del Elefante (Atapuerca, España). En este yacimiento los restos de pequeños animales son abundantes, representando un 62% del registro fósil recuperado (Huguet, 2007). En lo que refiere a las evidencias de actividad antrópica, en el nivel TE9a un radio de ave presenta una estría aislada en la metáfisis proximal (Huguet, 2007). Un radio de conejo del nivel TE12a también presenta una estría aislada y un tajo profundo en la cara lateral externa. Así mismo, evidencias de fragmentos de caparazón de tortuga con marcas de evisceración en su zona ventral indican el procesado de estos quelonios en los niveles TE11 y TE14c (Blasco et al., 2011). No obstante, y a pesar de las evidencias de actividad antrópica sobre pequeños animales en Sima del Elefante, el mayor aporte de lepóridos y aves se hizo por parte de rapaces diurnas y nocturnas, tal como indicarían los patrones de representación anatómica, la fragmentación y las digestiones encontradas sobre los restos. Algún pequeño mamífero

carnívoro podría haber intervenido de manera puntual en la acumulación, como lo confirman algunas modificaciones mecánicas encontradas sobre los restos (sobre el 1,5% del conjunto). También se ha considerado la posibilidad que algunas aves fueran incorporados en el paquete sedimentario por muerte natural, ya que algunas de las especies más abundantes en el conjunto (*Columba livia/oenas*, *Corvus antecorax*) suelen nidificar en las paredes de estas cavidades (Huguet, 2007; Núñez-Lahuerta et al., 2016).

Otro yacimiento donde se documenta la presencia de animales de pequeño tamaño es en la cueva francesa de la Caune de l'Arago (MIS 14-12), donde los lepóridos y las aves están bien representados a lo largo de toda la secuencia. La presencia de estos animales en niveles arqueológicos estériles hace pensar que fueron aportados al yacimiento por otros predadores. En el caso de los lepóridos, el búho real se ha propuesto como principal predador, en base a la representación anatómica y las digestiones sobre los restos. No obstante, estos están también presentes en los niveles de ocupación humana, por lo que la hipótesis de un posible consumo por parte de humanos no se ha descartado totalmente. Asimismo, Emmanuel Desclaux menciona en su tesis doctoral la presencia de algunos elementos de lagomorfo con posibles marcas de corte, sin llegar a precisar su número y/o localización (Desclaux, 1992). Sin embargo, el propio autor se muestra dubitativo sobre el posible origen de estas trazas. Esto, junto a la clara presencia de otros predadores en el yacimiento, hace cuestionar una explotación antrópica de estos recursos en el lugar, incluso en los niveles de hábitat. En el caso de las aves, el origen de su acumulación apunta a un ave rapaz especializada, sin llegar a precisar de cuál se podría tratar (Desclaux, 1992). A pesar de no existir evidencias claras de explotación en huesos de lepórido y ave, recientemente un estudio sobre restos de castor ha determinado el procesado de este animal en los niveles Gs4 y J, donde se observan marcas de corte relacionadas con actividades de despellejamiento, desarticulación y descarnación de estas presas (Lebreton et al., 2016). Ésta, podría constatarse como la primera evidencia clara de procesado de *small prey* en el sitio.

También en el yacimiento francés de Terra Amata (MIS 11), concretamente en el nivel C1b, se ha sugerido un origen antrópico para el conjunto de lepóridos. En esta acumulación destaca la presencia de un quinto metatarso de conejo con marcas de corte relacionadas con actividades de despellejamiento y un porcentaje del 4% de huesos quemados. Si bien las marcas antrópicas son muy escasas, otros elementos se han tenido en consideración para asociar la acumulación de lepóridos a actividad humana. Aunque estos factores no son determinantes, combinados entre sí, junto con la valoración global del conjunto, permiten dibujar un escenario más sólido respecto al origen de la acumulación. Los

perfiles de edad, por ejemplo, muestran un predominio de individuos adultos. Esto, junto a la fragmentación de los restos, que destaca por el predominio de diáfisis de huesos largos, y la ausencia de digestiones u otras alteraciones producidas por carnívoros, apuntan según los investigadores del yacimiento a un origen antrópico de la acumulación (Guenouni, 2001, Desclaux et al., 2011).

En Orgnac 3 (MIS 9-7), Francia, también se ha sugerido el procesado de lepóridos sobre dos metatarsos, que podrían presentar marcas de corte en la zona plantar. No obstante, estas marcas podrían ponerse en entredicho, ya que su morfología es dudosa (ver Guenouni, 2001, Annexe X: Planche II y III). Además, la abundante incidencia de mamíferos carnívoros y aves rapaces nocturnas sobre los restos (modificaciones mecánicas y digestiones) hace plantear la importancia de aportes de origen carnívoro, tanto de lepóridos como de aves. En el caso de estas últimas, la inexistencia de indicios de actividad antrópica, sumado al tipo de alteraciones y representación anatómica de los elementos, hace pensar en una rapaz nocturna de gran tamaño como principal acumulador (e.g., búho real o nival).

Un ejemplo de explotación sistemática de *small prey* durante el Pleistoceno medio lo encontramos en el yacimiento ibérico de la Cova del Bolomor (MIS 9-5e). Allí, existen varias evidencias de consumo antropogénico reiterado de conejos, pájaros y tortugas a lo largo de su secuencia estratigráfica, y particularmente en los niveles IV, XI, XII y XVIIc (Blasco, 2008, 2011; Blasco y Fernández Peris 2009, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2010, 2013; Sanchis y Fernández-Peris, 2010; Sanchis, 2012). Se han evidenciado alteraciones antropogénicas sobre los restos, relacionadas con la secuencia de procesamiento, desde el despellejamiento hasta la fracturación ósea, para la obtención de los nutrientes internos contenidos en los huesos. No obstante, aunque minoritarios, se mencionan algunos aportes por parte de aves rapaces nocturnas, como podría ser el búho real (Sanchis, 2010, 2012; Blasco 2011; Blasco y Fernández Peris, 2012a; Sanchis y Fernández Peris, 2008). La existencia de un consumo antrópico regular de pequeñas presas en Bolomor se ha interpretado como indicio de un comportamiento humano generalista basado en una dieta de amplio espectro (Blasco, 2011; Blasco y Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013). Las particularidades de la Cova del Bolomor reabrieron la discusión sobre qué incentivó el consumo de pequeñas presas en cronologías antiguas. Los investigadores de estos conjuntos apuntan a que los cambios podrían no ser lineales en el tiempo sino depender de múltiples factores (Blasco, 2011; Blasco y Fernández Peris, 2012b; Blasco et al., 2013). Por ejemplo, las características físicas y ecológicas de Bolomor podrían haber favorecido el desarrollo de esta diversificación en la dieta.

También con cronologías del MIS 9 encontramos el nivel TD10 de Gran Dolina (Atapuerca, España). Este se subdivide en varios sub-niveles, entre los que destacan TD10-2 y TD10-1. En el nivel TD10-2 existen algunos restos de conejo, aunque son minoritarios. El origen de su acumulación parece ser fruto de actividades de mamíferos carnívoros y aves rapaces, tal como atestiguan las mordeduras y digestiones observadas sobre los restos. En este mismo nivel, un único hueso de ave presenta marcas de corte en la diáfisis, pero se considera un aporte puntual (Rodríguez-Hidalgo, 2015). En lo que refiere al nivel TD10-1, la presencia de pequeñas presas es abundante, especialmente de conejos (*Oryctolagus* sp.). Las modificaciones observadas sobre los restos apuntan a un aporte antrópico de algunos de los conejos que conforman el conjunto y de al menos un córvido y un passeriforme (Blasco, 2011; Blasco et al., 2013). Esto no se evidencia únicamente por las marcas de corte observadas sobre los restos, sino también porque las mordeduras y digestiones atribuidas a carnívoros son escasas. Del mismo modo, existen morfotipos de fractura de carácter antropogénico, así como mordeduras que podrían sugerir un origen antrópico.

En cronologías similares se encuentra el yacimiento francés de Payre (MIS 8/7-4). La particularidad de este yacimiento recae en un estudio que recientemente se publicó sobre el análisis de residuos y microdesgaste en una muestra de utensilios líticos (Hardy y Moncel, 2011). Aunque hasta el momento no se ha demostrado el procesado de *small prey* en el lugar mediante evidencias tafonómicas sobre los restos fósiles (Rufà et al., 2016a), los resultados de este estudio resultaron positivos, mostrando indicios de lo que podría ser el procesado de peces y aves. La presencia de bárbulas sobre una de las piezas de industria lítica fue interpretada como consecuencia del procesado de aves en el yacimiento. No obstante, esta es una cuestión a debatir, ya que la determinación de residuos en herramientas líticas arqueológicas a veces conlleva dificultades añadidas. El uso combinado de análisis con microscopio óptico, SEM y EDX favorece sin duda la caracterización de los residuos, aunque los procesos post-deposicionales pueden obstaculizar el análisis de los restos, alterando los resultados finales de la investigación (Pedergrana y Blasco, 2016).

En momentos posteriores, ya enmarcado en el MIS 6 encontramos el yacimiento de Lazaret (Francia), donde el consumo de pequeñas presas se ha atestiguado de manera puntual en la diáfisis de una tibia derecha y un segundo metatarso izquierdo de conejo en la UA-25 (Guennoui, 2001). Un húmero derecho de *Columba livia* encontrado en la en la misma unidad presenta también marcas de corte en su parte proximal (Roger, 2004; Lumley et al., 2004). Aun así, la actividad antrópica sobre los restos de estos animales parece ser de carácter puntual. La representación anatómica y las digestiones observadas

sobre un número elevado de restos de lepórido parecen apuntar a la actividad de rapaces nocturnas como agentes acumuladores principales. El aporte de pequeños mamíferos carnívoros y de rapaces diurnas, si existiese, sería de carácter puntual (Guennouni, 2001). El mismo patrón se puede aplicar a las aves recuperadas en el yacimiento, las cuales son principalmente aportes de rapaces nocturnas como el búho real, la lechuza o el búho chico (Roger, 2004).

A partir del MIS 5 es cuando empiezan a encontrarse de forma más extensa yacimientos con pequeños animales que muestran indicios de procesamiento humano. Aunque el número de casos incrementa a partir de estos momentos, siguen persistiendo yacimientos donde, a pesar de la abundancia de los lepóridos, la actividad humana sobre ellos es escasa, relacionándose con aportes de carnívoros o intrusiones naturales. Este sería por ejemplo el caso de la Grotte de l'Adaouste, en Francia. Entre la fauna recuperada en el lugar se encuentran abundantes restos de conejo y ave, especialmente de chovas (*Pyrrhocorax graculus*). En lo que refiere a los conejos, estos no presentan marcas de corte y solamente un elemento está quemado, por lo que su presencia podría ser accidental. El elevado grado de digestión que presentan algunos huesos, junto con las abundantes marcas de mordiscos hace pensar en un pequeño mamífero carnívoro como agente acumulador principal, posiblemente un mustélido (Defleur et al., 1994). En lo que se refiere a las aves, no hay datos tafonómicos al respecto que puedan indicar el origen de la acumulación.

Otro ejemplo de yacimiento arqueológico con abundancia de restos de lepórido es Regourdou (MIS 5-3), conocido por la presencia de un presunto enterramiento neandertal y el supuesto alto valor simbólico del conjunto (Bonifay, 2002). En este lugar, se han documentado restos de lepórido en los niveles del 8 al 2, siendo especialmente importantes las liebres en el nivel 4 y los conejos en el nivel 8. En el nivel 4, las liebres no presentan ninguna traza de consumo antrópico. Los elementos, principalmente pertenecientes a individuos sub-adultos, se preservan completos o con fracturas modernas, debido a procesos de excavación. Únicamente una tibia distal presenta pequeñas perforaciones que podrían hacer referencia a un episodio puntual de acceso secundario por parte de un pequeño mamífero carnívoro, por lo que el origen de la acumulación parece ser por muerte natural de los animales en el lugar (Pelletier et al., 2015). Los conejos del nivel 8 presentan patrones similares a los de las liebres del nivel precedente. Los restos no parecen estar alterados por predadores y la mayoría de alteraciones se deben a procesos post-deposicionales (corrosiones químicas por acción de raíces). La débil presencia de huesos fracturados, principalmente en seco, junto con la

presencia de conexiones anatómicas durante el proceso de excavación, hacen pensar en un origen de la acumulación de los conejos en este nivel por muerte natural de carácter atricial. En lo que refiere al resto de niveles arqueológicos, el registro es limitado y no ha concentrado estudios tafonómicos hasta la fecha (Pelletier et al., 2015).

En la Península Ibérica podemos encontrar también varios yacimientos que presentan evidencias de procesamiento de *small prey* por parte de humanos, aunque estas son de carácter muy puntual. Es el caso de Valdegoba (MIS 5), donde se documentó una marca de corte sobre un hueso de conejo y otro sobre un resto de ave, los cuales representarían un total del 0,6% del conjunto (Díez, 2006). También en Cueva Corazón, el conejo presenta evidencias de actividad antrópica sobre un 10% de conjunto. Sin embargo, el escaso número de restos recuperado en el yacimiento puede suscitar datos engañosos, ya que este porcentaje hace referencia a un único resto –un húmero de conejo (Yravedra et al., 2013). En el suroeste peninsular se documenta el caso de la Sala de los Huesos de Maltravieso, donde se han recuperado abundantes restos de conejo y algunos elementos de tortuga. Según los investigadores, el aporte de lepóridos en el lugar parece ser mixto. Las aves rapaces nocturnas tendrían un rol predominante, aunque el 13% de alteraciones mecánicas observadas sobre los restos apunta a otros mamíferos carnívoros (zorro o lince) como acumuladores secundarios. Además, se han documentado marcas de corte sobre un coxal y un fémur de lepórido y sobre un fragmento de caparazón de tortuga. Las características del sitio no parecen favorecer el desarrollo de la actividad humana en el lugar, por lo que la actividad sobre pequeñas presas parece ser esporádica (Rodríguez-Hidalgo, 2008).

En el centro de Portugal, en el yacimiento de Figueira Brava (MIS 5) se ha atribuido el origen de los lepóridos a la actividad antrópica, aunque las evidencias que lo constatan no se describen con precisión (Antunes, 2000; Callapez, 2000; Mein y Antunes, 2000). La explotación de aves y recursos marinos también se ha sugerido en la cavidad; hasta el momento, se han recuperado dos restos de ave con marcas de corte y algunos indicios de percusión intencional sobre los huesos. Las trazas producidas por carnívoros están completamente ausentes (Nabais y Pimenta, 2015), hecho que reforzaría la naturaleza antrópica del conjunto.

Por otro lado, en la Península Itálica, el yacimiento italiano de la Grotta Maggiore di San Bernardino (MIS 5-3) también presenta algunos restos de castor que parecen haber sido explotados para la obtención de la piel (Fiore et al., 2004). En el mismo yacimiento, se ha atribuido origen antrópico a la acumulación de patos, gansos y Galliformes a partir del estudio de los perfiles esqueléticos (Fiore et al., 2004). Sin embargo, sería necesario

desarrollar estudios tafonómicos en profundidad para corroborar dicha atribución, ya que los perfiles anatómicos por sí solos pueden suscitar problemas a la hora de caracterizar una acumulación como antrópica (e.g., Livingston, 1989; Cruz, 2005; Laroulandie y Lefèvre, 2014). Lo mismo pasa con los restos de liebre recuperados en dicho yacimiento, que si bien han sido identificados, no han sido sometidos a estudios más específicos hasta el momento (Fiore et al., 2004).

Otro caso importante para el consumo y procesado de pequeñas presas en momentos relativamente antiguos y que podemos añadir al ejemplo de la Cova del Bolomor, lo encontramos en el nivel 4 del yacimiento de Les Canalettes, en Francia (Cochard, 2004; Cochard et al., 2012). En este lugar, el consumo de conejo parece producirse de manera sistemática entre finales del MIS 5 y el MIS 4. En él, se han encontrado huesos de conejo asociados a actividad antrópica, con marcas de corte, cremación y la presencia de cilindros diafisarios, así como algunos patrones de fracturación. Sin embargo, el consumo de conejos en otros niveles del yacimiento no es tan evidente. Patou-Mathis (1993), mencionaba el posible consumo antrópico de algunos restos en el nivel 3, pero la mayoría de los aportes de este nivel y del superior (nivel 2) corresponderían a intrusiones naturales por madrigueras (Patou-Mathis, 1993; Cochard et al., 2012). Igualmente destacables son los resultados obtenidos en un reciente estudio publicado sobre l'Abri du Maras, donde se han identificado residuos sobre utensilios líticos atribuidos a plumas de Accipitriformes, Anseriformes y pelo de lepórido. Los autores de esta publicación relacionan la presencia de estos elementos con el procesado de *small prey* por parte de grupos humanos (Hardy et al., 2013). En el caso de los lepóridos, estas evidencias se ven sostenidas con algunas marcas de corte sobre un fémur y una escápula derecha de *Lepus* (Hardy et al., 2013). No obstante, la evidencia directa en forma de marcas antropogénicas sobre los huesos de ave todavía no se ha podido constatar. El consumo de lepóridos también se ha podido documentar entre el MIS 4 y el MIS 3 en los yacimientos franceses de Pié Lombard, Combe-Grenal (unidad 24), Salpêtre de Pompignan (unidades 5-6) y La Crouzade (unidades 6-8), aunque las alteraciones son escasas (datos obtenidos de Gerber, 1972 y Chase, 1986, a partir de los datos de Cochard et al., 2012). En el caso de La Crouzade, se han recuperado dos restos con marcas de corte en un fémur y una tibia de conejo (Gerber, 1972).

En cronologías similares se sitúa el yacimiento francés de Pêch de l'Azé IV (MIS 5-3), dónde el nivel 8 presenta restos de un castor y de una rapaz de tamaño medio con marcas de corte y evidencias de cremación (Dibble et al., 2009). Aunque las pequeñas presas no son abundantes en este yacimiento, es necesario destacar su presencia, ya que los restos

de castor presentan marcas de corte en la segunda y tercera falange, reflejando actividades de despellejamiento. En lo que refiere al ave rapaz, se han encontrado marcas de corte en la faceta articular de una garra (Dibble et al., 2009), lo cual no se puede relacionar de forma directa con ninguna finalidad nutricional. Evidencias de este tipo se han encontrado también en los niveles 8/9 de Krapina (MIS 5e), donde 8 garras de *Haliaeetus albicilla* y una penúltima falange presentan marcas de corte (Radovic et al., 2015). Patrones similares se han observado en el nivel XV de Paleolítico medio de Baume de Gigny, donde una falange posterior de cisne salvaje (*Cygnus cygnus*) presenta marcas de corte (Mourer-Chauviré, 1989), así como en una garra de *Aquila chrysaetos* del nivel 52 de Combe Grenal, situado entre el MIS 5b y el MIS 3 (Morin y Laroulandie, 2012). Son también mencionados otros yacimientos enmarcados en el MIS 3, como la garra de *Aquila chrysaetos* del nivel A12 de Fumane (Fiore et al., 2004) o las garras encontradas en el nivel E de Mandrin y el nivel 7 de Rio Secco (Romandini et al., 2014). A éstas se unen las garras de *Haliaeetus albicilla* y de Accipitriformes recuperadas en los niveles Jbase y I/J del yacimiento de Les Fieux, así como la falange terminal de *Aegyptius monachus* recientemente encontrada en el nivel Ks del mismo yacimiento (Morin y Laroulandie, 2012; Gerbe et al., 2014; Laroulandie et al., 2016). En cronologías más recientes de Pêch de l'Azé, en Pêch de l'Azé I (nivel 4, MIS 3), tres falanges de águila real, posiblemente del mismo individuo, presentan evidencias de haber sido procesadas por humanos (Soressi et al., 2008). El hecho de que las marcas de corte se localicen en lugares donde los recursos nutricionales son escasos o nulos plantea la posibilidad que estos elementos fueran procesados con fines ornamentales o simbólicos (Fiore et al., 2004; Finlayson et al., 2012; Morin y Laroulandie, 2012; Radovic et al., 2015; Laroulandie et al., 2016). No obstante, el conjunto de Pêch de l'Azé I también registra algunos restos de ave (e.g., perdiz griega, perdiz nival y pato) que presentan señales de digestión. La falta de mordeduras apunta a que la acumulación también pudo generarse por aves rapaces nocturnas, más que por mamíferos carnívoros o rapaces diurnas (Soressi et al., 2008).

En algunos de los yacimientos mencionados, el procesamiento de aves no se evidencia únicamente mediante la presencia de falanges posteriores, sino que su utilidad se hace extensiva a otros elementos, como podrían ser los niveles A5/A6 y A9 de Fumane. En este yacimiento se han identificado marcas de corte, evidencias de fracturación por flexión o *peeling*, y desgarramientos de algunas partes óseas de aves rapaces, que se puede relacionar directamente con actividad antrópica. Este tipo de modificaciones afectan buena parte de los conjuntos y se relacionan con la desarticulación del ala para la obtención de las plumas (Peresani et al., 2011; Romandini et al., 2014, 2016). No obstante, otras especies de ave del yacimiento también muestran evidencias de haber sido

procesadas por humanos con finalidades alimenticias en los niveles A6/A5 y A9 de la cavidad (Peresani et al., 2011; Fiore et al., 2016). En el yacimiento musteriense alemán de Salzgitter-Lebenstedt igualmente se han documentado marcas de corte en un carpometacarpo de Cisne (*Cygnus* sp.) y en un húmero de *Anas* sp., lo que podría relacionarse no sólo con algunas de las actividades de desplumado descritas en Fumane, sino también con posibles fines nutricionales (Gaudzinski-Windheuser y Niven, 2009). Recientemente, en el nivel III de Kolosovskaya (Crimea, MIS 3), también se ha documentado el uso de un radio de cuervo con una secuencia de marcas realizadas con un utensilio lítico, las cuales no parecen relacionarse con finalidades alimenticias. Esto ha hecho plantear a los autores la posibilidad de su uso como elemento simbólico. No obstante, este elemento está fragmentado y es el único resto de ave documentado en el lugar que presenta estas características, por lo cual será necesario profundizar en sus posibles connotaciones simbólicas en estudios futuros (Majkić et al., 2017).

Otro caso singular lo encontraríamos en los yacimientos del MIS 3 de Gibraltar (Gorham's Cave, Vanguard Cave y Ibex Cave), donde se han recuperado algunos elementos esqueléticos que componen el ala de las aves rapaces con marcas que corte, permitiendo sugerir el uso de plumas con finalidades no alimenticias, combinadas con un posible consumo ocasional (Finlayson et al., 2012). Pero, en estos yacimientos, la explotación de pequeños animales se extiende a otras presas más allá de las rapaces. En Gorham's Cave, la explotación antrópica de conejos y recursos marinos se ha documentado en el nivel IV (Brown et al., 2011). La explotación sistemática de córvidos y Columbiformes también ha sido identificada en este enclave (Blasco et al., 2014, 2016). Además, la situación costera de los yacimientos gibraltareños hace de ellos un ejemplo excepcional de explotación de recursos acuáticos, tal y como se ha podido documentar en el caso de Vanguard y Gorham's Cave, donde se recuperaron moluscos y otros animales marinos (focas y delfines) con marcas de procesamiento humano (Stringer et al., 2008). En otros yacimientos, como Ibex Cave, la presencia de lepóridos no parece ser causada por humanos, ya que la incidencia de los carnívoros sobre los restos es más acusada (Fernández-Jalvo y Andrews, 2000; Brown et al., 2011).

A pesar de que existen evidencias de la explotación de pequeños animales a lo largo del MIS 3, la actividad antrópica no es exclusiva en muchos yacimientos arqueológicos. En el yacimiento anteriormente mencionado de Mandrin, por ejemplo, a pesar de tener evidencias de procesamiento antrópico en el mismo nivel E, también se han recuperado restos de ave que podrían haber sido acumulados por una rapaz. A esto hay que añadir la presencia de algunos restos de liebre (*Lepus* sp.) con trazas de consumo antrópico en la

misma unidad, lo que indicaría un origen mixto para la acumulación de pequeñas presas en el lugar (Romandini et al., 2014). Una situación homóloga se daría en el yacimiento de Les Fieux, donde a pesar de encontrar falanges de rapaz y restos de córvido consumidos, se ha documentado una elevada actividad de rapaces nocturnas sobre los restos de perdiz (Laroulandie et al., 2016). En el yacimiento de la Grotte de Noisetier (MIS 3, Francia), también se ha registrado un húmero de halcón con marcas de corte, que podría relacionarse con el consumo de sus porciones cárnicas (Morin y Laroulandie, 2012). No obstante, en el mismo yacimientos se han recuperado otros elementos de chova piquigualda y otros Passeriformes, que parecen ser introducidos en el yacimiento por muerte natural y/o por rapaces nocturnas (Laroulandie, 2010).

En la grotte de l'Hortus (MIS 3, Francia), el origen antropogénico de la acumulación también es cuestionado. Los resultados obtenidos del análisis del conjunto de aves sugiere el consumo antrópico. No obstante, estos datos se basan únicamente en perfiles anatómicos y no existen otras evidencias tafonómicas que lo sostengan (Mourer-Chauviré, 1972). Como ya se ha mencionado anteriormente, los perfiles anatómicos por sí solos no son elementos determinantes para adjudicar un carácter antropogénico a una acumulación. Además, el conjunto de lepóridos recuperado en el yacimiento apunta a un origen natural o generado por rapaces (Jullien, 1964; Pillard, 1972, en Sanchis y Fernández-Peris, 2008), por lo que cabe la posibilidad que la acumulación de aves pueda tener un origen parecido.

Retomando el ámbito de la Península Ibérica, durante el MIS 3 se conocen un amplio número de conjuntos con representación de *small prey*, aunque su frecuencia sigue siendo generalmente escasa. En el noreste peninsular, encontramos los yacimientos de Gabasa I y el nivel I de la Cova de l'Arbreda. En estos yacimientos, la presencia de elementos antropizados es puntual, y una gran parte de la acumulación de lepóridos estudiada se debe a la acción de otros predadores. En el caso de Gabasa I, la presencia de restos de lepóridos con marcas de corte es anecdótica (0,1% de los restos), y sus acumulaciones se atribuyen principalmente al lince, el zorro y/o el gato montés (Blasco Sancho, 1995). En el nivel I de la Cova de l'Arbreda, gran parte de la acumulación de lepóridos parece atribuirse a mamíferos carnívoros, como lo constatan las alteraciones mecánicas y digestivas sobre los restos. No obstante, y aunque no se han encontrado huesos de pequeños animales con marcas de corte, existen huesos termo-alterados (0,5% de la muestra) que podrían asociarse a actividad antrópica, siendo ésta minoritaria (Lloveras et al., 2010).

A parte de los conjuntos ya mencionados, en la zona levantina peninsular existen numerosos yacimientos que permiten reseguir el consumo de pequeños animales durante

el MIS 3. Un ejemplo lo encontramos en Cova Negra (MIS 5-3). Los estudios tafonómicos de los restos de pequeñas presas realizados en el marco de las tesis doctorales de Rafael Martínez Valle y Alfred Sanchis habían determinado que en los niveles inferiores, a partir del nivel III, la presencia del búho real era concluyente para los aportes de lepóridos y aves en el lugar (Martínez Valle, 1996; Sanchis, 2012), aunque algún resto documentaba trazas de procesado antrópico en momentos puntuales (niveles V-II) (Martínez Valle, 1996). Recientemente se ha llevado a cabo un estudio de detalle en el mismo nivel IIIb aumentando las marcas de origen antrópico sobre los huesos de ave hasta un total del 39,1%, donde se incluyen desde Columbiformes y córvidos hasta pequeños paseriformes. Las cremaciones también son abundantes en el conjunto, lo que confirmaría un aporte antrópico significativo de aves en el yacimiento (Martínez-Valle et al., 2016).

En la zona de Alcoy, encontramos otros yacimientos con secuencias musterienses enmarcadas en el MIS 3. Es el caso de Cueva Benito, El Salt y Abric del Pastor. Cueva Benito se caracteriza por tener una amplia secuencia que se desarrolla desde el Musteriense hasta el Holoceno. Aunque el consumo de *small prey* está bien documentado durante el Paleolítico superior, éste no es tan evidente en los niveles musterienses (D1 a D4). Los lepóridos y las aves parecen estar principalmente aportados por aves rapaces nocturnas. Sin embargo, y aunque minoritaria, la presencia de actividad antrópica se ha podido observar sobre algunos restos de conejo y en un carpometacarpo de perdiz del nivel D1 (Iturbe et al., 1993; Martínez Valle, 1996). Una situación similar la encontramos en los niveles musterienses de El Salt. Los niveles VIII y VII han sido interpretados como acumulaciones naturales, aunque el conjunto está pendiente de revisión (Galván et al., 2001). En el nivel X se registra la presencia de tortugas y lagomorfos, éstos últimos representando una parte importante del conjunto. Aunque dos fragmentos de coxal presentan marcas de corte en forma de incisiones, la mayor parte del conjunto de lepóridos parece corresponderse con aportes de rapaces (Pérez, 2014). El conjunto estudiado hasta el momento no permite confirmar estos datos con total seguridad, pero el patrón general apunta a rapaces nocturnas como posibles acumuladores (Pérez, com. pers.). En el Abric del Pastor también se ha documentado la presencia de tortuga y de conejo alrededor del MIS 4-3 (Galván et al., 2007-2008). Aún así, los resultados de su estudio no se han publicado al completo (Galván y Hernández, 2013) y no se mencionan datos acerca de las acumulaciones de lepóridos en el sitio.

Otros yacimientos situados al sur peninsular también registran acumulaciones de lagomorfos. En los niveles II k-l y II u de Cueva Antón parecen relacionarse más con la actividad de aves rapaces por el elevado número de alteraciones digestivas de carácter

leve y la alta presencia de individuos inmaduros (Sanchis, 2012). Aunque hay algún elemento termo-alterado, los investigadores que analizan el conjunto lo asocian a alteraciones de carácter postdeposicional y/o lo vinculan con algún tipo de contacto accidental con alguna estructura de combustión (Sanchis, 2012).

El Boquete de Zafarraya es otro de los yacimientos del sur de Iberia donde las evidencias de actividad antrópica sobre pequeños animales son escasas, no superando el 1% del conjunto. Es importante mencionar que la mayoría de estas alteraciones son termo-alteraciones, ya que marcas de corte no se han documentado en ningún caso y los cilindros diafisarios son minoritarios, por lo que estas cremaciones podrían producirse por causa accidental, o por contacto con posibles estructuras cercanas. La mayoría de restos se relacionan con intrusiones naturales que podrían estar producidas por mustélidos y/o rapaces nocturnas (Guenouni, 2001; Barroso et al., 2007).

En el interior peninsular igualmente se localizan yacimientos que si bien documentan la presencia de lepóridos, estos presentan algún tipo de problema. En el yacimiento de Cueva Millán (MIS 3), Álvarez et al. (1992) plantearon la posibilidad de que los conejos y peces de los niveles musterienses pudieran ser aportados por Neandertales. A pesar de estas afirmaciones, los restos de mamíferos recuperados no presentan un buen estado de preservación, por lo que los análisis de las corticales óseas pueden conllevar dificultades. Un estudio posterior realizado por Díez et al. (2008), menciona de nuevo la presencia y posible explotación de conejos en el lugar, sin presentar datos absolutos al respecto ni información complementaria que lo confirme. Cercano a Cueva Millán encontramos el yacimiento de la Ermita, donde Díez et al. (2008) cita la explotación de restos de lepórido sin concretar número de restos o actividades realizadas. Posteriormente, José Yravedra (2007) identifica la presencia de un resto de conejo con marcas de corte en el nivel 5 del yacimiento. Además, se mencionan otros yacimientos meseteños con acumulaciones de conejos, como es el caso de La Mina (Díez et al., 2008), pero éstos no han sido estudiados en profundidad y únicamente se cita la presencia de conejo vinculado a actividad humana, sin llegar a precisar cuál, de qué tipo de actividad se trata o las frecuencias de representación. Como característica general, destacar que todos los conjuntos mencionados en la región se han atribuido a ocupaciones de corta duración, posiblemente de carácter estacional (Díez et al., 2008).

Asimismo, en el oeste peninsular, son pocas las referencias de consumo antrópico de pequeñas presas durante el MIS 3. Un ejemplo lo encontramos en la Gruta do Caldeirão (MIS 3-2), en el centro de Portugal, la cual tiene una secuencia estratigráfica desde finales del Musteriense hasta el Paleolítico superior. Los restos de lepórido son abundantes en

sus conjuntos, aunque el componente antrópico es claramente mayor en el conjunto correspondiente al Paleolítico superior. En lo que refiere a los niveles musterienses, únicamente se ha documentado un incisivo de conejo con evidencias de cremación. El alto porcentaje de huesos con digestiones leves (25,4%), sumado a la presencia de alteraciones mecánicas sobre el 2,1% de los restos, sugieren aportes generados por aves rapaces nocturnas. Pequeños mamíferos carnívoros, como podrían ser el linco, el zorro o el gato montés podrían también haber intervenido sobre los restos de manera puntual (Lloveras et al., 2011a).

Durante el Paleolítico superior, el número de yacimientos con evidencias de procesado y consumo de pequeñas presas se hace más extenso. Aun así, siguen documentándose lugares donde la presencia de pequeños animales se debe a factores no humanos. Un ejemplo sería el caso de Grotte du Pape, donde en sus niveles chatelperronienses se han recuperado pequeños mamíferos y pájaros posiblemente aportados por carnívoros (Patou-Mathis y Boukhima, 1996). A pesar de ello, la presencia de *small prey* explotadas por humanos se extiende por todo el suroeste europeo, teniendo su auge durante el Magdaleniense. Como ejemplo, el consumo de rapaces nocturnas y lagomorfos se documenta en Arancou (Eastham, 1998; Costamagno y Laroulandie, 2004). Del mismo modo la caza de *Lagopus* se constata en Tournal (Vilette, 1983). En Gazel, la explotación de la liebre variable (*Lepus timidus*) para la obtención de pieles, así como la explotación de aves como alimento y para la creación de tubos decorados está bien documentada en el yacimiento (Vilette, 1983, 1999; Fontana, 2003, 2004). Un caso similar se constata en La Vache (Laroulandie, 2000, 2005a). En Mas d'Azil, la explotación de huesos de ave de tamaño grande son usados para hacer tubos y agujas (Vilette, 1983, 1999). En Italia, también existen múltiples ejemplos. Uno de ellos es el de Grotta del Santuario della Madonna de Praia a Mare, donde se documenta el procesado de aves, liebres y recursos marinos y, en período Mesolítico, de tortuga (Gala y Tagliacozzo, 2004; Fiore et al., 2004). En Grotta Romanelli también existen evidencias de procesado de aves y liebre, así como algunos restos de tortuga puntuales (Tagliacozzo y Fiore, 1998; Fiore, 2003). En Arene Candide y Grotta Polesini, la presencia de liebre es importante, aunque sus evidencias de explotación son menores (Radmilli, 1974; Alhaique 1995; Cassoli y Tagliacozzo, 1995). En la Península Ibérica, la explotación de lepóridos es extensa y especialmente evidente en la región levantina. Una explotación más intensiva de conejos puede ya observarse en el nivel de Auriñaciense evolucionado de l'Arbreda (nivel G), donde, a diferencia de sus niveles musterienses (Lloveras et al., 2010), el conejo es aportado por humanos. Así lo indican evidencias de actividad antropogénica tales como marcas de corte (0,4% del conjunto) o un porcentaje elevado de cilindros diafisarios y cremaciones (Lloveras et al.,

2016b). Avanzando en el tiempo, otros yacimientos presentan un extenso aprovechamiento de lepóridos, como la Balma del Gai (Estrada et al., 2011), Molí del Salt (Vaquero, 2004a; Allué et al., 2010), la Font Voltada (Mir y Freixas, 1993), Tossal de Dalt de la Roca (Cacho et al., 1995), Santa Maira (Morales, 2013), Cendres (Pérez Ripoll, 2004; Real, 2013), los niveles superiores de Cueva Beneito (Iturbe et al., 1993; Martínez Valle, 1996), entre muchos otros casos. En la zona portuguesa de la Península tenemos otros yacimientos como los niveles superiores de Caldeirão (Lloveras et al., 2011a), Picareiro (Hockett y Bicho, 2000), Vale Boi (Manne y Bicho, 2009; Manne et al., 2012) o Lapa do Anecrial (Brugal, 2006). En todos ellos, el consumo de lepóridos es importante y, en el caso de Vale Boi, la explotación de recursos marinos también ha sido documentada. No obstante, y a pesar de los numerosos ejemplos de explotación de pequeños animales en periodos más recientes, los yacimientos conservados y estudiados se consideran relativamente escasos, especialmente en algunas regiones de la Península Ibérica, como el noreste. Esto se debe a la escasez de yacimientos en complejos cársticos y una predisponibilidad por los asentamientos al aire libre. La erosión y los procesos post-deposicionales a los que estos se someten son más agresivos en estos lugares, lo cual dificulta la preservación de sus conjuntos y, especialmente de la fauna (e.g., Nadal, 1998). La baja preservación ósea, hace que los conjuntos arqueológicos correspondientes a estos momentos pierdan interés, haciendo que estos lugares acaben estudiándose en profundidad desde un punto de vista de la cultura material (tecnología, arte, etc.).

Como se ha podido ver en la mayoría de contextos arqueológicos mencionados previos al Paleolítico Superior, los aportes de pequeñas presas suelen ser fruto de aportes mixtos, donde la actividad humana se mezcla con aquella mayoritaria producida por carnívoros (Tabla 1). Este es el escenario más común. En el Paleolítico Superior, el número de yacimientos con procesamiento de pequeñas presas no sólo aumentan en número, sino en frecuencias de explotación. Hay quien vincula este cambio a una variación en los patrones de asentamiento en el territorio y una mayor estabilidad de ocupación (e.g., Villaverde et al., 1996). No obstante, es necesario profundizar en las condiciones que determinan la representatividad de *small prey* en el registro así como los factores que determinan su obtención. Entender la evolución paisajística y faunística de cada escenario será básico para comprender los cambios visualizados en el registro arqueológico. La propia aparición y/o extinción de especies puede influenciar de manera evidente en el espectro fósil del que dispondremos (ver apartado 2.2. [e.g., Lorenzen et al., 2011]).

Yacimiento	Datación/MIS	Taxón	Origen acumulación	Referencia
Sima del Elefante	c. 1 Ma	Aves	Antrópico (puntual) Rapaces diurnas y nocturnas (principal) Mamíferos carnívoros (puntual) Muerte natural (puntual)	Huguet, 2007; Núñez-Lahuerta et al., 2016
		Leporidae	Antrópico (puntual) Rapaces diurnas y nocturnas (principal) Mamíferos carnívoros (puntual)	Huguet, 2007
		<i>Testudo/Emys</i>	Antrópico	Blasco et al., 2011
Arago	MIS 14-12	<i>Castor</i>	Antrópico	Lebreton et al., 2016
		Leporidae	Búho real (principal) ¿Antrópico? (puntual)	Desclaux, 1992
		Aves	Rapaz especializada	Desclaux, 1992
Terra Amata C1b	MIS 11	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (principal)	Guenouni, 2001
Orgnac 3	MIS 9-7	<i>O. cuniculus</i>	¿Antrópico? (puntual) Mamíferos carnívoros y rapaces nocturnas (principal)	Guenouni, 2001
Cova del Bolomor	MIS 9-5e	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (principal) Rapaces nocturnas (puntual)	Sanchis y Fernández Peris, 2008; Sanchis, 2012; Blasco, 2011; Blasco y Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013
		Aves	Antrópico (principal)	Blasco, 2011; Blasco y Fernández Peris, 2009 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013
		<i>T. hermanni</i>	Antrópico (principal)	Blasco, 2008, 2011; Blasco y Fernández Peris 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013
Gran Dolina, TD10-1	MIS 9	<i>Oryctolagus</i> sp.	Antrópico (principal) Mamíferos carnívoros y rapaces nocturnas (puntual)	Blasco, 2011; Blasco et al., 2013; Rodríguez-Hidalgo, 2015
		Aves	Antrópico (puntual) Mamíferos carnívoros y rapaces nocturnas	Blasco, 2011; Blasco et al., 2013; Rodríguez-Hidalgo, 2015
Payre	MIS 8-4	Aves y peces	Antrópico (evidencia indirecta)	Hardy y Moncel., 2011

Capítulo 2. Marco teórico

Yacimiento	Datación/MIS	Taxón	Origen acumulación	Referencia
Lazaret	MIS 6	<i>O. cuniculus</i>	Rapaces nocturnas (principal) Mamíferos carnívoros y rapaces diurnas (puntual) ¿Antrópico? (puntual)	Guennouni, 2001
		Aves	Antrópico (puntual) Rapaces nocturnas (principal)	Roger, 2004; Lumley et al., 2004
Adaouste	MIS 5	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (puntual) Mustélido (principal)	Defleur et al., 1994
		Aves	-	Defleur et al., 1994
Regourdou	MIS 5-3	<i>Lepus</i>	Muerte natural (principal) Mamíferos carnívoros (puntual)	Pelletier et al., 2015
		<i>O. cuniculus</i>	Muerte natural atricional	Pelletier et al., 2015
Valdegoba	MIS 5	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (puntual)	Díez, 2006
		Aves	Antrópico (puntual)	Díez, 2006
Cueva Corazón	MIS 5	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico	Yravedra et al., 2013
Maltravieso- Sala de los Huesos	MIS 5	Leporidae	Rapaces nocturnas (principal) Mamíferos carnívoros (secundarios) Antrópico (puntual)	Rodríguez-Hidalgo, 2008
		Testudo	Antrópico (puntual)	Rodríguez-Hidalgo, 2008
Figueira Brava	MIS 5	Aves	Antrópico (principal)	Nabais y Pimenta, 2015
Grotta Maggiore di San Bernardino	MIS 5-3	<i>Castor</i>	Antrópico	Fiore et al., 2004
		Aves	¿Antrópico?	Fiore et al., 2004
		<i>Lepus</i>	-	Fiore et al., 2004
Krapina	MIS 5e	Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Radovic et al., 2015
Baume de Gigny	Pal. Medio	Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Mourer-Chauviré, 1989
Les Canalettes	MIS 5-4	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (nivel 4)	Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012
			Muerte natural (niveles 3 y 2)	Patou-Mathis, 1993; Cochard et al., 2012

Yacimiento	Datación/MIS	Taxón	Origen acumulación	Referencia
Pêch de l'Azé IV-I	MIS 5-3	<i>Castor</i>	Antrópico (puntual)	Dibble et al., 2009
		Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?) Rapaces nocturnas (principal)	Soressi et al., 2008; Dibble et al., 2009
Combe-Grenal	MIS 5b-3	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (puntual)	Chase, 1986
		Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Morin y Laroulandie, 2012
Abri du Maras	MIS 4	<i>Lepus</i>	Antrópico (puntual+evidencia indirecta)	Hardy et al., 2013
		Aves	Antrópico (evidencia indirecta)	Hardy et al., 2013
Pié Lombard	MIS 4	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (puntual)	Gerber, 1973
Salpêtre de Pompignan	MIS 4/3	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (puntual)	Gerber, 1973
Grotte d'Arma delle Manie	MIS 4-3	<i>O. cuniculus</i>	Rapaz diurna (principal, mamífero carnívoro (secundario))	Guennouni, 2001
La Crouzade	MIS 3	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico (puntual)	Gerber, 1973
Mandrin	MIS 3	<i>Lepus</i> sp.	Antrópico (puntual)	Romandini et al., 2014
		Aves	Rapaz (principal)	Romandini et al., 2014
		Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Romandini et al., 2014
Rio Secco	MIS 3	Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Romandini et al., 2014
Fumane	MIS 3	Aves	Antrópico (principal)	Fiore et al., 2016
		Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Fiore et al., 2004; Peresani et al., 2011; Romandini et al., 2016
Les Fieux	MIS 3	Phasianidae	Rapaces nocturnas (principal)	Laroulandie et al., 2016
		Corvidae	Antrópico (puntual)	Laroulandie et al., 2016
		Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Morin y Laroulandie, 2012; Laroulandie et al., 2016
Salzgitter-Lebenstedt	MIS 3	Aves	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Gaudzinski-Windheuser y Niven, 2009
Kolosovskaya	MIS 3	<i>C. corax</i>	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Majkić et al., 2017
Gorham's cave	MIS 3	<i>O. cuniculus</i>	Antrópico	Stringer et al., 2008
		Aves	Antrópico	Blasco et al., 2014, 2016
		Rapaces	Antrópico (puntual ¿simbolismo?)	Finlayson et al., 2012
		Recursos marinos	Antrópico	Stringer et al., 2008
Vanguard cave	MIS 3	Recursos marinos	Antrópico	Stringer et al., 2008

Capítulo 2. Marco teórico

Yacimiento	Datación/MIS	Taxón	Origen acumulación	Referencia
Ibex cave	MIS 3	Leporidae	Mamíferos carnívoros	Fernández-Jalvo y Andrews, 2000; Brown et al., 2012
Le Noisetier	MIS 3	<i>Falco</i> sp.	Antrópico	Morin y Laroulandie, 2012
		Passeriformes	Rapaces nocturnas Muerte natural	Laroulandie, 2010
Grotte de l'Hortus	MIS 3	Leporidae	Rapaces o muerte natural	Jullien, 1964; Pillard, 1972
		Aves	¿Antrópico?	Mourer-Chauviré, 1972
Gabasa	MIS 3	Leporidae	Mamíferos carnívoros (principal) Antrópico (puntual)	Blasco Sancho, 1995
Arbreda	MIS 3	Leporidae	Mamíferos carnívoros (principal) Antrópico (puntual)	Lloveras et al., 2010
Cova Negra	MIS 3	Leporidae	Búho real (principal) Antrópico (puntual)	Martínez Valle, 1996
		Aves	Antrópico (principal)	Martínez Valle, 1996; Martínez Valle et al., 2016
Cueva Benito	MIS 3	Leporidae y Aves	Rapaces nocturnas (principal) Antrópico (puntual)	Iturbe et al., 1993; Martínez Valle, 1996
El Salt	MIS 3	Leporidae	Rapaces (principal) Antrópico (puntual)	Pérez, 2014
		Testudinae	-	Galván et al., 2001
Cueva Antón	MIS 3	<i>O. cuniculus</i>	Rapaces	Sanchis, 2012
Boquete de Zafarraya	MIS 3	<i>O. cuniculus</i>	Mustélidos y aves rapaces (principal) Antrópico (puntual)	Guennouni, 2001; Barroso et al., 2007
Cueva Millán	MIS 3	<i>O. cuniculus</i> y peces	¿Antrópico? (puntual)	Álvarez et al., 1992, Díez et al., 2008
Ermita	MIS 3	Leporidae	Antrópico (puntual)	Yravedra et al., 2007
La Mina	MIS 3	Leporidae	¿Antrópico? (puntual)	Díez et al., 2008
Gruta do Caldeirao	MIS 3	Leporidae	Rapaces nocturnas (principal) Mamíferos carnívoros (principal) ¿Antrópico?	Lloveras et al., 2011a

Tabla 1. Yacimientos del Pleistoceno medio final y Pleistoceno superior con evidencias de pequeñas presas, así como los agentes acumuladores de dichos conjuntos.

3. OBJETIVOS

Las pequeñas presas están presentes en buena parte del registro arqueológico europeo, independientemente de las causas que incentivaron su presencia. No obstante, no siempre han centrado los estudios zooarqueológicos, especialmente si nos remontamos a los periodos más antiguos. En muchas ocasiones, han sido sujetos a estudios preliminares que se han limitado a registrar su presencia en el conjunto, sin llegar a profundizar en otros aspectos, como su posible uso o consumo por parte de humanos, o su papel en la formación del registro arqueológico. De aquí surge la necesidad de profundizar en el estudio de aquellos animales que, a pesar de su tamaño, participan de la formación de las acumulaciones óseas, los cuales nos pueden aportar datos complementarios para dibujar un panorama evolutivo más completo.

Con esta finalidad, en este estudio se han incorporado cinco conjuntos de *small prey* distintos, dispuestos como trabajos independientes en forma de artículos que implican a diferentes yacimientos españoles y franceses: Payre, Abri des Pêcheurs, Grotte des Barasses II, Cova de les Teixoneres y el Molí del Salt. Todos ellos pertenecen a distintos periodos cronológicos, que se enmarcan desde el Pleistoceno medio hasta finales del Pleistoceno superior e inicios del Holoceno.

Al tratarse de una tesis por compendio de artículos, cada una de las publicaciones presentadas pretende resolver unas problemáticas específicas relacionadas con las realidades arqueológicas de cada yacimiento. Sin embargo, al tratarse de conjuntos de *small prey* no estudiados en profundidad hasta el momento, todos los casos de estudio tienen puntos de partida comunes; por lo que los objetivos a abordar en cada caso serán muy similares. Esto ha permitido integrar estas investigaciones y compararlas entre ellas, siguiendo un mismo hilo conductor.

1. Uno de los objetivos principales en todos los estudios aquí presentados es inspeccionar los distintos conjuntos de *small prey* con el objetivo de revelar los posibles agentes causantes de su acumulación, ya sean humanos, mamíferos carnívoros, aves rapaces, u otros fenómenos. Establecer el origen de las distintas acumulaciones presentadas no solo ayudará a vislumbrar las dinámicas de ocupación del yacimiento, sino que también favorecerá la comprensión sobre los procesos de formación del mismo. Asimismo, permitirá definir el papel de los humanos y los carnívoros en los yacimientos arqueológicos estudiados. Este fenómeno únicamente se podrá observar mediante el subsecuente análisis zooarqueológico y tafonómico de los restos recuperados en cada lugar, lo cual permitirá establecer patrones de representación anatómica, de fragmentación de restos y de alteraciones dispuestas sobre éstos. Los resultados podrán ser comparados con los estudios etológicos y experimentaciones ya existentes sobre acumulaciones de pequeñas presas.

Aunque este objetivo es relevante para todos los casos examinados, es motivo de especial atención el ejemplo de Payre, ya que investigaciones preliminares plantearon el procesado de aves en el yacimiento a partir de datos indirectos (Hardy y Moncel, 2011). Por lo tanto, es necesario observar si esta misma tendencia puede verse sustentada por el registro óseo.

2. Una vez determinados los causantes de cada acumulación, igualmente importante será inferir en los patrones de consumo y estrategias de subsistencia por parte de los grupos humanos en el yacimiento, en caso de existir dicho consumo de *small prey*. Esto puede aportar muchos datos nuevos sobre el comportamiento de las poblaciones humanas que habitaban cada lugar y sobre la evolución de las estrategias de obtención de recursos de dichas poblaciones. Además, al tratarse de conjuntos extendidos en un rango temporal amplio, su estudio no sólo va a permitir determinar el papel de las *small prey* en los distintos conjuntos estudiados; sino también observar la existencia de posibles cambios y/o evoluciones en el registro arqueológico, así como ver similitudes y diferencias entre las distintas secuencias, siempre des de un punto de vista diacrónico.

3. Igualmente, el análisis de conjuntos de pequeñas presas aporta muchos datos sobre la ecología del entorno inmediato de un yacimiento. Esto, puesto en común con otros datos ecológicos y arqueológicos disponibles en cada uno de los enclaves estudiados, permitirá esbozar una idea de los paisajes que rodeaban estos espacios y de las especies que cazaban los residentes del lugar. La integración de estas variables permitirá ir un paso más allá y determinar posibles tendencias para la adquisición de recursos de los grupos

humanos. También permitirá ver hasta qué punto son las decisiones humanas o las propias condiciones ambientales las que condicionan un tipo de estrategias cinegéticas u otras. En este sentido, el ambiente parece jugar un papel determinante para la presencia o no de *small prey* en el registro arqueológico, por lo que comprender los datos ambientales va a ser un elemento clave para explicar a qué se deben las distintas realidades arqueológicas en lo que refiere a la explotación de las *small prey*.

Capítulo 3. Objetivos

4. METODOLOGÍA

Para el estudio de los diferentes conjuntos que componen el presente trabajo se han aplicado métodos de análisis basados en la Zooarqueología, siguiendo los planteamientos metodológicos de Binford (1981) y Brain (1981). Aun así, esta disciplina se ha valido a su vez de la Tafonomía como método para comprender la historia de los fósiles estudiados, antes y después de ser enterrados (e.g., Andrews, 1990; Blasco Sancho, 1992; Martínez Moreno, 1993; Lyman, 1994, 2008; Reitz y Wing, 1999). Partiendo de la base que los conjuntos que aquí se presentan conciernen acumulaciones de pequeñas presas (lepóridos y aves), el papel de la Tafonomía adquiere un papel fundamental para poder discriminar procesos y agentes alteradores de los restos fósiles (Higgins, 1999), y a menudo es necesaria la aplicación de la neo-Tafonomía (Hill, 1978). Ésta es una rama de la Tafonomía que estudia procesos tafonómicos en base a la experimentación y/o la observación de conjuntos actuales, con la finalidad de obtener posibles explicaciones e interpretaciones que serán aplicables a conjuntos fósiles (Lyman, 1994).

El presente estudio engloba los restos de lepórido recuperados desde la campaña 2003 hasta 2012 del nivel III de la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona); los restos de ave recuperados en el mismo yacimiento entre 2003 y 2013 (niveles II y III); y los restos de ave de los yacimientos franceses de Payre, Abri des Pêcheurs (años 1995-2011) y Grotte des Barasses II (2011-2013), en sus secuencias completas. Para finalizar, se han incorporado en el estudio los restos de lepórido recuperados a lo largo de toda la secuencia del yacimiento del Molí del Salt (Vimbodí i Poblet, Tarragona), entre las campañas de 1999 a 2015. En el proceso de análisis de los restos (anatómico, taxonómico y de modificaciones estructurales y/o superficiales), los datos fueron integrados en una

base de datos que permitió comparar cuestiones relacionadas con el comportamiento humano y de otros predadores, así como con los procesos de formación del yacimiento.

4.1 Representación anatómica y taxonómica

El primer paso a realizar para el análisis de un conjunto de estas características es saber de qué se compone. Por un lado, conocer los huesos que se ven representados nos ayudará *a posteriori* a hacer recuentos de elementos e individuos. Además, aun sabiendo que el conjunto se compone básicamente de lepóridos y aves, distinguir en la medida de lo posible a qué especie pertenecen los restos nos ayudará a inferir en otros elementos como el tipo de población y ecosistemas existentes en la región durante este período.

Así pues, los restos incluidos en este trabajo se han analizado a nivel anatómico y taxonómico. Para ello, se han seguido distintos atlas de anatomía comparada (Barone, 1976; Schmidt, 1972), además de consultar colecciones osteológicas de referencia propias y del Institut Català de Paleocologia Humana i Evolució Social (IPHES) de Tarragona. Para las identificaciones taxonómicas a nivel de especie, se han utilizado datos publicados por otros investigadores (e.g., Gilbert et al., 1981; Callou, 1997; De Marfà, 2009; Sanchis, 2012; Bochenski y Tomek, 2009).

Los restos de pequeños animales a menudo tienen una tasa de identificación más elevada, debido a su menor fragmentación. Aún así, muchas veces se ha hecho difícil atribuir anatómica o taxonómicamente los restos, por tratarse de pequeños fragmentos que fácilmente pueden confundirse. Por este motivo se ha optado por clasificar los restos no identificados a nivel anatómico por sus características morfológicas, evitando así una mayor pérdida de información y pudiendo hacer una mejor aproximación. Han sido clasificados como (Rosell, 2001; Cáceres, 2002; Huguet, 2007; Saladié, 2009; Fernández-Laso, 2010; Blasco, 2011):

- **Largos.** Se componen por un cilindro diafisario, dos metáfisis y dos epífisis en cada extremo. Poseen una cavidad medular bien desarrollada y corresponder a las extremidades de los animales (a excepción de los carpos y los tarsos). En dicha categoría se incluyeron todos los restos que podrían pertenecer a estilopodios (húmero, fémur), zeugopodios (radio, ulna, tibia/tibiotarso, fibula), metapodios (metacarpo/carpometacarpo y metatarso/tarsometatarso) y acropodios (falanges). En el caso de las aves, los coracoides se incluirían también dentro de este grupo.
- **Planos.** Casi no tienen cavidad medular y pertenecen al llamado esqueleto axial (vértebras y costillas), cráneo (cráneo y mandíbula) y cinturas (escápula y coxal).

- **Articulares.** Compuestos por los basipodios (carpos y tarsos) y patellas. No tienen cavidad medular y están formados por un tejido esponjoso denso y compacto.

Por lo que refiere a la identificación taxonómica, a menudo también es difícil poder clasificar los restos según el taxón al que pertenecen, debido a que no preservan ningún rasgo identificativo. El presente trabajo estudia básicamente restos de animales de pequeño tamaño (lepóridos y aves). Si bien se han podido distinguir distintos taxones dentro de estos grupos, todos se engloban dentro de la categoría de animales de talla muy pequeña (TMP), no superando nunca los 10 kg de peso. Por lo tanto, en el caso de los lepóridos no se ha utilizado ningún criterio para clasificar los elementos no identificados para los distintos taxones que componen esta familia, como sería de esperar en estudios zoológicos de este tipo. En lo que refiere a las aves, aunque los taxones representados en los conjuntos estudiados nunca superan las dimensiones mencionadas, se ha optado por clasificar los restos no identificados taxonómicamente por tallas de peso. Esto es debido a la gran variabilidad de tamaños que se pueden encontrar en los conjuntos arqueológicos estudiados, que hacen necesario una clasificación más precisa que en el caso de los lepóridos. De este modo, se han clasificado las aves no identificadas como:

- **Talla grande (Large-sized aves).** Incluiría aves de peso mayor a 1kg. Englobaría taxones como el gallo lira común (*Tetrao tetrix*) o mayor.
- **Talla mediana (Medium-sized aves).** Incluye los taxones de peso entre 200 gramos y 1 kg, entre el gallo lira común y la codorniz. La perdiz roja (*Alectoris rufa*) sería un ejemplo de taxón incluido en esta talla.
- **Talla pequeña (Small-sized aves).** Incorpora los taxones con un peso menor a 200 gramos, del tamaño de la codorniz (*Coturnix coturnix*) o menor.

La identificación taxonómica de un conjunto óseo puede ser complicada, incluso cuando se ha podido corroborar el elemento anatómico al que pertenece. Una problemática recurrente en los yacimientos arqueológicos es el saber distinguir elementos de taxones que pertenecen a un mismo orden y/o familia (e.g., Artiodactyla, Lagomorpha, Cervidae, Leporidae). En lo que comprende a las *small prey*, la distinción entre taxones que se engloban dentro de una misma familia puede llegar a ser muy sutil y, en numerosas ocasiones, únicamente se pueden identificar con certidumbre aquellos elementos que conservan partes muy específicas para su distinción. Siempre que estos elementos no son visibles o causan confusión, ha sido conveniente clasificar los restos como familias de rango más amplio. En el caso de las aves, la distinción de taxones incluidos dentro de una misma familia puede llegar a ser una tarea mucho más laboriosa, ya que los caracteres distintivos entre taxones no siempre dependen de criterios morfológicos sino de valores

métricos. Seguidamente se plantean algunos caracteres distintivos para la discriminación entre conejo común (*Oryctolagus cuniculus*) y distintas especies de liebre (*Lepus* sp.), así como los criterios de distinción entre aves.

4.1.1 Determinación taxonómica de lepóridos

Los lepóridos (conejos y liebres) son una de las dos familias que componen el orden de los lagomorfos, junto con los octónidos (pikas). Dicho orden se compone por un total de 80 especies y 12 géneros (Dawson, 1967; De Marfà, 2006) que están distribuidos por todo el mundo, excepto Antártida y Madagascar (Dawson, 1967). En Europa occidental, actualmente no existe ninguna especie de octónido. Únicamente se documenta la presencia de la familia de los lepóridos (De Marfà, 2009). Entre ellos destacan la especie *Oryctolagus cuniculus* y varios miembros del género *Lepus*.

Los lagomorfos destacan por su elevada tasa de reproducción y dispersión. Esto hace que su flujo genético sea muy rápido y acusado, creando una baja diversidad dentro de cada especie (Dawson, 1967; De Marfà, 2006, 2009; Sanchis, 2012). En la actualidad, existe tan solo una especie dentro del género de los conejos (*Oryctolagus cuniculus*). Según los criterios de cada autor, se considera que hay alrededor de 30 especies dentro del género *Lepus*. En la actualidad, en Europa se constata la presencia de *Lepus europaeus*, *Lepus timidus*, *Lepus castroviejo* y *Lepus granatensis*. En la Península Ibérica existen tres especies de liebre (*Lepus europaeus*, *Lepus granatensis* y *Lepus castroviejo*). Las dos últimas tienen un rango de expansión limitado dentro de la Península Ibérica, mientras que la liebre europea es una especie común en el norte peninsular, buena parte de Europa y el suroeste de Asia. Como se verá más adelante, los conjuntos de lepóridos estudiados en la presente tesis se sitúan en el noreste peninsular. La única especie existente en esta región en la actualidad es la liebre europea (*Lepus europaeus*). No obstante, y debido a la dificultad de distinguir entre los taxones englobados dentro del género *Lepus*, todos los restos de liebre identificados en los conjuntos estudiados han sido clasificados como *Lepus* sp..

Aunque unos son más distintivos que otros, conejos y liebres tienen caracteres comunes que caben destacar (Decheseaux, 1952). Al tratarse de animales con una dieta herbívora, la dentición tanto de conejos como liebres se compone por dos pares de incisivos superiores y un par de inferiores que se insertan en el hueso del maxilar o mandíbula, respectivamente. Un diastema les separa del resto de premolares y molares. Los dientes son de crecimiento continuo para poder roer y morder. Las series dentarias superior e inferior no coinciden de manera oclusal por ser las mandíbulas de menor ancho y realizar un movimiento transversal que permite la masticación (De Marfà, 2006).

El cráneo destaca por un frontal con apófisis orbitaria reducida, el parietal de forma cuadrangular y crestas laterales. Los arcos zigomáticos son aplanados lateralmente y el nasal tiene contacto por el borde externo con la apófisis del pre-maxilar. Los bulbos timpánicos están bien desarrollados.

En lo que refiere al esqueleto postcraneal, los lepóridos destacan por su locomoción plantígrada y adaptada a la carrera. Es por esto que los metápodos son largos, con cinco dedos en la extremidad anterior y cuatro en la posterior. El radio y la ulna, a diferencia de otras especies de mamíferos, están separados en los lepóridos. Aun así, se enlazan entre sí. Por lo contrario, tibia y fíbula están unidas por la parte distal, uniéndose unos milímetros más abajo del foramen nutricio de la diáfisis. Las extremidades posteriores están bien desarrolladas.

Con la finalidad de distinguir entre el género *Lepus* y el conejo común en los conjuntos estudiados, se han seguido los criterios de identificación establecidos por Callou (1997) y López Martínez (1989), incorporando a su vez modificaciones posteriormente realizadas por De Marfà (2006, 2009) y Sanchis (2012). Estos parámetros permiten distinguir conejo y liebre a nivel osteológico en numerosos elementos anatómicos. La Tabla 1 y la Figura 1, muestran los criterios distintivos de ambos géneros (*Oryctolagus* y *Lepus*), con la finalidad de identificar su presencia en el conjunto.

Elemento	Cara	Parte esquelética	Carácter	Conejo	Liebre
Occipital	D	Protuberancia occipital externa	Restringida	X	
			Ancha		X
	V	Crestas nucales de la protuberancia occipital externa.	Presentes		X
			Ausentes	X	
Interparietal	D		Presente	X	
			Ausente		X
Parietal	D	Borde medial-caudal	Convexo		X
			Cóncavo	X	
Frontal	D	Borde latero-caudal	Rectilíneo		X
			Cóncavo	X	
		Proceso zigomático	Ancho y divergente		X
			Estrecho	X	
		Escotadura supra orbital rostral	Ancha		X
			Estrecha	X	
Nasal	D		Largo y estrecho	X	
			Ancho y corto		X
Esfenoide	V	Cresta esfenoidal	Presente	X	
			Ausente		X
Palatino	V	Obertura gutural de la cavidad nasal (coanas)	Estrechadas	X	
			Anchas		X
Maxilar	V	Proceso palatino	Estrecho y largo >1	X	
			Ancho y corto <1		X

Elemento	Cara	Parte esquelética	Carácter	Conejo	Liebre
Temporal	L	Proceso mastoideo	Largo	X	
			Corto		X
		Proceso occipital	Largo	X	
			Estrecho		X
		Proceso muscular	Sin punta	X	
Con punta			X		
Zigomático	L	Proceso temporal	Largo	X	
			Corto		X
		Tubérculo facial	Desarrollado	X	
			Poco desarrollado		X
		Proceso frontal	Rectilíneo		X
No rectilíneo	X				
Nasal/ Incisivo	L	Escotadura	Presente		X
			Ausente	X	
Hemiman- díbulas	L	Diastema	Largo y estrecho	X	
			Corto y ancho		X
		Foramen mentoniano	Grande, redondeado y próximo a la serie molar	X	
			Pequeño, alargado y alejado de la serie molar		X
Dentición	O	Incisivo superior	Lóbulo anterior saliente y redondeado	X	
			Lóbulo anterior saliente y anguloso		X
		P ₃ inferior	Anteracónidos idéntico	X	
			Anteracónidos asimétricos		X
Escápula	L	Acromion	Proceso hamatus largo y en punta	X	
			Corto y sin punta		X
	V	Entre la cavidad glenoidea y el proceso coracoide	Sin superficie articular	X	
			Con superficie articular		X
Húmero	Cr	Surco intertubercular	Decrece distalmente	X	
			De anchura constante		X
	L	Tubérculo mayor	Parte caudal saliente	X	
			No saliente		X
	L	Proceso deltoideo	Sobrepasa 1/3 de la longitud del hueso	X	
			No sobrepasa 1/3		X
	Cr/M	Tubérculo medial de la tróclea	Saliente	X	
			Romo		X
Cr	Posición tubérculo medial	Al mismo nivel que el <i>tuberculum</i>		X	
		Más distal que el <i>tuberculum</i>	X		
Radio	M	Diáfisis	Curvada cráneo-medialmente	X	
			Rectilínea		X
	P	Forma de la línea que va desde la incisura hasta la punta lateral del borde caudal	Convexa		X
			Rectilínea o cóncava	X	
	Cr	Extremidad distal de la diáfisis	Surcos muy profundos y separados por crestas marcadas	X	

Elemento	Cara	Parte esquelética	Carácter	Conejo	Liebre
			Surcos poco profundos		X
Ulna	Cr	Diáfisis	Anchura constante	X	
			Decreciente de proximal a distal		X
	Cr	Tuberosidad oleocraneana	Cresta lateral inferior a la cresta medial	X	
			Cresta lateral y medial del mismo tamaño		X
	Cr	Extremidad distal de la diáfisis	Triangular	X	
Con canal lateral				X	
Coxal	L	Forma ala ilíaca	Ángulo derecho redondeado		X
			Faldón cortado	X	
	L	Forma foramen nutricio	Pequeño y estrecho	X	
			Abierto		X
	L	Posición foramen nutricio respecto la espina ilíaca ventral-caudal	Cercano	X	
			Alejado cranealmente		X
	L	Eminencia ilio-púbica	Punta única		X
			Punta bífida	X	
M	Proceso auricular	Simétrico	X		
		Asimétrico		X	
Fémur	Cr	Cuello	Corto	X	
			Alargado y margen proximal rectilíneo		X
	Cr	Superficie cráneo-medial gran trocánter	Línea intertrocantérica		
			Línea ausente		X
	M	Posición del foramen nutricio	Netamente por debajo (c.1cm)	X	
			Justo por debajo del pequeño trocánter		X
Cr	Tróclea distal	Dos labios iguales	X		
		Labio medial más corto		X	
Tibia	Cd	Eminencia intercoidal	Tubérculos prominentes		X
			Poco prominentes	X	
	L	Borde lateral de la tuberosidad y la cresta	Arista viva continua	X	
			Ausente		X
	Cr	Diáfisis por encima de la epífisis distal	Depresión	X	
			Sin depresión		X
	L	Posición del maléolo lateral	Distal	X	
			Proximal		X
Cd	Borde distal	Línea redondeada regularmente	X		
		Línea con resalte		X	
Fíbula	Cr/L	Superficie cráneo-lateral	Plana	X	
			Arista viva		X
Astrágalo	Cr	Tróclea	Cuadrada		X
			Rectangular	X	

Tabla 1. Caracteres osteológicos para la distinción entre conejo y liebre, según Callou (1997) y López Martínez (1989). Adaptado por De Marfà (2006, 2009) y Sanchis (2012). Cr: craneal; Cd: caudal; D: dorsal; V: ventral; L: lateral; M: medial; O: oclusal.

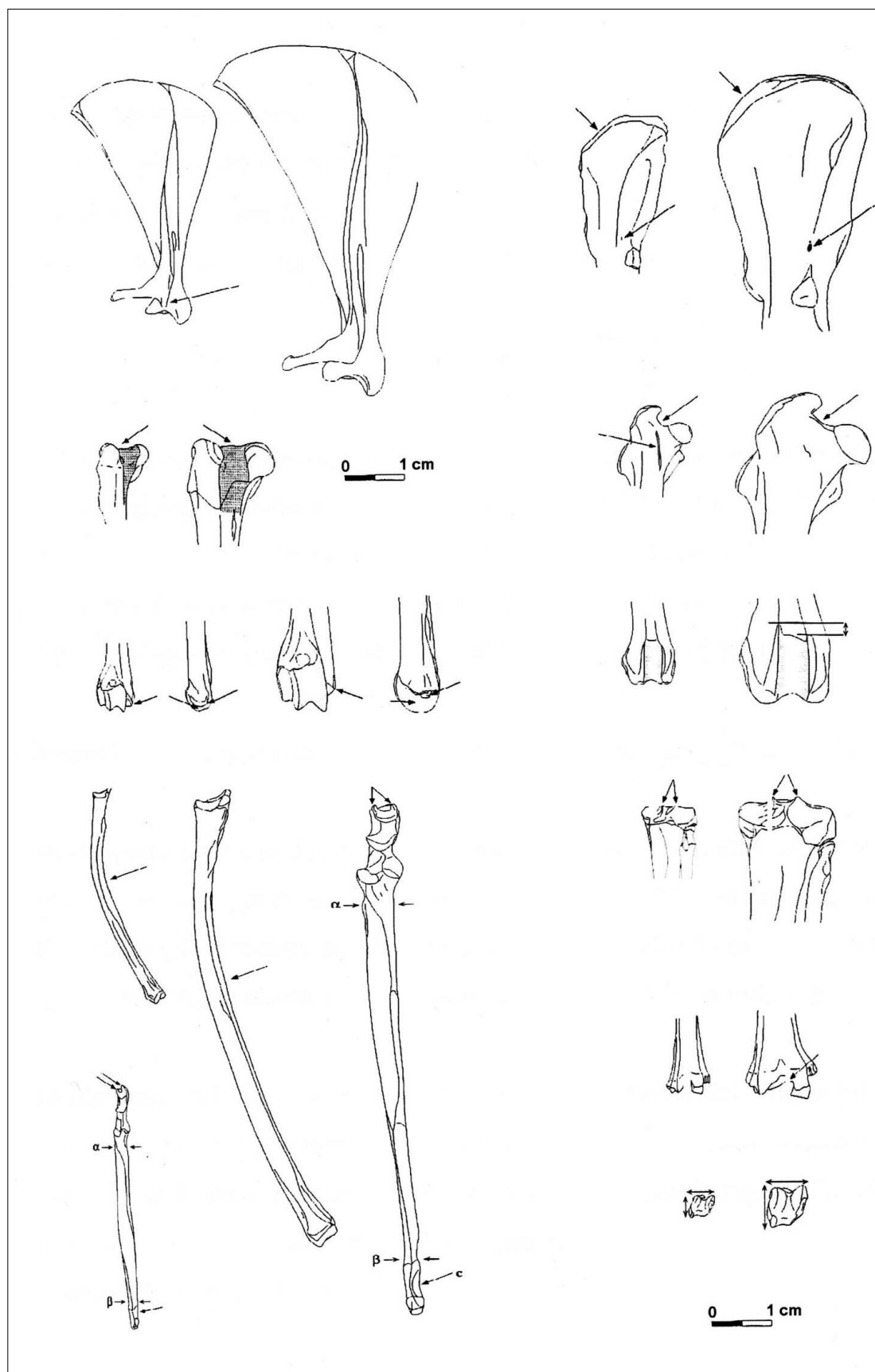


Figura 1. Ficha comparativa de elementos esqueléticos distintivos entre conejo (elemento izquierdo) y liebre (elemento derecho). Extraído de Callou (1997) y modificado por Sanchis (2012).

4.1.2 Determinación taxonómica de aves

Las aves son un grupo de animales que se distinguen de otra fauna no únicamente por su apariencia externa, sino también por sus características osteológicas. Para poder familiarizarse con este tipo de anatomía, es conveniente recurrir a obras como la de Baumel (1979), la cual permite hacerse una idea previa de su estructura. De entrada, a diferencia de los mamíferos, son animales que carecen de dientes y, en su lugar, tienen un pico. Por otro lado, son animales con un esqueleto adaptado al vuelo. Por eso su esqueleto se distinguirá por tener un peso ligero. Para conseguirlo, un punto clave es tener huesos huecos y pneumatizados (Serjeantson, 2009). Esta característica también hace que los huesos de ave sean más frágiles y susceptibles de romperse. Al seccionar un hueso de ave, las diferencias observables respecto a los mamíferos se caracterizan por cavidades medulares vacías, con paredes finas y menos compactas, además de carecer de tejido esponjoso. Otro elemento distintivo del esqueleto de un ave es la fusión de algunas partes esqueléticas. Otros huesos pueden variar en morfología, tamaño y número en función de la especie. En general, las aves tienen una caja torácica con el esternón muy desarrollado y las clavículas fusionadas. Esto da fortaleza a la caja torácica y permite un mejor anclaje de los músculos pectorales, más desarrollados entre las aves voladoras (Serjeantson, 2009). De lo contrario, las escápulas reducen su superficie y son fácilmente confundibles con costillas para alguien no familiarizado con este tipo de huesos. El número de vértebras cervicales suele ser más numeroso - según la especie - que en otros animales.

Como se intuía previamente, aunque todas las aves tienen características comunes, la morfología de algunos de sus huesos variará en función de su etología. Por todo esto es necesario recurrir a la consulta de atlas específicos y colecciones de referencia para su determinación taxonómica. No obstante, dentro de un mismo rango taxonómico (orden y/o familia), los caracteres distintivos entre dos especies pueden llegar a ser muy sutiles y a menudo es complicado, sino imposible hacer una identificación precisa de los restos. Si los huesos están completos o parcialmente completos, los parámetros métricos serán los que finalmente y, en combinación con los morfológicos, ayudarán a determinar una especie.

Para las determinaciones taxonómicas incluidas dentro del presente trabajo se utilizaron los trabajos de osteología de aves de Gilbert et al. (1985), Cohen y Serjeantson (1996) y Bochenski y Tomek (2009) para realizar una determinación preliminar. Estos manuales - especialmente los dos primeros - son útiles para su aplicación a conjuntos arqueológicos, ya que están dirigidos a cumplir esta función. Con ello se pudieron identificar los restos a nivel de género y/o familia. Posteriormente, se recurrió a atlas específicos que

permitieron distinciones taxonómicas más acotadas. Para la determinación de taxones incluidos dentro del orden de los Galliformes, se usaron los trabajos de Erbersdobler (1968), Kraft (1972) y Tomek y Bochenski (2009). Woelfle (1967) fue utilizado para los Anseriformes; Fick (1974) y Tomek y Bochenski (2009) para los Columbiformes; y Bochenski (1994) para los Podicipediformes. En el caso de los Passeriformes, son muchas las especies que se engloban dentro de este orden y muy pocos los atlas que permitan hacer una determinación precisa. A todo esto, hay que añadir la dificultad que supone el tamaño de la mayoría de taxones que componen este rango. Se trata de animales muy pequeños, en los cuales no siempre es fácil observar sus caracteres distintivos. Los córvidos, que son entre los Passeriformes los taxones de mayor tamaño, son los que se identifican con mayor éxito. Para su distinción se utilizó la obra de Tomek y Bochenski (2000). En el caso de Passeriformes de menor tamaño, se recurrió a los trabajos de Janossy (1983) y Moreno (1985). A pesar de ello, gran parte de los restos de pequeños Passeriformes no ha podido ser determinado a nivel de especie, dejándose el rango de orden o familia como categoría taxonómica.

4.1.3 Edad de muerte y sexo de los individuos

4.1.3.1 Los lepóridos

El establecimiento de la edad y el sexo de los individuos es un dato que ayuda a inferir en el tipo de acceso que se tuvo a las presas estudiadas, así como su modo de adquisición, una vez se hayan realizado los recuentos pertinentes (e.g., Jones, 2006).

En Zooarqueología, el método utilizado para la estimación de la edad de los individuos se basa en el grado de epifisación de los huesos, en el grado de osificación de su tejido cortical y, especialmente, en los patrones de crecimiento dental. En lepóridos, la dentición no aporta información clara respecto la edad de los individuos, ya que estos tienen dientes de crecimiento continuo y únicamente aportan datos cuando aún se están desarrollando, durante los primeros meses de vida. Por lo tanto, sólo es posible estimar la edad a partir del grado de osificación y epifisación ósea. Se han distinguido edades siguiendo el siguiente criterio indicado en la Tabla 2 (Cochard, 2004a; Jones, 2006), creando distintas categorías en función de la epifisación de huesos largos: neonato (menos de 3 meses), infantil (3 a 5 meses), juvenil (5 a 9 meses) y adultos (más de 9/10 meses).

En relación al sexo de los individuos, se ha considerado oportuno hacer distinciones entre machos y hembras en la medida de lo posible. Para hacerlo se midieron las epífisis distales de los húmeros recuperados, únicamente de individuos adultos. La anchura y la longitud del diastema mandibular fueron medidos con la misma finalidad, siempre siguiendo los

criterios descritos por Jones (2006). Estas medidas fueron posteriormente plasmadas en un gráfico de dispersión para poder observar si había una selección de presas según su sexo. No obstante, recientemente los estudios de Jones para la determinación del género en conejos han sido criticados. Pelletier y sus colegas publicaron recientemente un estudio sobre el conjunto de lepóridos en el yacimiento francés de Le Regourdou (Pelletier, et al., 2015). En él hacen mención a su intento de replicar las mediciones hechas por Jones de los conejos del Muséum National d'Histoire Naturelle de París que ella misma estudió, sin llegar a los mismos resultados. Fruto de esto concluyeron que el método de Jones no se cumplía de forma sistemática, y que otras variables, como la forma de medición, podía influir en los resultados. Pelletier (com. pers.) menciona la posibilidad de obtener resultados satisfactorios mediante la medición de las pelvis, pero no existen aún estudios que lo puedan confirmar o que mencionen un método preciso para realizarlo.

	Partes articulares
Ninguna parte fusionada (>3 meses)	-
Fusión primeriza (ca. 3 meses)	Húmero distal Radio proximal
Fusión mediana (ca. 5 meses)	Ulna proximal Fémur proximal Tibia distal
Fusión tardía (de 9 a 10 meses)	Húmero proximal Radio distal Fémur distal Tibia proximal Ulna distal

Tabla 2. Grado de osificación de las epífisis en huesos de lepórido. Extraído de Gardeisen y Valenzuela (2004) y de Jones (2006).

Por lo que refiere a la estacionalidad, se pueden hacer aproximaciones sobre el momento de ocupación de un yacimiento basándose en los individuos infantiles. A pesar de todo, la información que aportan los lepóridos no va a permitir aportar datos precisos, ya que tanto conejos como liebres son especies que se reproducen durante todo el año, si bien hay dos picos de reproducción (Hockett y Bicho, 2000): noviembre y junio en los conejos; y febrero-abril y junio en las liebres.

4.1.3.2 Las aves

Las aves pueden aportar mucha información sobre el tipo de ocupación de un yacimiento, así como del entorno de éste, debido al carácter migratorio por parte de algunas de ellas y por otros indicadores como la etapa de puesta de huevos.

El crecimiento óseo de las aves funciona de manera distinta a los mamíferos. A diferencia de éstos, las aves inician la osificación de sus tejidos en la zona de la diáfisis y carecen de

epífisis durante su etapa inmadura. Ésta se va formando a medida que el animal se hace adulto. A todo esto hay que añadir la dificultad que pueden existir variaciones en el crecimiento según la especie de pájaro analizada, con lo cual es difícil hacer estimaciones precisas. Algunos autores han intentado estimar la edad de especies de ave concretas (e.g., Baumel et al., 1993; Serjeantson, 2002) pero coinciden en corroborar la dificultad de establecer un rango de edades para las aves. Hargrave (1970) hizo una estimación de la evolución de los guacamayos en función de su crecimiento óseo, determinando hasta 7 etapas de edad. Del mismo modo, Lefèvre y Pasquet (1994) estudiaron la edad de los coromanes y de los patos, llegando a la conclusión que únicamente se podía distinguir con claridad un individuo adulto de uno de hasta dos meses de edad, debido al aspecto poroso de sus huesos. A causa de las complicaciones a la hora de determinar la edad en las distintas especies de ave, sumado a la diversidad de crecimiento de éstas, se optó por diferenciar únicamente entre individuos inmaduros y adultos, basándose en los criterios de porosidad ósea anteriormente mencionados (Figura 2).



Figura 2. Hueso de *Columba livia* inmaduro (izquierda) junto a uno de individuo adulto (derecha). Foto: Colección de referencia IPHES (Sioba Grande) y Bochenski y Tomek (2009).

En el caso de la determinación del sexo en las aves, los estudios métricos pueden ser de gran ayuda. Los atlas específicos anteriormente mencionados para la realización de identificaciones taxonómicas (e.g., Erbersdobler, 1968; Woelfle 1967; Kraft 1972; Fick 1974; Bochenski 1994; Tomek y Bochenski, 2000) disponen también de rangos métricos para la distinción entre ambos sexos. No obstante, dichos valores a menudo se solapan y hay que hacer uso de otras técnicas para su distinción, en la medida que el registro lo permita.

Un carácter distintivo entre algunos Galliformes es el desarrollo de un espolón óseo, similar a una garra, en los tarsometatarsos de los machos (Figura 3). Este carácter puede no estar presente, por lo que su ausencia no se puede relacionar directamente con el sexo femenino. Además, aunque en menor grado y menores dimensiones, algunas hembras pueden presentar espolones similares a los de los machos (Gilbert et al., 1981).

Otro elemento distintivo del sexo de las aves puede ser la presencia del hueso medular. Éste se define como acumulaciones de fosfato de calcio presentes en el interior de los huesos antes de la puesta de los huevos. Funciona como una reserva mineral de las hembras para la posterior formación de las cáscaras de los huevos (Lentacker y Van Neer, 1996; Serjeantson, 2009). Suele ser menos denso que el hueso normal (Figura 4). El hueso medular es principalmente visible en el fémur y el tibiotarso, aunque puede estar presente en otros elementos. El período de formación de este tejido puede variar según el taxón. Sin embargo, los estudios desarrollados sobre el crecimiento del hueso medular siguen siendo escasos. Los estudios más completos que se conocen son los hechos en la gallina, dónde el hueso medular se forma quince días antes de hacer la primera puesta (Driver, 1982).

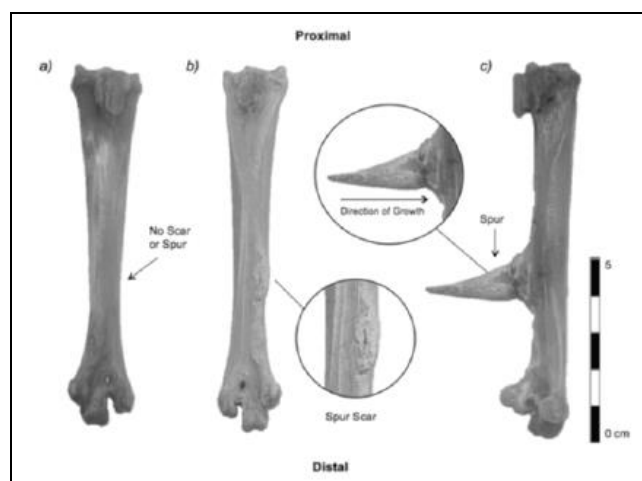


Figura 3. Desarrollo del espolón en gallo doméstico: sin espolón (a), con espolón poco pronunciado (b) y espolón muy desarrollado. Fuente: Doherty (2013: 86).

La presencia de hueso medular no únicamente proporciona datos respecto el sexo del individuo, sino que puede aportar información sobre la estacionalidad de ocupación de un yacimiento. La presencia de este tejido en huesos encontrados en un yacimiento indica que la hembra murió a inicios de su época de puesta. Si ésta es conocida, permite hacer una aproximación sobre la época de deposición, aunque en muchos casos sea de manera aproximada.

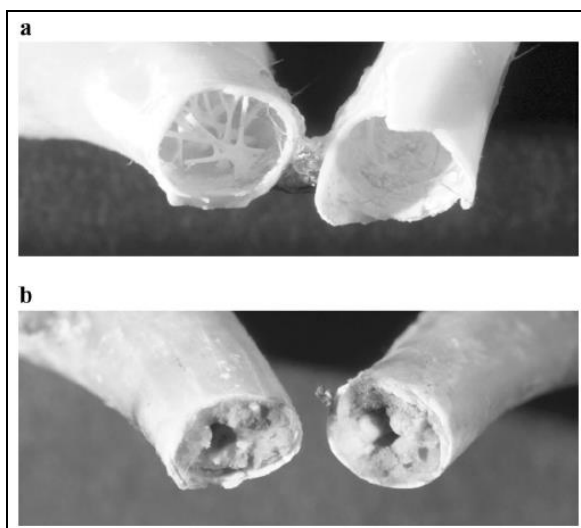


Figura 4. Húmeros de gallina donde se observa la pneumatización de la cavidad interna típica de huesos de ave (a) y con la cavidad llena de hueso medular. Figura extraída de Whitehead (2004: 197).

4.2 Cuantificación del registro

La cuantificación de restos de un conjunto es útil para contabilizar los especímenes que contiene la muestra y ver si dentro de ella hay sesgos en algunas partes esqueléticas. Existen numerosas técnicas de cuantificación de un conjunto faunístico, y cada índice aporta una información específica que permite organizar y estudiar el registro a distintos niveles. Los utilizados en este trabajo son el Número Mínimo de Especímenes Identificados (NISP), el Número Mínimo de Elementos (NME), y el Número Mínimo de Individuos (NMI). Estas cuantificaciones parten del Número de Restos (NR), que, correspondería a la totalidad de restos del conjunto analizado.

El **NISP** contabiliza todos los fragmentos óseos y dentales identificados a nivel taxonómico de un conjunto. Podría ser concebido como una variación del NR, cuando se trata de conjuntos en los que se analiza un taxón concreto. El **NME** es el número mínimo de partes anatómicas que se pueden individualizar dentro de un conjunto. Permite evaluar la representación esquelética en un yacimiento y facilita el establecimiento del NMI. Se calcula mediante las porciones y las caras representadas de cada parte anatómica (Figura 5).

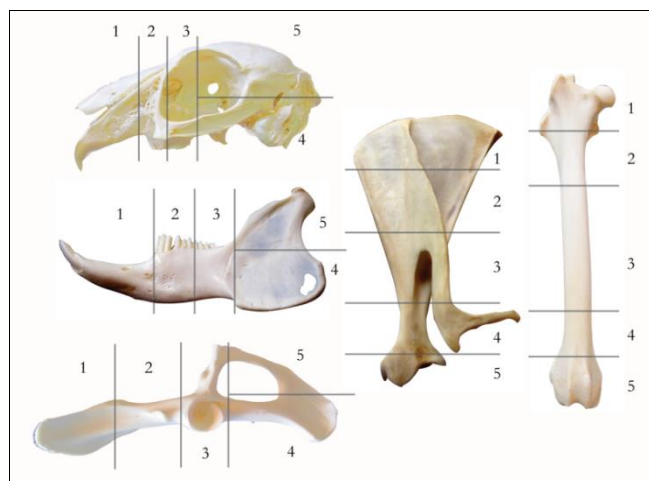


Figura 5. Esquema de porciones en huesos largos y planos.

Cada hueso se divide en porciones concretas, numeradas de la más cercana a la boca hasta la más alejada, siguiendo los criterios de definición anatómica descritos desde la Paleontología. Cada hueso está, a su vez, compuesto por cuatro caras, que componen en conjunto el elemento anatómico y permiten su identificación con mayor nivel de precisión (Schmidt, 1972):

- 1- Anterior, craneal o dorsal.
- 2- Posterior, caudal o palmar/plantar.
- 3- Exterior o lateral.
- 4- Interior o medial.

En el caso de los huesos no identificados en que es imposible distinguir la/s cara/s preservada/s, éstas se numeran contando el número de caras preservadas, indistintamente de su nombre. Por lo que refiere al **NMI**, éste permite calcular el número de individuos que forman el conjunto (Lie, 1980). Es un indicador que nos aproxima a la realidad, al estimar un número mínimo. Para calcularlo se utiliza la repetición de partes anatómicas, teniendo en cuenta el lado que ocupa el hueso en el esqueleto (izquierdo o derecho), así como la edad de los individuos y el sexo, si se pudiera reconocer. En este trabajo se utilizaron distintas partes anatómicas para precisar el NMI, tomando como referencia las que tenían un mayor NME.

4.3 Integridad de la muestra

La representación anatómica que tiene un animal en un yacimiento arqueológico puede variar respecto las partes del cuerpo que tiene en origen. Esto puede deberse al transporte diferencial de sus predadores al yacimiento o a la destrucción y/o transporte geológico de

partes esqueléticas. Para averiguar si una muestra se ha visto afectada por la pérdida de partes anatómicas hay índices, como el Índice de Supervivencia o de Abundancia Relativa (ISu o AR), la Unidad Anatómica Mínima (MAU) y/o el Número Mínimo de Elementos Esperados (NMEe), que permiten ver el grado de integridad.

Los factores post-deposicionales pueden intervenir provocando sesgos en el conjunto, y haciendo que parte del esqueleto se pierda. Esto puede deberse a que las partes perdidas tienen menor densidad ósea y los procesos post-deposicionales han favorecido su peor conservación, o porque fuerzas externas provocaron su desaparición. Es por ello que tener un buen conocimiento de los fenómenos post-deposicionales que afectan al yacimiento puede ayudar a explicar la ausencia de elementos o, en caso contrario, nos indica que hay otro factor externo que provocó su desaparición. De aquí la necesidad de aplicar metodologías de análisis basadas en la Tafonomía.

No menos necesario es conocer el grado de fragilidad y densidad ósea de los huesos en las especies que se trabajan, para ver si los sesgos del conjunto son producidos por partes esqueléticas con menor densidad ósea, por lo tanto más frágiles y difíciles de preservar. En el caso de los lepóridos, los estudios realizados por Pavao y Stahl (1999) sobre densidad ósea nos son útiles para establecer si ha habido sesgos en el conjunto o no. Para las aves, es más complicado poder determinar la densidad ósea en cada caso, ya que ésta variará en función del taxón y de su modo de locomoción (ver apartado 4.3.2 para ampliar).

Para saber si la muestra estudiada se ha visto afectada por la pérdida de partes anatómicas se han calculado dos índices que permiten ver el grado de integridad del conjunto estudiado:

4.3.1 Índice de supervivencia esquelética

Una vez calculado el NME de un conjunto, una variable útil para estimar la integridad de la muestra en función de la frecuencia de partes esqueléticas presentes es el cálculo del MAU (Binford, 1978). Éste se calcula dividiendo el número de veces que se repite un mismo elemento por la cantidad de veces que este elemento está presente en un esqueleto completo. Se trata de una herramienta analítica más que permite valorar el número de especímenes de un conjunto. Sin embargo, existen otros índices igualmente interesantes para evaluar la proporción entre los elementos recuperados y el que se esperaría encontrar en función del NMI. Son frecuentes el Número Mínimo de Elementos Esperados (NMEe) y el Índice de Supervivencia o de Abundancia Relativa (ISu o AR). El **NMEe** refiere al número de elementos que se esperaría encontrar en el conjunto, tomando como referencia el NMI del yacimiento respecto al número de restos que se esperaría encontrar

en un individuo completo. Es decir, si un individuo se compone de dos fémures y en un yacimiento suponemos que hay un NMI de 20, esperaríamos encontrar en el conjunto un total de 40 fémures (dos por individuo).

El **ISu** o **AR** (RA, en inglés) permite saber, a partir de los elementos anatómicos mejor representados en el conjunto, si existen sesgos. Se calcula a partir de la combinación del NME y el NMEe, siguiendo la siguiente fórmula:

$$RA = \frac{NME * 100}{NMEe}$$

4.3.2 Conservación diferencial

El ISu o Abundancia relativa, permite valorar la integridad de la muestra desde un punto de vista cuantitativo. No obstante, se puede valorar si existe una representación sesgada del registro debido a otros parámetros. Los procesos tafonómicos que infieren en el registro arqueológico pueden provocar la pérdida de elementos esqueléticos. Estos procesos pueden deberse no únicamente a cuestiones biológicas (e.g., predación), sino también a otros procesos bioestratinómicos y/o fósil-diagenéticos, los cuales pueden causar la pérdida de partes con menor densidad ósea (Lyman, 1984). Mediante el cálculo de un coeficiente de correlación “*r de Pearson*”, se puede valorar este tipo de conservación diferencial, tomando como referencia datos ya publicados sobre densidad ósea en animales. Aunque este cálculo estadístico no es del todo concluyente, puede aportar pistas para una mejor comprensión del conjunto analizado. En el caso de los lepóridos, se utilizaron los datos descritos por Pavao y Stahl (1999). En el caso de las aves, existen algunos trabajos sobre densidad ósea realizados en algunos taxones, como el pavo salvaje o algunos Anseriformes (Higgins, 1999; Dirrigl 2001; Broughton et al., 2007). Sin embargo, dichas especies no son abundantes en los conjuntos estudiados, y otras especies de aves carecen de estudios precisos sobre densidades óseas, por lo que se decidió no usar los mismos criterios para valorar su conservación diferencial. La falta de datos no permitiría una comparación válida entre taxones.

A pesar de la falta de datos para poder evaluar una conservación diferencial en huesos de ave, hay otros sistemas que permiten comparar la representación anatómica en conjuntos de este tipo y hacer una primera aproximación a los potenciales agentes acumuladores de los conjuntos. Se trata del cálculo de una serie de ratios, que evalúan la representación anatómica de huesos largos y planos: alas vs patas; tronco vs extremidades; y proximal vs distal. Aun así, estos datos deberán ser siempre utilizados en combinación con otros datos tafonómicos para hacer una valoración precisa del conjunto.

4.3.2.1 Ratio alas vs patas (wing/leg)

La ratio de alas vs patas, más conocida como wing to leg ratio (Ericson, 1987), es el resultante de dividir el total de restos recuperados de la ala (incluye húmeros, ulnas y carpometacarpos) por la suma de elementos de la ala y de la pata (incluye fémures, tibiotarsos y tarsometatarsos), expresado como porcentaje. Esta ratio fue propuesta por Ericson (1987), el cual pretendía diferenciar aquellas acumulaciones de aves con origen antrópico de aquellas producidas por otros agentes biológicos y/o post-deposicionales. Argumentaba que en las acumulaciones generadas por homínidos era de esperar que se encontrasen un mayor número de restos de las patas, mientras que las no-anthropogénicas presentarían una proporción similar y/o inversa de estos elementos.

Años más tarde, los argumentos de Ericson fueron contestados por Livingston (1989). Este autor planteó la necesidad de considerar la anatomía funcional a la hora de valorar un conjunto arqueológico. Según él, hay porciones anatómicas en las aves que se desarrollarán de manera más o menos importante, en función de su modo de locomoción. De este modo, las partes más funcionales incrementarían su densidad ósea y sería más propensas a preservarse que otras partes. Lefèvre and Pasquet (1994) llegaron a conclusiones similares con el análisis de avifauna en algunos yacimientos de la Patagonia. Siguiendo este mismo discurso, Isabel Cruz clasificó las aves en tres grupos en función de su locomoción (Cruz, 2005): aves voladoras, aves exclusivamente corredoras y aves exclusivamente nadadoras.

No obstante, y a pesar que las valoraciones de Ericson no siempre se cumplen, esta ratio sigue siendo utilizada por distintos autores (e.g., Bochenski, 2005; Monchot and Gendron, 2011; Lloveras et al., 2014a, 2014b) y es útil para realizar comparaciones con otros conjuntos, siempre que se valoren en combinación con otras variables.

4.3.2.2 Ratio tronco vs extremidades (core/limb)

La ratio de tronco vs extremidades (Bramwell et al., 1987; Bochenski, 2005), conocida como core to limb ratio, es el porcentaje resultante de dividir los restos recuperados del tronco (esternón, coracoides, escápulas y pelvis) por la suma de restos del tronco y de las extremidades (que incluyen húmeros, fémures, radios, ulnas, tibiotarsos, carpometacarpos y tarsometatarsos), multiplicado por 100. Esta ratio fue planteada por Bramwell et al. (1987), con la finalidad de diferenciar, dentro de los elementos comidos por rapaces, aquellos conjuntos provenientes de egagrópilas (digeridos) de los conjuntos no digeridos. Se asumía que en los conjuntos digeridos habría un predominio de extremidades; mientras que las extremidades estarían menos representadas (pero aún predominantes)

en conjuntos no digeridos. Posteriormente, Bochenski (2005), corroboró los planteamientos de Bramwell et al. (1987) y constató que, tal y como había mencionado Mourer-Chauviré (1983), los humanos y las rapaces diurnas proporcionaban resultados similares, con un menor número de elementos de las extremidades distales. Las rapaces nocturnas, por su lado, tienden a distinguirse mejor de los primeros.

4.3.2.3 Ratio proximal vs distal

Esta ratio se obtiene al dividir el total de restos de las extremidades proximales (escápulas, coracoides, húmeros, fémures y tibiotarsos) por la suma de restos de las extremidades proximales y distales (incluyendo éstos radios, ulnas, carpometacarpos y tarsometatarsos). Al igual que las ratios anteriormente mencionadas, dichos valores serán expresados como porcentajes (Bochenski y Nekrasov, 2001). Bochenski y Nekrasov plantearon esta ratio para poder distinguir acumulaciones producidas por aves rapaces (diurnas y nocturnas), según si los restos acumulados fueron digeridos o no. Según ellos, pudieron distinguir hasta tres grupos de predadores en función de las proporciones de elementos proximales y distales recuperados. Un primer grupo, en el que se incluirían los restos ingeridos por rapaces diurnas, se caracterizaría por una proporción similar de ambos elementos. Un segundo grupo, compuesto por elementos ingeridos por rapaces nocturnas y restos no ingeridos de algunas rapaces diurnas, tendría un predominio de elementos proximales, aunque no sería muy acentuado (con un máximo de un 60% de representación). El tercer grupo estaría formado por restos no ingeridos de águilas doradas, donde los elementos proximales predominarían en más de un 80%.

4.4 Fragmentación ósea

La fragmentación ósea se define como el proceso de rotura de huesos anteriormente completos. La descripción de fracturas óseas en fauna de mayores dimensiones que lepóridos u otras presas consideradas de talla muy pequeña (menor de 10 kg), permiten distinguir el tipo de estrategias de consumo de presas o estudiar los procesos post-deposicionales que éstas sufrieron. En el caso de la fauna de talla muy pequeña, la fragmentación ósea no aporta información especialmente relevante sobre el comportamiento y/o fractura de huesos, ya que sus tejidos son más frágiles. Esto hace que los huesos se fracturen con mayor facilidad y no siempre debido a finalidades nutritivas. La proporción de huesos completos en conjuntos arqueológicos suele ser muy baja y, generalmente, sólo se conservan enteros los huesos de las extremidades distales (metápodos, huesos carpales, tarsales y falanges).

Analizar los planos de fractura de los hueso puede dar pistas sobre cuándo se produjo la fragmentación ósea, si ésta se produjo cuando el hueso ya había perdido parcialmente o todo su colágeno (en seco) o cuando estaba fresco, y/o con qué finalidad (Villa y Mahieu, 1991). Esta información es especialmente relevante en el caso de la macrofauna, en la cual, a parte del tipo de fractura, se pueden identificar otros elementos que ayuden a definir si una fractura producida sobre un hueso ha sido hecha intencionalmente por un homínido. Algunos elementos diagnósticos de actividad antrópica pueden ser impactos de percusión, estigmas de percusión, conos de percusión, lascas medulares, lascas corticales, esquirlas parasitarias o contragolpes (Binford, 1981; Blumeschine y Selvaggio, 1988). No obstante, estos elementos diagnósticos son inapreciables sobre huesos de pequeñas presas. Su pequeño tamaño y su delgadez cortical hacen que muchas de las actividades relacionadas con la fracturación ósea típicas en fauna más grande no sean necesarias con fauna de menor tamaño, como lepóridos o aves. Así mismo, otros métodos de fracturación ósea se podrán diagnosticar (ver apartado 4.6.3).

En los estudios sobre macrofauna, a la hora de determinar cuándo una fractura ha sido producida en fresco y cuándo en seco se considera importante analizar el tipo de planos de fractura de las corticales de los huesos largos, siguiendo los criterios establecidos por Villa y Mahieu (1991), los cuales consideran: la delineación de la fractura respecto al eje longitudinal (longitudinal, transversal, curvada), el ángulo de fractura (recto, oblicuo o mixto, y el borde de fractura (suave o irregular). En la presente tesis, al tratar mayoritariamente animales de tamaño muy pequeño, este tipo de análisis puede aportar información más limitada, ya que el análisis de los planos de fractura nos aportará información sobre si la fracturación se realizó en seco o en estado fresco, pero difícilmente nos ayudará a determinar otros elementos diagnósticos. Aunque no se haya dado especial relevancia a los planos de fractura dentro del conjunto analizado, sí se ha considerado importante distinguir entre fracturas en fresco o en seco y, dentro de ellas, cuales están vinculadas a caracteres identificativos de fracturas producidas por agentes biológicos (bordes crenulados, muescas, etc.). Esto puede ayudar a averiguar si los huesos fueron fracturados con una finalidad nutritiva o si la fractura se produjo *a posteriori* por otros agentes. Es por eso que para el análisis se mantuvo como referente el método planteado por Villa y Mahieu (1991), posteriormente aplicado por Sanchis et al. (2011a) en el caso de los lepóridos, con la finalidad de distinguir fracturas realizadas en fresco de las producidas una vez el hueso perdió su colágeno. En general, las fracturas producidas en huesos frescos se caracterizaron por tener formas mayoritariamente curvas y/o en espiral, con bordes oblicuos y suaves. Las fracturas en seco se caracterizaron por presentar formas transversales y bordes rectos y rugosos. No obstante, hay que tener presente que la

morfología de las fracturas podría variar en función del movimiento de fracturación o de la edad de la presa. La presencia de huesos inmaduros puede condicionar la presencia de un mayor número de ángulos rectos y mixtos, aunque los planos de fractura suaves siempre serán los más abundantes (Aparicio et al., 2015).

A pesar de que una fractura pudiera haberse producido cuando el hueso aún estaba fresco, esto no sería indicativo por sí solo que la fracturación se realizara con finalidades nutritivas ocurriese para acceder a los nutrientes internos. Éste puede haberse fracturado por factores como el pisoteo o *trampling*, aunque es cierto, que los huesos secos son más susceptibles a la fragmentación por este tipo de proceso. La presencia de estrías asociadas a las fracturas nos ayudarán a discriminar fracturaciones intencionales de las generadas por *trampling* (e.g., Andrews y Cook, 1985; Blasco et al., 2008; Domínguez-Rodrigo et al., 2009).

Si la fracturación en huesos de conejo debe tomarse con cautela, el diagnóstico es menos alentador en el caso de las aves. La fragmentación consecuencia de acciones post-deposicionales en aves es muy marcada, por lo que es complicado hacer distinciones respecto a fracturaciones intencionales. De este modo, autores como Steadman et al. (2002) únicamente distinguen entre fracturas antiguas (durante o cerca del momento de deposición de los restos) de las fracturas modernas (producidas durante o posteriormente a la excavación). Los estudios sobre fracturación en huesos de ave son aún escasos. Laroulandie (2000) hizo una primera aproximación a la fracturación de huesos de ave a partir del estudio de los yacimientos arqueológicos de Bois-Ragot, Combe Saunière y La Vache. Llegó a la conclusión que, en general, las morfologías en punta eran características de fracturas realizadas en fresco. Por lo contrario, las morfologías transversales se asociarían principalmente a fracturas en seco. Para las fracturas irregulares, no pudo precisar si se trataba de fracturación en fresco o en seco, ya que se presentaban en ambos casos (Laroulandie, 2000: 162).

Por otro lado, Bochenski (2005) evaluó el grado de fragmentación en los conjuntos generados por aves rapaces, delimitando tres niveles de fragmentación ósea: elevado (menos de un 30% de restos completos), donde se incluirían los restos ingeridos por rapaces diurnas; intermedio (entre un 30% y un 60% de huesos completos), que incluiría los restos ingeridos por rapaces nocturnas; y bajo (con más de un 60% del registro completo), que engloba los elementos no ingeridos por rapaces diurnas. Este criterio ha servido para establecer límites en la identificación de posibles predadores no humanos en conjuntos de ave. No obstante, como ya se ha mencionado, la fragmentación de huesos de aves es muy acusada y no siempre está relacionada con fracturas intencionales, por lo que

estos criterios deberán ser tomados con cautela y siempre en combinación con otras variables.

4.5 Alteraciones producidas por mamíferos carnívoros, rapaces y homínidos

Los agentes biológicos que suelen intervenir con mayor intensidad en los conjuntos arqueológicos son los homínidos y los carnívoros. Dentro de éstos podríamos distinguir entre los mamíferos carnívoros y las aves rapaces. Ambos grupos de predadores intervienen sobre los restos animales con la misma finalidad y, por lo tanto, algunas de las marcas que dejarán sobre ellos pueden ser similares. De estos problemas de equifinalidad surge la necesidad de caracterizar las modificaciones producidas por cada predador. Para poder observar al detalle las alteraciones producidas sobre la superficie ósea, se han utilizado microscopios estereoscópicos (modelos Olympus SZ11 y Euromex), con una magnificación de hasta 110 aumentos. Asimismo, algunos huesos se seleccionaron para ser observados a través de un microscopio digital HIROX KH-8700, que permite la visualización tridimensional de la superficie ósea a alta magnificación (entre 35 y 50 aumentos).

4.5.1 Modificaciones producidas por carnívoros

Las modificaciones superficiales producidas por carnívoros pueden ser físicas (mordeduras/picotazos, zarpazos y fracturas) y químicas (ácidos gástricos y enzimas salivares), las cuales pueden encontrarse de manera independiente o combinadas. Las primeras aparecen por contacto de los dientes (o, por deferencia, del pico o las garras) sobre los huesos. El objetivo último es romper el hueso para acceder a los nutrientes de su interior. Desde hace años, se han llevado a cabo estudios que intentan diferenciar distintos predadores según el tipo de mordisco y sus dimensiones (e. g., Selvaggio, 1994; Domínguez-Rodrigo et al., 2009; Andrés et al., 2012). Sin embargo, este tipo de estudios son aún escasos en carnívoros de pequeño tamaño y no están analizados en profundidad. Además, los casos mencionados hacen referencia a modificaciones producidas sobre huesos de macrofauna y no se sabe si los mismos predadores producirían modificaciones similares sobre animales de tamaño más pequeño.

Entre las alteraciones mecánicas documentadas están (Binford, 1981):

- **Surcos o scores.** Son estrías de longitud, ancho y profundidad variable, pero que presentan fondos rugosos, ásperos e irregulares. Están producidos por el arrastre de los dientes sobre la superficie ósea, cuando éstos entran en contacto. Aunque

pueden tener otras disposiciones, normalmente se encuentran transversales al eje longitudinal del hueso.

- **Depresiones o pits.** Son pequeños hundimientos circulares u ovalados sobre la superficie del hueso. Se originan por la presión que las cúspides de los molares ejercen cuando entran en contacto con la superficie ósea y en algunos casos pueden producir el colapso de la cortical ósea. Normalmente están presentes en las porciones más duras del hueso, siendo las diáfisis donde mejor se documentan.
- **Improntas o imprints y perforaciones o punctures.** Las improntas son depresiones profundas dejadas por los molares o por una serie dentaria al ejercer presión sobre el hueso, formando así el negativo de una o varias cúspides dentales. Se documentan en las porciones donde el hueso es más poroso, como las epífisis o las metáfisis, así como los coxales y los cuerpos vertebrales. Por otro lado, las perforaciones son depresiones profundas que se producen comúnmente sobre las diáfisis de los huesos largos al ejercer presión con los dientes. La presión produce el colapso total del hueso, creando agujeros de morfologías generalmente redondeadas.
- **Muecas o notches.** Son perforaciones que han producido la fractura del hueso por la zona donde se ha ejercido presión, dejando el borde de fractura con la marca y/o morfología de los dientes. Generalmente producen marcas en forma semicircular, debido a la fractura. Es común encontrar muecas opuestas en las corticales óseas, fruto de la presión ejercida por el maxilar y la mandíbula a la vez. Cuando las mordeduras se sitúan en bordes de huesos largos y/o en huesos planos donde es difícil distinguir el punto de presión, se habla de bordes crenulados.

La carencia de dientes por parte de aves rapaces hace que estas no generen alteraciones típicas de mordeduras sobre la superficie ósea, como improntas. Aun así, las marcas de pico y de las garras pueden llegar a confundirse con otras modificaciones generadas por mamíferos carnívoros, como los surcos o las depresiones (ver Figura 6). Aunque la presencia de marcas de pico sobre restos alterados por rapaces suele ser baja (nunca superan el 3% de los restos), éstas pueden ser presentes (e. g., Cochard, 2004a; Laroulandie, 2002; Bochenski et al., 2009a). Además, las depresiones y perforaciones suelen presentar morfologías triangulares o más irregulares que en el caso de los mamíferos carnívoros. Los surcos, suelen ser más superficiales y anchos.

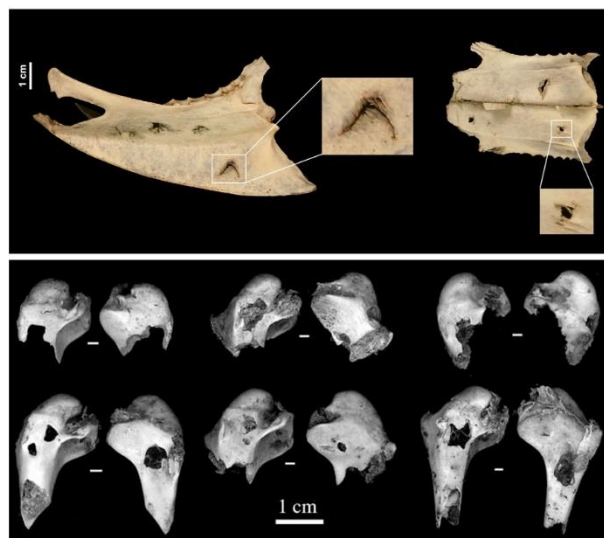


Figura 6. Marcas de pico producidas por págaro europeo (*Haliaeetus albicilla*) -parte superior- y por búho real (*Bubo bubo*) -parte inferior. Fuentes: Bochenski et al., 2009a; Laroulandie, 2002.

Por lo que refiere a las alteraciones químicas, son producto de la acción química producida sobre los huesos, fruto del mordisqueo directo o de la ingestión de los restos. Pueden ser producidas tanto por mamíferos carnívoros como por rapaces:

- La **saliva** de los carnívoros provoca que las áreas del hueso mordisqueadas de manera intensa y constante sufran redondeamientos. Esto ocurre en los extremos de los fragmentos óseos y se identifican por ir acompañados de pequeñas depresiones. Este fenómeno se conoce como *pitting* y es típico de acciones producidas por mamíferos carnívoros.
- Cuando un animal ingiere huesos, éstos se ven alterados en mayor o menor grado por los **ácidos gástricos**. En general, los huesos digeridos presentan bordes suavizados y superficies porosas, mostrando pérdida de tejido por la acción de los ácidos. Los grados de digestión a los que ha estado sometido un hueso pueden variar según el predador. En general, las rapaces diurnas y los mamíferos carnívoros producen corrosiones más agresivas sobre los restos; mientras que las rapaces nocturnas producen corrosiones más leves.

Se han descrito cuatro grados de digestión en función de la pérdida de tejido óseo y su grado de pulimiento (Andrews, 1990), los cuales van del 0 al 4 (ver Tabla 3; Figura 7).

La dificultad principal recae en saber distinguir cuál es el acumulador principal de conjuntos arqueológicos, teniendo en cuenta que tanto dentro del grupo de las rapaces como el de los mamíferos carnívoros hay animales que producen alteraciones parecidas. Entre las rapaces, el grado de fractura y digestión pueden ayudar a discriminar agentes,

aunque puede existir gran variabilidad. Lo mismo pasa con los mamíferos carnívoros. Éstos pueden generar una gran variedad de marcas que, a su vez, pueden confundirse con las de otros carnívoros e incluso con aquellas realizadas por humanos.

Una manera de conseguir aproximarse al carnívoro responsable de una acumulación es mediante los estudios actualistas-experimentales y etológicos.



Figura 7. Grados de digestión en calcáneos de conejo establecidos de 0, (extremo izquierdo) hasta 4 (extremo derecho), según los criterios de Andrews (1990).

Huesos	0	No se observan marcas.
	1	La superficie del hueso está ligeramente alterada. La digestión se concentra en una zona particular del hueso, con presencia de pequeños agujeros causados por las enzimas salivares. <25% de la superficie ósea se ha visto afectada. La superficie y los bordes están ligeramente redondeados.
	2	25-75% de la superficie del hueso afectada. Los efectos del <i>pitting</i> aumentan. Puede haberse iniciado la destrucción del hueso de manera localizada. Posibles fisuras y bordes redondeados.
	3	La superficie del hueso está afectada. El <i>pitting</i> se ha extendido con la presencia de pequeños agujeros que empiezan a ser visibles en la superficie ósea. Destrucción importante del hueso que afecta a >50%. Se extiende el redondeamiento de los bordes, las fisuras y fracturas.
	4	Importante destrucción del hueso, afectando toda la superficie. La estructura ósea ha sido destruida por la corrosión. Fuerte redondeamiento en los bordes. Difícil identificación del elemento anatómico.
Dientes	0	No se observan marcas.
	1	La superficie afectada del esmalte muestra pequeños puntos de desgaste. En algunos molares se presenta en los bordes oclusales y ángulos subyacentes. Los bordes pueden estar ligeramente redondeados.
	2	La superficie del esmalte está muy afectada y se pierde parcialmente. Redondeamiento en las superficies.
	3	Falta gran parte del esmalte y puede reducirse a pocas islas de dentina, la cual aparece expuesta y afectada con evidente desgaste y superficie ondulada. Fuerte redondeamiento de los bordes. Puede haber estrías y roturas.
	4	Esmalte perdido al completo. La dentina está muy afectada y la superficie muy ondulada. La estructura de los dientes se ve afectada por redondeamientos intensos en los bordes y la superficie. La identificación del diente es difícil.

Tabla 3. Grados de digestión en huesos y dientes según Andrews (1990) y adaptada por Sanchis (2012): 0 (nula), 1 (ligera), 2 (moderada), 3 (fuerte) y 4 (extrema).

La cosa se complica si el conjunto a estudiar ha sido intervenido por más de un carnívoro. La documentación de parámetros métricos de las mordeduras y la situación de éstas en los huesos sería útil para hacer una aproximación y distinguir o eliminar posibles candidatos (Selvaggio y Wilder, 2001; Domínguez-Rodrigo y Piqueras, 2003; Domínguez-Rodrigo et al., 2009; Andrés et al., 2012). Sin embargo, no existen este tipo de estudios métricos aplicados a huesos de pequeños animales, como lepóridos, por lo que los datos que estos parámetros nos aportarán deben ser tomados con cautela y no podrán ser aplicados en este estudio.

4.5.2 Fracturación ósea por parte de carnívoros

Los carnívoros, igual que los homínidos, fracturan los huesos para obtener los nutrientes del interior de los huesos. Las morfologías que ambos agentes dejen serán similares. Además, el tipo de predador y de presa sobre la que se ejerce la acción de fracturación son condicionantes a tener presente a la hora de analizar las fracturas. En el caso de las *small prey*, hay que tener presente que los huesos que forman su esqueleto son de reducidas dimensiones, por lo cual será difícil que preserven algunos caracteres de fracturación distintivos en fauna de tamaño mayor (Haynes, 1980; Brain, 1981; Johnson, 1985).

Los carnívoros pueden fracturar los huesos de distintas formas. Una de ellas es ejercer presión sobre las diáfisis de los huesos largos. Esto genera una fractura en espiral o helicoidal que se expande hasta las epífisis, las cuales absorben la fuerza de la fractura (Haynes, 1980; Brain, 1981; Johnson, 1985). En el caso de las pequeñas presas, este tipo de fractura no siempre está presente. No obstante, cuando los carnívoros ejercen fuerza mandibular sobre los huesos y los rompen, éstos se fracturarán siguiendo las líneas de colágeno. En este proceso, las cúspides dentarias pueden quedar plasmadas en la superficie del hueso, en forma de muescas o bordes crenulados (Binford, 1981; Sanchis, 2012).

En el caso de las aves rapaces, el porcentaje de fracturas intencionales que pueden generar son menores que en los mamíferos carnívoros y no hay referencias específicas que permitan determinar elementos diagnósticos para estos predadores. Sin embargo, hay que tener presente que la fracturación por aves rapaces suele producirse vinculada a procesos de ingestión de los restos (Laroulandie, 2002; Bochenski et al., 2009a; Lloveras et al., 2014a 2014b), por lo que las fracturas que se generan podrán estar vinculadas a procesos digestivos.

Otra estrategia para fracturar los huesos en mamíferos carnívoros es mediante la reducción de las epífisis de los huesos largos. El resultado es la obtención de cilindros

diafisarios. Éstos pueden presentar mordeduras o redondeamientos en los extremos, por la acción de enzimas salivares, algo muy común cuando se estudia huesos pertenecientes a animales de talla mayor. En pequeñas presas, los cilindros suelen ser cortos y, en ocasiones, también están presentes en conjuntos generados por aves rapaces. En ambos casos, su presencia es baja en lo que respecta a conjuntos de pequeñas presas.

4.5.3 Acumulaciones generadas por mamíferos carnívoros

Las características de las acumulaciones generadas por un carnívoro son indicadores que nos permitirán distinguir los taxones que con más probabilidad generaron la acumulación. No todos los carnívoros actúan del mismo modo sobre los restos, ya que, debido a su etología, tendrán comportamientos diversos que condicionarán sus acumulaciones. Es por eso que se ha recurrido al vaciado de referentes actuales y experimentales para determinar el tipo de acumulaciones que generan los potenciales predadores de lepóridos y aves (e.g., Payne y Munson, 1985; Schmitt y Juell, 1994; Laroulandie, 2000, 2005a; Cochard, 2004a; Hockett y Haws, 2002; Lloveras et al., 2008a; Sanchis, 2012; Monchot y Gendron, 2013; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2016). En el caso de las *small prey*, y a diferencia de presas más grandes, no se ha estipulado ningún patrón de selección de partes esqueléticas que nos evidencie transporte diferencial en el lugar de consumo. Las reducidas dimensiones de estos animales hacen que por lo general, el predador se lleve todo el cadáver consigo para ser consumido. La presencia o ausencia de partes esqueléticas será relevante no por su transporte diferencial, sino para determinar las partes ingeridas por el predador de los desechos no ingeridos. La proporción de elementos esqueléticos representados en un conjunto, junto con otras variables tafonómicas, ayudará a diagnosticar si se trata de acumulaciones ingeridas por carnívoros o de desechos no ingeridos (e.g. Cochard, 2004a, Cochard, 2008; Sanchis, 2012).

Los pequeños mamíferos carnívoros son los principales consumidores de pequeñas presas (lepóridos y aves), junto con las aves rapaces. En general, muestran un patrón común de consumo, con baja presencia de restos axiales y una tendencia a actuar primero sobre la zona abdominal y ano-genital de su presa, para acceder a las entrañas (órganos e intestinos). Durante este proceso, vértebras y costillas pueden quedar destruidas y serán ausentes en muchos conjuntos. La presencia de coprolitos es igualmente indicador de acumulaciones generadas por mamíferos carnívoros.

En las madrigueras de carnívoros, los elementos más representados suelen ser las cinturas (escapular y pelviana) y los huesos largos, mientras que entre los coprolitos destacan vértebras, costillas, mandíbulas, maxilares y falanges. Aunque existe mucha variabilidad en función de la especie, el porcentaje de huesos digeridos suele suponer un 15% del

conjunto y puede haber entre un 5 y un 10% de huesos con mordiscos y hasta un 20% presentar surcos.

Los principales mamíferos carnívoros predadores de lepóridos en las regiones estudiadas son el lince, el gato montés, el zorro y el lobo. El tejón se ha considerado un potencial alterador de restos, aunque no hay estudios específicos con los que dichos datos se puedan contrastar. Entre la bibliografía existente, hay un numeroso listado de publicaciones referidas a acumulaciones de lepóridos producidas por mamíferos carnívoros, especialmente en el caso del zorro (Tabla 4). No obstante, las referencias siguen siendo escasas para las acumulaciones de aves (Tabla 5).

4.5.3.1 El lince (*Lynx sp.*)

Los estudios realizados para describir el comportamiento alimenticio en conjuntos osteológicos de pequeñas presas de este género están limitados al lince ibérico (*Lynx pardinus*), exclusivo de la Península Ibérica. Éste es un predador que suele ocupar zonas de bosque y garriga. Los lince son animales territoriales y solitarios, además de grandes consumidores de lepóridos, los cuales suponen más de un 90% de su dieta. De ellos aprovechan el 80% de la masa corporal, dejando vísceras, cráneo y autopodios. A parte de los lepóridos, pueden consumir pequeños ungulados y aves.

Distintos estudios se han focalizado en las modificaciones producidas por lince en restos de lepórido (Lloveras et al., 2008a; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015) Entre las alteraciones dejadas por el lince no destacan un número elevado de mordeduras, pero sí un grado considerable de fracturación y digestión en los huesos que ingieren (Lloveras et al., 2008a). Entre los huesos no ingeridos, existe una alta supervivencia de elementos esqueléticos. Elementos del esqueleto apendicular distal, el esqueleto craneal y las vertebras están bien representados, mientras que los huesos largos con mayor contenido medular (húmero, fémur y tibia) presentan porcentajes más bajos de representación. Los huesos completos están presentes de manera moderada (43%) en restos ingeridos y oscilan entre un 70% y un 94% en los conjuntos no ingeridos. La mayoría de huesos largos se encuentran fragmentados (Rodríguez et al., 2013; 2015) y en general, producen pocos cilindros diafisarios (0,2%).

Las modificaciones mecánicas producidas por el lince suelen ser escasas (entre un 0,2% y un 1,8%). Por otro lado, el lince es un predador que genera corrosiones digestivas extremas, las cuales se encontrarán en los restos de excrementos, debido a su ingestión. No obstante, el lince es un animal que suele defecar en caminos y zonas de paso para

marcar su territorio, por lo que no genera acumulaciones de excrementos en los lugares de hábitat (Delibes, 1980; Lloveras et al., 2008a).

En lo que refiere a los restos de ave consumidos por lince, existen menciones en un estudio experimental realizado por Rodríguez-Hidalgo et al. (2016), que observó algunos patrones en huesos no ingeridos. Aunque se trata de lince en cautividad, algunas conclusiones se han podido extraer para poder hacer estimaciones. Por un lado, el estudio revela una gran pérdida de elementos entre los desechos del lince. Costillas, sinsacrum y pelvis son los elementos mejor conservados, mientras que los huesos del ala, coracoides y vertebras son escasos. Así pues, existe un predominio de patas por encima de las alas. El porcentaje general de huesos fragmentados es bajo (85% completos), pero, al igual que en el caso de los lepóridos, los huesos largos tienen un porcentaje de fragmentación muy elevado. Únicamente un 4% de la muestra presenta modificaciones mecánicas, que suelen presentarse de forma aislada. Los cilindros diafisarios representan menos de un 1,6% de la muestra.

4.5.3.2 El gato montés (*Felis silvestris*)

El gato montés es un predador poco conocido. Puede consumir desde roedores hasta pequeños ungulados. Aunque su dieta se basa principalmente en el consumo de micromamíferos y aves, el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) también está dentro de su espectro alimenticio. Estudios realizados muestran que, aunque su dieta tiene un espectro variado, tiende a especializarse en la caza de conejos en los lugares donde dispone de un espectro amplio de presas, llegando a suponer entre un 70 y un 90% de su dieta (Lozano et al., 2006).

Las acumulaciones de lepóridos generadas por estos animales no son bien conocidas. Apenas existen referencias al respecto. Se sabe que suelen trasladar sus presas a la madriguera en momentos de cría. Como el lince, no suele dejar un elevado número de modificaciones mecánicas, aunque puede generar fracturas y cilindros diafisarios por roer las epífisis. Tampoco es común encontrar excrementos en las cavidades que ocupa, ya que suele defecar por el territorio en el que se mueve y también en caminos, como el lince. Muchas veces, igual que los gatos domésticos, entierran los excrementos (Lozano, 2008). Recientemente, Lloveras y sus colegas realizaron un estudio para caracterizar la señal tafonómica de este predador sobre restos de conejo, utilizando una hembra de gato montés criada en cautividad a la que se dieron nueve carcasas de conejo (Lloveras et al. 2016a). Estos autores distinguen entre aquellos restos recuperados no ingeridos y los recuperados en las heces del animal. Según su estudio, los restos no ingeridos se caracterizan por un predominio de zeugopodios (radio, ulna y tibia). El porcentaje de

huesos completos es elevado, con un 92% de huesos completos. No se documentan cilindros diafisarios. En lo que refiere a las alteraciones mecánicas, solo representan un 6% del conjunto, documentándose principalmente en radios y vértebras.

En lo que refiere a los restos ingeridos recuperados de las heces, las escápulas, los elementos de las extremidades anteriores y los craneales son los más abundantes. Según el porcentaje de abundancia relativa de los restos, las escápulas están 100% representadas, contrariamente al conjunto de restos no ingeridos, dónde las escápulas están completamente ausentes. Los huesos recuperados en las heces tienen un alto porcentaje de fragmentación, estando únicamente un 11,5% de los elementos completos. A diferencia de los restos no ingeridos, los restos ingeridos presentan un elevado porcentaje de huesos digeridos (98,6%). Las corrosiones digestivas son principalmente de carácter fuerte (39,7%) y extremo (47,9%), factor que sirve para distinguirlas de las acumulaciones producidas por aves rapaces e incluso de las de otros mamíferos carnívoros. El elevado grado de corrosión digestiva hace que posibles mordeduras en los huesos no se puedan observar (Lloveras et al., 2016a).

En lo que refiere a las acumulaciones de aves generadas por este predador no existen trabajos de referencia. Véronique Laroulandie, en su tesis doctoral (Laroulandie, 2000), hace algunas menciones a restos de ave desechados por gatos domésticos, sin llegar a mencionar números absolutos. Según sus valoraciones, los restos analizados no presentan evidencias de digestión, pero las modificaciones mecánicas sobre los huesos son muy abundantes, especialmente en bordes de fractura y extremidades articulares. Éstas son múltiples y bilaterales.

4.5.3.3 El zorro común (*Vulpes vulpes*)

El zorro es uno de los carnívoros más abundantes en la mayoría de ecosistemas. Es un animal oportunista, que tanto puede ser cazador como carroñero. En su caracterización como predador, suele cazar presas de pequeño tamaño, siendo la liebre la mayor de ellas. Usa las cavidades, como cuevas o abrigos, para habitar y reproducirse. Tiende a transportar sus presas a lugares seguros donde consumirlas, como su guarida. Sus acumulaciones presentan una gran variabilidad, dependiendo de si se trata de acumulaciones de madriguera u otras. En general, en las acumulaciones de lepóridos producidas por zorro predominan los individuos juveniles, aunque dependerá de las condiciones del entorno que exista una mayor variabilidad. Las acumulaciones encontradas en contextos de madriguera se caracterizan por una alta presencia de cinturas, seguidas por las extremidades. Hay déficit de elementos del esqueleto axial. Por lo contrario, sus heces evidencian un predominio del esqueleto axial y de falanges, por lo

que también serán el porcentaje de restos con mayor digestión (Sanchis, 2012; Cochard, 2004a, 2004b, 2008, Lloveras et al., 2012a).

La fractura de los huesos de conejo por zorros va de moderada a fuerte, acentuándose entre los huesos que proceden de los excrementos. Las alteraciones mecánicas son abundantes, pudiendo representarse en un 10% de los restos en el caso de los mordiscos y un 20% para los surcos. Las modificaciones suelen ser múltiples y bilaterales y especialmente frecuentes en las zonas articulares. En lo que refiere a los huesos ingeridos, los porcentajes son bastante elevados entre las heces y de carácter fuerte o extremo (e.g., Hockett y Haws, 2002; Cochard, 2004a; Lloveras et al., 2012a; Sanchis, 2012).

Por lo que concierne a las aves, no existen referentes tan extensos. Laroulandie (2000) menciona unos pocos restos encontrados en una madriguera de zorro común, con perforaciones múltiples y bilaterales en las zonas articulares de los huesos. Posteriormente, Monchot y Gendron (2011) presentaron un estudio sobre acumulaciones de aves producidas por el zorro polar (*Alopex lagopus*) en la bahía de Hudson. En general, se considera que las acumulaciones de aves producidas por zorros se caracterizan por una buena preservación de huesos largos, así como cinturas y esternón. Las costillas están presentes, pero las vértebras son casi inexistentes. El conjunto destaca por un ligero predominio de alas por encima de las patas. Por otro lado, la fragmentación es moderada (48% de huesos completos). Entre las modificaciones mecánicas observadas, hay un abundante porcentaje de huesos afectados, siendo un 44% del registro el que presenta estigmas de predación. Krajcarz y Krajcarz (2012) también presentaron acumulaciones causadas por zorros en ambientes de cueva, pero, a pesar de mencionar la presencia de aves en el conjunto analizado, no especifican modificaciones más allá de las producidas en lepóridos.

4.5.3.4 El lobo (*Canis lupus*)

El lobo es el cánido más grande existente en la actualidad. Como otros cánidos, tiene una gran capacidad de adaptación. Habita ecosistemas del hemisferio norte y su dieta es generalista, optando por la caza o el carroñeo, según sus necesidades. Se suele mover en grupos de 5 a 11 miembros. Suelen ser animales que cazan en grupo. En general, se caracterizan por generar una elevada fracturación en los huesos y consumen las epífisis para la obtención de la médula ósea. Su repetida acción sobre los huesos provoca abundancia de mordeduras y señales de digestión en los bordes, así como evidencias de *pitting*. La fuerte digestión en los huesos ingeridos es característica de estos conjuntos (Payne y Munson, 1985).

A pesar que no existen referentes de acumulaciones de lepóridos generadas por lobo, otros cánidos similares al lobo han sido estudiados, como es el caso de los estudios realizados en coyote (*Canis latrans*) por Schmitt y Juell (1994) y por Armstrong (2016). Como los lobos, son animales monógamos. Aunque actualmente sólo habitan en Norteamérica, una aproximación al tipo de acumulaciones que generan puede ser útil a nivel comparativo.

Por un lado, Armstrong (2016) aporta datos obtenidos a partir del análisis de restos de conejo no ingeridos de coyote. Aunque menciona que un 90% de los restos de conejo han sido ingeridos, hace una valoración del conjunto de no ingeridos. En lo que refiere a representación anatómica, la abundancia relativa de los distintos elementos es baja en la mayoría de casos. Calcáneos, astrágalos, metapodios y falanges son los elementos que se presentan con mayor frecuencia, nunca superando el 30% de representación. Las tibias también se ven representadas en un 30% de los casos. Teniendo en cuenta la baja representación de restos no ingeridos, el porcentaje de huesos completos es elevado (87,3%), preservándose también los huesos largos completos en un 92,3% de los casos. En lo que refiere a modificaciones mecánicas, éstas afectan un 0,3% del conjunto de restos no ingeridos.

En lo que refiere a restos ingeridos, Schmitt y Juell (1994) describen conjuntos de restos recuperados de heces de coyote. Este tipo de conjuntos ingeridos también son descritos por Armstrong (2016). Según él describe, entre estos restos, los elementos más abundantes son los craneales, las extremidades anteriores y las extremidades posteriores, con valores de abundancia relativa que superan el 80%. La proporción de extremidades anteriores y posteriores es equitativa. Ambos estudios apuntan a que los conjuntos de restos ingeridos generados por coyote se caracterizan por un elevado número de restos fragmentados. Los elementos completos pueden oscilar entre un 7 y un 25,1% del conjunto de restos. En el caso de los huesos largos, estos se encuentran fragmentados en su totalidad en este tipo de acumulaciones. Los huesos recuperados en los conjuntos no suelen superar los 10 mm de longitud. Abundan los radios proximales por encima de los distales, así como las escápulas en su parte articular y los húmeros en sus porciones distales (Schmitt y Juell, 1994). Las modificaciones mecánicas (5,1%) y las digestiones son recurrentes entre los restos ingeridos (Armstrong, 2016). Las digestiones de carácter fuerte (34%) y moderado (30%) son las más abundantes.

No existen estudios referentes a acumulaciones de aves generadas por cánidos de mayor tamaño al zorro. Por este motivo, no se han mencionado aquí.

4.5.3.5 El tejón (*Meles meles*)

A pesar de ser un animal omnívoro y alimentarse principalmente de elementos vegetales y pequeños invertebrados, anfibios y reptiles, el tejón es mencionado como un potencial carroñero de los desechos producidos por otros predadores. Debido a su carácter como fosador, la presencia del tejón es habitual en cuevas y abrigos, dónde puede generar distorsiones en los conjuntos óseos. En la actualidad, no existen trabajos específicos que mencionen las modificaciones producidas por tejones sobre huesos de pequeñas presas. Únicamente se han publicado resultados referentes a fauna de tamaño mayor (Young et al., 2015a, 2015b). Mallye et al. (2008) presentaron un estudio sobre acumulaciones generadas por zorros y tejones en contextos de madriguera. Sin embargo, los autores no son capaces de discriminar qué elementos fueron modificados por uno u otro predador, por lo que no se puede crear un perfil bien definido de modificaciones producidas por tejón.

El estudio de Mallye et al. (2008) es interesante no sólo por mencionar el tejón como partícipe en acumulaciones de *small prey*, sino también porque los conjuntos estudiados incluyen restos de lepóridos y aves. En el caso de las aves, aunque no se puede confirmar con total certeza, los autores sugieren que fueron aportadas debido al comportamiento carroñero del tejón. En general, igual que en otros mamíferos carnívoros, los conjuntos de lepóridos y aves presentan un mayor número de elementos de las extremidades (huesos largos), con un predominio de los elementos de las extremidades posteriores. El esqueleto axial y los autopodios están sub-representados. Se trata mayormente de individuos adultos. Las trazas de mordeduras representan entre un 20 y un 30% en el caso de los lepóridos y alrededor de un 25% en el caso de las aves. Se trata de hundimientos múltiples y bilaterales situados en bordes de fractura y zonas articulares, como en el caso descrito para los zorros. Las digestiones oscilan entre un 5% y un 10% entre las aves, y un 5% y 15% para los lepóridos. No hay datos sobre la fragmentación. No obstante, como ya se ha mencionado, los datos descritos deben tomarse con cautela, ya que el zorro está presente como agente acumulador en dicho conjunto (Mallye et al., 2008). Además, como se ha descrito anteriormente, el zorro es un taxón que tiende a modificar mucho los restos, por lo que los conjuntos mencionados podrían no ser modificados por tejón en la medida de lo esperado.

A parte de las menciones realizadas, Laroulandie hace referencia a la alta intensidad con la que otros mustélidos alteran los huesos de ave (Laroulandie, 2000: 156), creando una elevada fragmentación y modificaciones producidas por dientes, múltiples y bilaterales, a

nivel de las extremidades articulares. No obstante, se carece de valores absolutos para hacer valoraciones más extensas.

4.5.4 Acumulaciones generadas por aves rapaces

Las aves rapaces son un importante agente acumulador de pequeñas presas del tamaño de un conejo, así como de aves de talla media. Entre ellas existen diferencias en el consumo de sus presas que cabe tener presentes (Tabla 4, Tabla 5). La principal división dentro de las aves rapaces es entre las nocturnas (e.g., el búho real y la lechuza) y las diurnas (e.g., águilas y halcones). Las diurnas tienden a alterar más los huesos ingeridos por las diferencias en su pH digestivo (más agresivo que en el caso de las nocturnas). Seguidamente, se presentan las características de las acumulaciones generadas por las principales aves rapaces depredadoras de lepóridos y aves estudiadas hasta el momento.

4.5.4.1 Búho real (*Bubo bubo*)

El búho real es el depredador nocturno por excelencia. Es un animal con una gran adaptación ecológica, lo que provoca que sus acumulaciones generen una alta variabilidad. Aun así, es uno de los principales depredadores de lagomorfos. Usa las cavidades como refugio, y su actividad, básicamente crepuscular, lo hace un depredador potencial de lepóridos, aunque su dieta tiene un vasto espectro alimenticio. Algunas de sus presas son suficientemente pequeñas para ser engullidas al completo, mientras que las más grandes son desmembradas. Posteriormente regurgitan los restos no aprovechables (huesos y pelo) mediante egagrópilas, que quedan depositados en el suelo de los entornos kársticos que habitan.

La presencia de lepóridos en sus acumulaciones se caracterizan por la presencia de todos los elementos esqueléticos, aunque puede haber cierta variabilidad en ellas y en general predomina el miembro posterior del esqueleto apendicular por encima del anterior, especialmente entre los restos no ingeridos (Cochard, 2004a, 2004c; Lloveras et al., 2009a, 2012b; Yravedra, 2006; Armstrong, 2016). El esqueleto craneal está peor representado que el post-craneal. Cerca del 50% de los elementos se recuperan completos, aunque este porcentaje puede aumentar en el caso de restos no ingeridos (Armstrong, 2016). No obstante, puede haber una fragmentación más elevada en los huesos más frágiles y en huesos largos, especialmente si se trata de individuos inmaduros (Lloveras et al., 2012b). Los impactos de pico son escasos (no suelen superar el 4,6% del conjunto). Aunque la digestión en estos depredadores es de intensidad leve, ésta afecta a todos los huesos por igual, atacando primero sobre epífisis y metáfisis (Cochard, 2004a, 2004c; Lloveras et al., 2008b; Armstrong, 2016). En general, el porcentaje de huesos digeridos es elevado,

pudiendo llegar a representar más del 60% del conjunto (e.g., Guillem y Martínez Valle, 1991; Sanchis 1999, 2000, 2001; Cochard 2004a, 2004c; Lloveras et al., 2009b, 2012b; Armstrong, 2016).

Para las acumulaciones de aves generadas por búho real, se han utilizado principalmente los trabajos de Bochenski et al. (1993), Bochenski y Nekrasov (2001), y Laroulandie (2000, 2002). No obstante, y a pesar de ser una especie distinta, los referentes de búho nival estudiados por Bochenski et al. (1997) han sido incorporados dentro de este mismo grupo, ya que el tamaño y comportamiento de ambos taxones es similar. En estos conjuntos destaca una buena presencia de huesos largos, con un predominio de húmeros y tarsometatarsos. Los tibiotarsos y carpometacarpos también están bien representados, mientras que las escápulas y los radios suelen estar sub-representados, así como cráneos y esternones (Bochenski et al., 1993, 1997; Bochenski y Nekrasov, 2001; Laroulandie 2000, 2002). En general, la proporción de alas y patas es similar, o con un ligero predominio de alas en los conjuntos. Las extremidades siempre abundan por encima de elementos del tórax, así como los elementos proximales por encima de los distales. La fragmentación producida por este tipo de rapaces es moderada (entre un 30 y un 60% de huesos completos), especialmente marcada en húmero, fémur, tibiotarso, escápula y coracoides.

En lo que refiere a modificaciones mecánicas sobre huesos de ave, se pueden producir perforaciones dobles y bilaterales en la articulación proximal del húmero. También se concentran hundimientos en las extremidades articulares de otros huesos (Laroulandie, 2000, 2002). Las alteraciones digestivas pueden ser ligeras y/o moderadas, y son evidentes en los bordes de fractura y extremidades distales de los huesos.

4.5.4.2 Lechuza (*Tyto alba*)

La lechuza es uno de los agentes acumuladores de pequeños mamíferos más importantes en contextos de cueva. Se alimenta mayormente de pequeños roedores, aunque puede cazar conejos jóvenes y aves de pequeño tamaño de manera esporádica. A pesar de los pocos trabajos al respecto (Hockett, 1991, 1993, 1995), se sabe que es un ave que produce una elevada fragmentación en los restos de las presas más grandes que consume, dejando menos de un 20% de restos completos en el caso de los lepóridos. Las marcas de pico que genera en huesos de lepórido son escasas (entre un 0,8% y un 1,4%), situándose preferentemente detrás de la fosa acetabular. Pueden llegar a generar cilindros diafisarios, pero éstos nunca superan los 5,5 cm. Sus acumulaciones destacan por una mayor presencia del miembro anterior y las mandíbulas.

Para las acumulaciones de ave, no existe un referente de acumulación generada por la lechuza. Sin embargo, por su similar tamaño y etología, existen dos estudios realizados en acumulaciones generadas por el cárabo común (*Strix aluco*) (Bochenski et al. 1993) y por el búho chico (*Asio otus*) (Bochenski y Tomek, 1994). En los conjuntos de aves generados por estas rapaces existe un predominio marcado de húmeros y ulnas, aunque cráneos y tarsometatarsos también están presentes en abundancia. Igual que en el caso del búho real, existe un número equilibrado de alas y patas o un ligero predominio de las primeras. Las extremidades predominan por encima del torso, así como los elementos proximales por encima de los distales. La fragmentación va de moderada a fuerte, especialmente marcada en escápulas, coracoides y tibiotarsos, entre los cuales el porcentaje de huesos completos no llega al 25%. No hay mención sobre posibles modificaciones mecánicas producidas por estos predadores, aunque las corrosiones digestivas son de carácter leve (Bochenski et al., 1993; Bochenski y Tomek, 1994).

4.5.4.3 El águila real (*Aquila chrysaetos*)

Dentro del grupo de las águilas se engloban distintas especies. Una de las más estudiadas es el águila real (*Aquila chrysaetos*). Es una de las aves con mayor distribución geográfica y con una mayor capacidad de adaptación. En general, se trata de aves con un régimen alimenticio variado, que puede ir desde pequeños roedores hasta pequeños ungulados. Aun así, las muestras estudiadas sobre sus acumulaciones contienen una elevada proporción de lepóridos (~90%). Suelen transportar las presas a sus nidos, donde son consumidas. Los individuos juveniles son comidos enteros; mientras que los adultos son desmembrados, con una predilección de quedarse con el miembro posterior por encima del anterior.

Las acumulaciones de lepóridos generadas por águila real se caracterizan por una elevada presencia de elementos post-craneales y una baja presencia de cráneos y mandíbulas. Entre las extremidades, destacan los elementos del miembro posterior por encima del anterior. La fragmentación suele ser reducida en los conjuntos no ingeridos, llegando a preservarse hasta un 80% de los huesos del esqueleto post-craneal completos. Entre los restos ingeridos, la fragmentación es muy elevada, dificultando la identificación de elementos esqueléticos. Las alteraciones mecánicas producidas por el águila real son escasas (<0,5% de los restos), y especialmente situadas en mandíbulas, pelvis o fémures. Aunque no suelen ingerir los huesos con frecuencia, las digestiones suelen ser de carácter fuerte o extremo (Schmitt, 1995; Hockett, 1993, 1995, 1996; Martínez Valle, 1996).

Para las acumulaciones de aves generadas por águila real, disponemos de estudios realizados por Bramwell et al. (1987) y Bochenski et al., (1999), con algunas referencias de

Bochenski et al. (2009a). En todos los casos se estudian huesos no ingeridos, por lo que no se podrán distinguir trazas de digestión. Las acumulaciones de aves generadas por águila real presentan una proporción elevada de coracoides y húmeros, siendo también importantes los esternones. La proporción de alas respecto las patas es elevada, a favor de las primeras. A diferencia de otras rapaces, destacan por la abundancia de elementos del torso, que superan a las extremidades. Dentro de las extremidades, los elementos proximales son mucho más abundantes que los distales. Además, conservan un alto porcentaje de huesos completos (superior al 60%). Las modificaciones mecánicas son más frecuentes en las extremidades articulares, pero aun así escasas.

4.5.4.4 El águila imperial (*Aquila heliaca*/ *Aquila adalberti*)

El águila imperial oriental (*Aquila heliaca*) o su versión ibérica (*Aquila adalberti*) se extiende por el Este de Europa, Asia y parte de la Península Ibérica. Se trata de una especie que puede ocupar desde zonas montañosas hasta terrenos más bajos y zonas costeras. Su principal fuente de alimento son los lagomorfos (conejos y liebres) y las aves (principalmente fasiánidos).

Las acumulaciones de lepóridos generadas por estas aves han sido estudiadas por Lloveras et al. (2008b), los cuales recogieron egagrópilas producidas por individuos criados en cautividad. De ellas recuperaron abundantes elementos craneales y falanges, pero el esqueleto post-craneal y axial estaba sub-representado. Esto se debe a que los restos recuperados son elementos ingeridos. Las águilas no suelen ingerir los huesos si pueden separar la carne adherida en ellos. Por eso no es extraño que los huesos de las extremidades estén peor representados en los conjuntos ingeridos. Es de esperar que éstos pudieran encontrarse en los lugares de consumo de las presas. Estas características en general pueden aplicarse a distintas especies de águilas. Del mismo modo, es de suponer que el grado de fragmentación de los restos en conjuntos no ingeridos sería menor. Como ya se ha mencionado, las águilas tienen una alta capacidad de fragmentación sobre aquellos restos que ingieren. El águila imperial no es una excepción, ya que el porcentaje de huesos completos ingeridos no llega al 28% (Lloveras et al., 2008b). Las alteraciones mecánicas no suelen ser abundantes, presentándose en un 0,5% de los restos. Como es de esperar, en restos ingeridos, el porcentaje de huesos con corrosiones es muy elevado (98%), con corrosiones de carácter fuerte y/o extremo que afectan la totalidad del hueso.

En el caso de las acumulaciones de aves generadas por águila imperial, disponemos de un estudio realizado por Bochenski et al. sobre restos ingeridos y no ingeridos (Bochenski et al., 1997). Entre los restos ingeridos, abundan coracoides, tarsometatarsos y elementos

craneales. La proporción entre alas y patas es ligeramente favorable a las patas, con un equilibrio entre elementos proximales y distales. Las extremidades son más abundantes que los elementos del tronco. Por lo contrario, entre los restos no ingeridos destacan húmeros, coracoides y esternones. Las alas son más abundantes que las patas y las extremidades proximales son más frecuentes. Igual que entre los restos ingeridos, las extremidades superan a los elementos del tronco.

En lo que refiere a la fragmentación, claras diferencias se perciben entre los restos ingeridos y los no ingeridos. El porcentaje de huesos completos en los conjuntos ingeridos es bajo (inferior al 30%). Únicamente las falanges presentan un alto porcentaje de elementos completos (61%) debido a su tamaño. En cambio, entre los restos no ingeridos el porcentaje de huesos completos es elevado, con valores que suelen superar el 64% de restos completos. No se dispone de datos referentes a las corrosiones digestivas, aunque Bochenski (2005: 43), menciona que no existen corrosiones relacionadas con este predador.

4.5.4.5 El águila perdicera (*Aquila fasciata*)

El águila perdicera es una rapaz que habita la cuenca del Mediterráneo y el sureste asiático. Puede habitar espacios muy variados, aunque tiene predilección por espacios semi-abiertos y nidifica en peldaños rocosos. Su base alimenticia se basa en mamíferos de talla pequeña (e.g., conejo), aves y reptiles. Lloveras et al. (2014a) analizaron conjuntos generados por dichas rapaces en España y Portugal, en los cuales abundaban los conejos y las aves.

Entre los conejos, se observó un predominio de individuos inmaduros. Entre los restos no ingeridos, destaca la abundancia de elementos craneales, aunque su abundancia relativa es del 50%. Radio y pelvis les siguen a mucha distancia (37,5% de representación). El resto de elementos presentan una baja representación, siendo vértebras y costillas las que presentan valores inferiores al 6%. Entre los elementos no ingeridos, la abundancia relativa de cráneos y pelvis supera el 81%. En el resto de elementos el porcentaje de representación es muy bajo, y nulo en el caso de las mandíbulas.

Los huesos de lepórido no ingeridos por águila perdicera se recuperan bastante completos (87,9%), mientras que la fragmentación es moderada (59,6%) entre los ingeridos. La presencia de marcas de pico es escasa (4,1%) y se observa únicamente en restos no ingeridos, en forma de muescas, perforaciones y bordes crenulados, principalmente. Las depresiones y perforaciones se encuentran siempre aisladas, en cinturas, vértebras, cráneo y fémur. Las corrosiones digestivas están presentes solamente en restos ingeridos,

afectando el 72% del conjunto. Se trata sobre todo de digestiones de carácter fuerte, aunque las corrosiones moderadas y extremas también están muy presentes (Lloveras et al., 2014a).

Las acumulaciones de aves generadas por el águila perdicera destacan por un claro predominio del esternón y la pelvis entre los restos ingeridos, estando mal representados el resto de elementos. Entre los huesos ingeridos, el cráneo es el elemento con mayor porcentaje de representación, seguido por los huesos largos de las extremidades posteriores y anteriores. La fragmentación es moderada tanto en restos ingeridos como en no ingeridos (alrededor de 50% de huesos completos), aunque el porcentaje de huesos largos completos es mucho mayor entre los no ingeridos. Las modificaciones mecánicas detectadas sobre los restos afectan un porcentaje elevado de restos no ingeridos (35,1%) y bajo en los ingeridos (1,2%). Se trata mayoritariamente de bordes crenulados, perforaciones y depresiones unilaterales sobre pelvis, esternón, húmero y fémur. Las corrosiones digestivas están presentes en el 71,4% de los restos digeridos, principalmente de carácter fuerte, seguidas por corrosiones moderadas y extremas (Lloveras et al., 2014a). Según estos autores, no es posible distinguir entre las marcas producidas por los picos y/o las garras, ya que pueden presentar morfologías muy similares.

4.5.4.6 El pigargo europeo (*Haliaeetus albicilla*)

El pigargo europeo es un águila que habita principalmente en el norte de Eurasia. Su dieta es variable, en función de la zona que habite, pero normalmente se alimenta de peces, mamíferos y pájaros. Suele habitar zonas de costa o cercanas al agua (Cramp y Simmons, 1980), por lo que las aves acuáticas suelen constituir un elemento importante en su dieta. El hecho que las aves acuáticas sean un elemento principal en su dieta, hace que se carezca de estudios referentes a pequeños mamíferos carnívoros acumulados por esta rapaz. Los únicos referentes de estudio son de predación en aves (Mlikovski, 1996, 2009; Bochenski et al., 2009a), describiéndose exclusivamente conjuntos no ingeridos. No obstante, un estudio reciente realizado por Armstrong (2016), describe los restos de conejo ingeridos y no ingeridos generados por el águila calva americana (*Haliaeetus leucocephalus*). En este estudio el autor destaca que, entre los restos no ingeridos de águila calva hay una representación importante de todos los elementos anatómicos (superándose el 80% de abundancia relativa del conjunto). Por el contrario, el porcentaje de representación entre los elementos ingeridos es escaso. En la mayoría de casos no se supera el 5% de representación. Únicamente en el caso de escápulas y elementos de la extremidad anterior (húmero, radio, ulna), los porcentajes de representación anatómica son más elevados, nunca superando el 20% de abundancia relativa. En lo que refiere a la fragmentación, es

de baja (76,8% de huesos completos, entre los restos no ingeridos) a moderada (47,1% de huesos completos, entre los elementos ingeridos). Las modificaciones mecánicas presentan valores elevados entre los restos no ingeridos (21%), siendo mucho menores en los ingeridos (3,5%). Entre los restos ingeridos, el porcentaje de elementos con corrosiones digestivas es elevado, destacando corrosiones de carácter fuerte (34%) y moderado (32%) (Armstrong, 2016).

Haciendo referencia a los conjuntos de aves generados por pigargo europeo, Mlikovski (1996) y Bochenski et al. (2009a) destacan la presencia importante de esternones, escápulas, coracoides y húmeros, siendo los primeros los que tienen mayor representación. Los elementos de las alas son mucho más abundantes que los de las patas, así como los elementos de las partes proximales superan a los elementos distales de las extremidades. Las extremidades destacan por encima de los elementos del tronco. Por otro lado, cráneos y mandíbulas están poco representados.

La fragmentación en los conjuntos generados por esta rapaz se caracteriza por una baja y/o nula fragmentación de los restos. Los únicos elementos significativamente fragmentados, cuando están presentes, son cráneos, mandíbulas y esternones. Mlikovski (1996), también destaca la fragmentación en las cinturas escapular y pelviana.

En lo que refiere a las modificaciones mecánicas, éstas son abundantes y se sitúan en el esternón, la pelvis y el húmero, de forma múltiple o aislada, pero no se menciona la presencia de punciones opuestas. No se han documentado corrosiones digestivas para este tipo de conjuntos.

4.5.4.7 El aguilucho pálido (*Circus cyaneus*)

El aguilucho pálido es una rapaz que ocupa buena parte de Eurasia y América del Norte. Aunque su dieta se basa principalmente en la caza de pequeños mamíferos más pequeños que la ardilla, insectos y aves del tamaño de un pequeño passeriforme, en ocasiones incluyen en su dieta animales inmaduros de tamaño mayor, como los lagomorfos. Hockett así lo describe en sus estudios (Hockett, 1989, 1991), en los que dice que los conjuntos no ingeridos por esta ave presentan abundante presencia de elementos del miembro posterior. Entre los restos ingeridos, es el miembro anterior el más abundante. Hockett no especifica el grado de fragmentación de los restos, pero indica una elevada presencia de alteraciones mecánicas sobre los restos no ingeridos. Las digestiones son poco frecuentes.

En lo que refiere a acumulaciones de avifauna, no existen trabajos que describan el comportamiento de esta ave con exactitud.

4.5.4.8 Los halcones

Los halcones son aves rapaces de dimensiones menores a las águilas. Aunque en muchos casos su dieta se compone principalmente de pequeños mamíferos, pequeños reptiles y aves y/o insectos, también pueden incorporar otros animales en su dieta de manera ocasional, como los lepóridos o aves de tamaño mayor. Es debido a eso que no existe una bibliografía muy extensa sobre el tipo de acumulaciones de pequeñas presas generadas por estos animales. La bibliografía existente es a menudo escueta.

En el caso de acumulaciones de lepóridos generadas por halcones, existen los trabajos de Hockett (1993, 1995) sobre el halcón pálido (*Falco mexicanus*). Éste describe sus acumulaciones de huesos no ingeridos por presentar un predominio de elementos de los miembros posteriores y las mandíbulas. La fragmentación que producen sobre los huesos es escasa y con escasas modificaciones mecánicas, principalmente hundimientos.

Para acumulaciones de aves generadas por halcones existe una bibliografía algo más extensa. Bochenski et al. (1998) y Bochenski y Tornberg (2003) describieron las acumulaciones de restos ingeridos y no ingeridos por el halcón gerifalte (*Falco rusticolus*). Éstas son aves que habitan en la zona ártica y sub-ártica. Su dieta se compone principalmente de aves de tamaño mediano, como fasiánidos o patos. Entre los restos no ingeridos, abundan coracoides, húmeros y esternones. Las alas predominan por encima de las patas. Del mismo modo, las extremidades superan los elementos torácicos y los elementos del esqueleto apendicular proximal superan a los de las extremidades distales. Dentro de los elementos ingeridos, destacan carpometacarpos y tibiotarsos. Igual que en otras rapaces, los restos no ingeridos se preservan muy completos. Por el contrario, los huesos ingeridos presentan una elevada fragmentación. Aunque las modificaciones mecánicas, no se presentan en porcentajes demasiado elevados (3% de los coracoides y 15% de los húmeros), las digestiones afectan fuertemente los restos ingeridos. Las modificaciones mecánicas se sitúan principalmente cerca de las zonas articulares.

Además del trabajo realizado por Bochenski y sus compañeros (Bochenski et al., 1998; Bochenski y Tornberg, 2003), Laroulandie describió acumulaciones de huesos largos de paloma no ingeridos generados por el halcón peregrino o *Falco peregrinus* (Laroulandie, 2000, 2002). La autora destaca la abundancia de húmeros y ulnas en el conjunto estudiado, mientras que los huesos de las patas están vagamente representados. De este modo, hay un claro predominio de alas por encima de las patas y abunda más los elementos proximales que los distales en las extremidades. Sus descripciones constatan una buena preservación de restos completos (>60%). Los impactos producidos por el pico están presentes en el conjunto de forma abundante. Pueden afectar entre un 30% y un

66% de los huesos largos. Normalmente se presentan en forma de un solo agujero, aunque también pueden ser múltiples y bilaterales. Generalmente se localizan en los extremos proximales de los huesos.

Para terminar, hay que destacar un estudio presentado por Montalvo et al. (2011), referente a las acumulaciones del caracara carancho (*Caracara plancus*) sobre restos de ave (ingeridos y no ingeridos). Esta especie pertenece al orden de las Falconiformes y, aunque habita principalmente en América del Sur, puede proporcionar pistas sobre el tipo de acumulaciones generadas por halcones. Según este estudio, los conjuntos de aves no ingeridas generados por dicho predador conservan con mayor frecuencia el esternón y el húmero, aunque su porcentaje de representación no llega al 40%. El resto de huesos largos generalmente es bajo. Los elementos del ala son más abundantes que los de la pata, así como también predominan los elementos proximales. La alta presencia de esternones respecto otros huesos largos hace que los elementos del torso destaquen por encima de las extremidades. Entre los huesos ingeridos, abundan la escápula i los huesos largos, de los cuales su abundancia relativa supera el 75% y puede llegar hasta el 100% en los tarsometatarsos. El resto de elementos está menor representado o es inexistente. Contrariamente a los restos no ingeridos, los restos ingeridos destacan por un predominio de las patas por encima de las alas. Lo mismo pasa con los elementos distales respecto los proximales y con los elementos del torso, que se ven poco representados. Los restos generalmente están poco fragmentados en los restos no ingeridos, mientras que la fragmentación es fuerte en los ingeridos. Algunas modificaciones mecánicas se han podido observar sobre restos no ingeridos, como perforaciones con formas irregulares en los huesos planos y en las zonas articulares de húmeros y coracoides. Las digestiones están presentes entre los restos ingeridos en elevadas proporciones. Se trata de digestiones de carácter fuerte. Al tratarse de predadores diurnos, causan una elevada corrosión digestiva que altera fuertemente los huesos, también típica de mamíferos carnívoros como el lobo. Aun así, ésta no se ve especialmente reflejada en los restos ya que ingieren pocos huesos y, cuando lo hacen, no es en el mismo nido (no tienen zonas de regurgitación fijas).

4.5.4.9 El alimoche común (*Neophron percnopterus*)

El alimoche común es un ave que ampliamente distribuido por Eurasia, desde la zona paleo-ártica hasta el norte de África. Su dieta es generalista, alimentándose desde huevos de pájaro hasta heces de mamíferos. Se caracteriza por tener hábitos carroñeros y oportunistas. No obstante, en ocasiones puede llegar a cazar presas del tamaño de pequeñas aves y conejos. Sanchis et al. (2010, 2011b) y Sanchis (2012) hicieron una primera aproximación a los restos acumulados por este predador. Recientemente, dos

nuevos estudios proporcionan datos más amplios al respecto (Lloveras et al., 2014b; Sanchis et al., 2014). En estos estudios se analizan las acumulaciones de huesos no ingeridos generadas por el alimoche. Cabe destacar que entre los restos no únicamente se encuentran lepóridos y aves, sino también otros animales de mayor tamaño aportados posiblemente fruto de la acción carroñera de esta rapaz.

Según Lloveras et al. (2014b), entre los restos de lepórido acumulados por esta ave, destaca la presencia de cráneos y mandíbulas. Las cinturas, fémures, metatarsos y elementos del esqueleto axial se ven raramente preservados. La fragmentación de los restos es baja, con un 81,2% de los huesos completos y algunos elementos en conexión anatómica. Las marcas de pico se observan en un 7,5% del conjunto, especialmente en mandíbulas y vértebras. Corrosiones digestivas de carácter moderado se han podido detectar en un único resto de lepórido (0,8% del conjunto).

Por otro lado, el análisis planteado por Sanchis et al. (2014) confirma la baja fragmentación de los restos de lepórido acumulados por el alimoche común, así como la presencia de alteraciones mecánicas sobre los cuerpos vertebrales. Las digestiones tampoco suelen afectar estos restos. No obstante, estos autores afirman que los elementos de lepórido más abundantes en los conjuntos analizados de alimoche común son fémures, pelvis, radios y ulnas. Aun así, su porcentaje de representación no supera el 45,4% en ninguno de los casos.

En lo que refiere a los conjuntos de aves generados por el alimoche, hay que destacar una baja abundancia de elementos representados. Aunque la mayor parte de partes esqueléticas están representadas, sus porcentajes no superan el 33%, siendo los elementos pectorales y de las alas los más abundantes. Las alas, elementos proximales y elementos de la zona pectoral predominan por encima del resto (Lloveras et al., 2014b). Contrariamente, Sanchis et al. (2014) destacan la abundancia de elementos de las extremidades posteriores, con valores que pueden superar el 50% de representación. El esternón está también bien representado. Esta diversidad podría darse por la etología carroñera del alimoche.

Igual que en los restos de lepórido, la fragmentación en huesos de aves es baja, con cerca de un 60% de huesos completos. Según Lloveras et al. (2014b), las modificaciones producidas por picos se encuentran en un 28,3% de los casos, siendo más abundantes en pelvis y esternón. También se presentarían en el cráneo y en otros huesos largos y vértebras (Lloveras et al., 2014b; Sanchis et al., 2014). Siempre se trata de perforaciones, depresiones, bordes crenulados y muescas unilaterales, con morfologías semicirculares, triangulares o rectangulares.

Lloveras et al. (2014b) también observan un porcentaje de huesos de ave digeridos por el alimoche que llega hasta un 23,9% del conjunto. Las digestiones presentadas son mayoritariamente de carácter moderado, aunque también existen corrosiones leves.

Predador	Acumulación	Edad	Elemento predominante	Anterior vs posterior	Número elementos completos	Modificaciones mecánicas	Digestión	Referencia	
Rapaces nocturnas	Búho real (<i>Bubo bubo</i>)	Ingeridos	Variable	Vértabras, falanges y metápodos	anterior ≤ posterior	10-90% (moderado-alto)	-	>50% (ligera-moderada)	Guillem y Martínez Valle, 1991; Martínez Valle, 1996; Sanchis, 1999, 2000, 2001; Cochard, 2004a, 2004c; Yravedra, 2004, 2006; Lloveras et al., 2009a, 2012b; Armstrong, 2016
		No ingeridos	Variable	Coxal, tibia, fémur	anterior < posterior	45-75% (moderado-alto)	<4,6%	-	Martínez Valle, 1996; Yravedra, 2004, 2006; Lloveras et al., 2009a, 2012b; Armstrong, 2016
	Lechuza (<i>Tyto alba</i>)	Ingeridos	Inmaduros	Miembro anterior, mandíbula y vértebras	anterior > posterior	0,72 (bajo)	0,8-1,4%	Ligera-moderada	Hockett, 1991, 1993, 1995
Rapaces diurnas	Águila real (<i>Aquila chrysaetos</i>)	Ingeridos	Variable	Vértabras, cráneo, calcáneo, coxal	anterior > posterior	Bajo	-	Fuerte-extrema	Martínez Valle, 1996; Hockett, 1995
		No ingeridos	Variable	Miembro posterior (50-100%)	anterior < posterior	30-80% (moderado-alto)	0,3-0,2%	-	Hockett, 1993, 1995; Schmitt, 1995; Martínez Valle, 1996
	Águila imperial ibérica (<i>Aquila adalberti</i>)	Ingeridos	-	Falanges (99%), molares (78,1%), tibia (50%)	anterior < posterior	28% (bajo)	0,50%	98% (fuerte-extrema)	Lloveras et al., 2008b
	Águila perdicera (<i>Aquila fasciata</i>)	Ingeridos	Inmaduros	Molares (77,1%), cráneo, mandíbula (50%)	anterior < posterior	59,6 (moderado)	-	72% (moderada-fuerte)	Lloveras et al., 2014a
		No ingeridos	Inmaduros	Cráneo (87,5%), pelvis (81,3%), molares (63,5%)	anterior < posterior	86,9% (alto)	4,10%	-	Lloveras et al., 2014a
	Pigargo europeo (<i>Haliaeetus albicilla</i>)	Ingeridos	-	Esternon (98,3%), costillas (70,4%)	anterior > posterior	41,7% (moderado)	3,50%	Elevado (moderada-fuerte)	Armstrong, 2016
		No ingeridos	-	Esqueleto completo (90-100%)	anterior < posterior	76,8% (alto)	21%	-	Armstrong, 2016
	Aguilucho pálido (<i>Circus cyaneus</i>)	Ingeridos	-	Miembro anterior (85-100%), mandíbula (100%)	anterior > posterior	Moderado	-	Poco frecuente	Hockett, 1989, 1991
		No ingeridos	-	Coxal (100%), tibia (93%), mandíbula (68%), fémur (65%)	anterior < posterior	Moderado	Abundantes	-	Hockett, 1989, 1991
Halcón de las praderas (<i>Falco mexicanus</i>)	No ingeridos	Adultos	Tibia (100%), calcáneo (69%), astrágalo (65%)	anterior < posterior	Alto	Escasas	-	Hockett, 1993, 1995	
Alimoche común (<i>Neophron percnopterus</i>)	No ingeridos	-	Cráneo, mandíbula (60%)	-	81,2% (alto)	7,50%	0,80%	Sanchis et al., 2010, 2011b, 2014; Sanchis, 2012; Lloveras et al., 2014b	

Capítulo 4. Metodología

Predador	Acumulación	Edad	Elemento predominante	Anterior vs posterior	Número elementos completos	Modificaciones mecánicas	Digestión	Referencia	
Pequeños mamíferos carnívoros	Lince (<i>Lynx pardinus</i>)	Ingeridos	-	Molares (85%), mandíbula (82,1%), maxilar (64,3%)	anterior>posterior	20% (bajo)	0,26%	96,9% (fuerte-extrema)	Lloveras et al., 2008a
		No ingeridos	-	Tibia, calcáneo, astrágalo, metatarsos (80-100%)	anterior<posterior	72,8-94% (alto)	0,8-1,8%	-	Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015
	Gato salvaje (<i>Felis silvestris</i>)	Ingeridos	-	Escápula (100%), húmero, radio, ulna (50%)	-	11,5% (bajo)	-	98,6% (fuerte-extrema)	Lloveras et al., 2016
		No ingeridos	-	Esqueleto completo (>80%), excepto húmero, patella y vértebras	anterior<posterior	92% (alto)	6%	-	Lloveras et al., 2016
	Zorro común (<i>Vulpes vulpes</i>)	Ingeridos	Variable	Escápula, tibia (75-83,3%), fémur, Húmero, tibia (50-75%)	anterior≥posterior	7,9-16% (bajo)	-	11-35% (fuerte-extrema)	Sanchis, 1999, 2000, 2012; Cochard, 2004a, 2004b; Sanchis y Pascual, 2011; Lloveras et al., 2012a
		No ingeridos	Variable	Tibia, fémur, coxal, maxilares y esqueleto apendicular (40-70%)	anterior≈posterior	38,7-89% (alto)	1,7-32%	-	Hockett, 1999; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Hockett y Haws, 2002; Cochard, 2004a, 2004b; Sanchis y Pascual, 2011; Lloveras et al., 2012a; Krajcarz y Krajcarz, 2012
	Coyote/perro (<i>Canis latrans/Canis lupus familiaris</i>)	Ingeridos	-	Escápula, pelvis, huesos largos (80-90%), axial, astrágalo (50%)	anterior=posterior	7-21,5% (bajo)	-	Abundante (moderada/fuerte-extrema)	Payne y Muson, 1985; Schmitt y Juell, 1994; Armstrong, 2016
		No ingeridos	-	Tibia, calcáneo, astrágalo, metatarsos (30%)	anterior=posterior	87,3% (alto)	5,1%	-	Armstrong, 2016
	Zorro/tejón (<i>Vulpes vulpes/Meles meles</i>)	Ingeridos y no ingeridos	Adultos	Miembro posterior	anterior<posterior	-	11-1-14,8%	14-15,8%	Mallye et al., 2008

Tabla 4. Características principales de las acumulaciones de lepóridos generadas por distintos predadores.

Predator		Acumulación	Elemento predominante	Alas vs patas	Torso vs extremidades	Proximal vs distal	Número elementos completos	Modificaciones mecánicas	Digestión	Referencia
Rapaces nocturnas	Búho real (<i>Bubo bubo</i>)	Ingeridos	Tarsometatarso, húmero, carpometacarpo (>90%)	ala≥pata	torso<extremidades	proximal>distal	30-60% (moderado)	19,60%	Ligera-Moderada	Bochenski et al., 1993; Bochenski y Nekrasov, 2001; Bochenski y Tomek, 1997; Laroulandie, 2000, 2002
	Cárabo común (<i>Strix aluco</i>)	Ingeridos	Cráneo, pico, húmero, ulna (>80%)	ala>pata	torso<extremidades	proximal>distal	30-60% (moderado)	-	Ligera-Moderada	Bochenski et al., 1993; Bochenski y Tomek, 1997
	Búho chico (<i>Asio otus</i>)	Ingeridos	Húmero, ulna (>95%)	ala=pata	torso<extremidades	proximal>distal	30-60% (moderado)	-	Ligera	Bochenski y Tomek, 1994, 1997
Rapaces diurnas	Gerifalte (<i>Falco rusticolus</i>)	Ingeridos	Carpometacarpo, tibiotarso (>85%)	ala=pata	torso<extremidades	proximal=distal	<30% (bajo)	-	Intensa	Bochenski et al., 1998
		No ingeridos	Esternon, coracoides, húmero (>90%)	ala>pata	torso<extremidades	proximal>distal	>60% (alto)	0,20%	Ausente	Bochenski y Tornberg 2003
	Halcón peregrino (<i>Falco peregrinus</i>)	No ingeridos	Húmero, ulna	ala>pata	torso<extremidades	proximal>distal	>60% (alto)	3,80%	Ausente	Laroulandie, 2000, 2002
	Águila imperial (<i>Aquila heliaca/Aquila adalberti</i>)	Ingeridos	Cráneo, pico (>89%)	ala<pata	torso<extremidades	proximal=distal	<30% (bajo)	-	Intensa	Bochenski et al., 1997
		No ingeridos	Esternon, húmero (>84%)	ala>pata	torso<extremidades	proximal>distal	>60% (alto)	-	Ausente	Bochenski et al., 1997
	Águila real (<i>Aquila chrysaetos</i>)	No ingeridos	Esternon (100%), coracoides, húmero (>65%)	ala>pata	torso>extremidades	proximal>distal	>60% (alto)	-	Ausente	Bochenski et al., 1999
	Águila perdicera (<i>Aquila fasciata</i>)	Ingeridos	Cráneo (100%), fémur, tibiotarso, radio, tarsometatarso, carpometacarpo (75-87,5%), escápula, falanges, coracoides (50-68,8%)	ala<pata	torso<extremidades	proximal≤distal	30-60% (moderado)	35,10%	Intensa-Extrema	Lloveras et al., 2014b

Capítulo 4. Metodología

Predador	Acumulación	Elemento predominante	Alas vs patas	Torso vs extremidades	Proximal vs distal	Número elementos completos	Modificaciones mecánicas	Digestión	Referencia	
	No ingeridos	Esternon, synsacrum (100%)	ala>pata	torso>extremidades	proximal≥distal	30-60% (moderado)	1,20%	Ausente	Lloveras et al., 2014b	
Alimoche común (<i>Neophron percnopterus</i>)	No ingeridos	Esternon, coracoides, húmero, escápula, synsacrum (20-35%)	ala>pata	torso>extremidades	proximal>distal	30-60% (moderado)	28,30%	Ligera-Moderada	Lloveras et al., 2014a	
Pigargo europeo (<i>Heliaeetus albicilla</i>)	No ingeridos	-	ala>pata	torso<extremidades	proximal>distal	>60% (alto)	9,10%	Ausente	Mlíkovský, 1996; Bochenki et al., 2009a	
Pequeños mamíferos carnívoros	Gato (<i>Felis silvestris</i>)	No ingeridos	-	-	-	>100% (alto)	x	Ausente	Laroulandie, 2000	
	Zorro polar (<i>Alopex lagopus</i>)	No ingeridos	Húmero, tibiotarso, coracoides, synsacrum, esternón	ala>pata	torso<extremidades	proximal>distal	30-60% (moderado)	44%	Ausente	Monchot y Gendron, 2013
	Zorro/tejón (<i>Vulpes vulpes/Meles meles</i>)	No ingeridos	Patas delanteras y traseras	ala<pata	-	-	48% (moderado)	c.25%	x	Mallye et al., 2008
	Lince (<i>Lynx pardinus</i>)	No ingeridos	Costillas, cráneo, synsacrum, fémur, tibiotarso, tarsometatarso (50-77,1%)	ala<pata	torso<extremidades	proximal>distal	>85% (alto)	4%	Ausente	Rodríguez-Hidalgo et al., 2016
	Jineta	Ingeridos	-	-	-	-	<30% (bajo)	x	Intensa	Laroulandie, 2000

Tabla 5. Características principales de las acumulaciones de aves generadas por distintos predadores. “x” significa “presencia”

4.6 Alteraciones humanas

4.6.1 Marcas de corte

Una de las modificaciones más características para asociar un conjunto faunístico con la actividad humana son las marcas de corte o *cut-marks*. Estas alteraciones son accidentes que se producen durante el procesado de las presas cuando el filo de una herramienta entra en contacto de forma no intencional con la superficie del hueso.

Las marcas de corte son estrías alargadas y lineales, que pueden variar en anchura o longitud, y que presentan una sección transversal en forma de “V”. Su fondo presenta micro-estriación longitudinal paralela al eje. Pueden aparecer pequeñas estrías que divergen del surco principal de la marca, en su inicio o al final, las cuales se conocen como “estrías secundarias” (Binford, 1981; Shipman y Rose, 1983). Además, las marcas de corte pueden ir acompañadas de pequeñas estrías paralelas a la principal, conocidas como “efecto *shoulder*”.

Existen otros elementos en las marcas de corte que pueden ayudar a deducir la direccionalidad en que se ha hecho el corte, como los conos hercianos (Bromage y Boyde, 1984). Éstos son pequeños levantamientos triangulares situados en la zona lateral de la estría principal de la marca. Son resultado de la presión ejercida sobre el hueso, que produce la marca en sí.

Los criterios mencionados ayudan a discriminar las marcas de corte de aquellas estrías producidas por otros agentes biológicos (e.g., surcos producidos por los dientes de mamíferos carnívoros o picos/garras de rapaces) o post-deposicionales, como el pisoteo (ver apartado 4.9.1).

Dentro de las marcas de corte, se pueden diferenciar de forma general cuatro tipologías distintas (Binford, 1981; Shipman y Rose, 1984):

- **Incisiones** (*incisions*). Son estrías finas que se producen cuando el filo de la herramienta entra en contacto con la superficie ósea. Pueden aparecer aisladas o agrupadas y orientarse de forma longitudinal, oblicua o transversal respecto el eje longitudinal del hueso. Pueden ser rectas, curvas o sinuosas.
- **Aserrados** (*sawing marks*). Son incisiones cortas y profundas que forman un “zig-zag”, fruto de una misma acción repetida sobre el hueso. Suelen localizarse transversales u oblicuas al eje longitudinal del hueso.
- **Tajos** (*chop marks*). Son marcas cortas, profundas y anchas. Se producen al golpear con fuerza el filo del artefacto sobre el hueso. Suelen aparecer vinculadas a tareas

que requieren más incidencia para separar los tejidos del hueso, como en el caso de las inserciones musculares. Por eso es normal que se localicen cerca de las regiones articulares, donde los tendones e inserciones son más abundantes.

- **Raspados** (*scraping marks*). Estrías poco profundas y anchas que recorren longitudinalmente el hueso y se asocian a la acción de extracción del periostio que recubre el hueso. Se producen por el contacto transversal del filo de la herramienta sobre el hueso y a su posterior desplazamiento sobre la superficie.

Como se puede intuir, no todas las marcas son fruto de una misma actividad en el procesado de una presa (ver apartado 4.6.5). Los tajos, por ejemplo, es típico encontrarlos en zonas vinculadas al despiece de la presa, y suelen ir vinculados a esta actividad. En cambio, las incisiones son marcas que pueden reflejar distintas actividades en función de su localización (zona del hueso), su situación (e.g., agrupadas, aislada, cruzadas), su orientación (longitudinal, transversal, oblicua o cruzada), su disposición (recta, curvada, sinuosa).

Aunque las marcas de corte pueden encontrarse en huesos de animales de pequeño tamaño su frecuencia suele ser menor que en animales de mayores dimensiones, principalmente porque su tamaño permite que sean procesados con las manos y la boca con facilidad, sin necesidad de usar herramientas (e.g., Sanchis, 2012; Blasco, 2011; Val et al., 2016). Por esta razón, la ausencia de marcas de corte no implica necesariamente que estos animales no fueran depositados en un lugar fruto de actividades antropogénicas. Aurore Val y sus colegas así lo plasmaron en un estudio experimental realizado sobre huesos de columbiformes (Val et al., 2016), donde se constató que el consumo de estos pájaros podía hacerse prescindiendo de herramientas y, en consecuencia, sin marcas de corte.

4.6.2 Mordeduras humanas

Igual que los carnívoros, los humanos pueden dejar marcas de mordeduras sobre los huesos al hacer un consumo directo de la carne y/o al fracturar los huesos para acceder al tuétano o a la grasa contenida en las epífisis. Éste es un hecho documentado también a nivel etnográfico (Weisler y Gargett, 1993; Landt, 2004, 2007; Lupo y Schmitt, 2005). La discriminación de las mordeduras producidas por homínidos de las de carnívoros es un tema de discusión vigente y que ha conllevado la publicación de múltiples estudios (Laroulandie, 2000, 2001, 2005a; Pérez Ripoll, 2005; Lupo y Schmitt, 2005; Landt, 2004, 2007; Martínez, 2009; Saladié 2009, 2013; Sanchis, 2012; Fernández-Jalvo y Andrews, 2011). Esto es especialmente evidente en el ámbito de las *small prey*, en los que este tipo

de modificaciones es más común por el limitado uso de herramientas en su procesado (Laroulandie, 2000, 2001, 2005a; Cochard, 2004a; Landt, 2004, 2007; Martínez, 2009; Pérez Ripoll, 2005; Lupo y Schmitt, 2005; Blasco, 2008, 2011; Sanchis y Fernández Peris, 2008; Blasco y Fernández Peris, 2009; Lloveras et al., 2009a; Sancis, 2012; Blasco et al., 2013).

Distinguir el agente que originó las mordeduras es una ardua tarea que no siempre puede ser resuelta con éxito. Los humanos actúan sobre los huesos con patrones similares a los carnívoros. Esto implica, por un lado, que la morfología de las mordeduras es similar a las producidas por carnívoros, pudiendo describir las alteraciones superficiales del mismo modo (depresiones, perforaciones, surcos, muescas y bordes crenulados). Por otro lado, tal como Landt sugiere (Landt, 2004, 2007), las características del tejido óseo en pequeñas presas hacen que los huesos reaccionen de forma distinta a como sería de esperar respecto los estudios de macrofauna existentes (e.g., Domínguez-Rodrigo y Piqueras, 2003; Delaney-Rivera et al., 2009; Andrés et al., 2012; Saladié et al., 2013). Esto hace que las dimensiones de las mordeduras de homínidos sobre los huesos no varíen demasiado respecto a otros predadores, solapándose los valores métricos con los de otros carnívoros.

En un estudio llevado a cabo sobre las modificaciones producidas por mordeduras humanas en huesos de pequeñas presas por parte de los Bofi, en la República central africana, Landt (2007) plantea una serie de criterios diagnósticos de las mordeduras producidas por humanos (ver Landt, 2007, Table 1). Según este investigador, las mordeduras humanas suelen tener fondos planos y comúnmente se asocian a bordes de fractura. También es común la presencia de descamaciones o muescas en estos bordes de fractura. No obstante, el mismo autor resalta la dificultad de diferenciar las mordeduras humanas de las de otros carnívoros en contextos en los que ambos grupos se postulan como posibles acumuladores, ya que tanto a nivel morfológico como métrico se presentan características similares, sino idénticas. Resultados similares son también mencionados por Martínez (2009) en su estudio etnográfico sobre los Nukak, forrajeros de la amazonia colombiana. Laroulandie (2000) menciona la presencia de esquirlas parasitarias en los bordes crenulados y elementos corticales en las perforaciones de huesos de ave producidas por humanos. Otros autores (Sanchis, 2012; Saladié, 2009) asocian la combinación sobre un mismo elemento de mordeduras humanas y fracturas producidas al flexionar el hueso a actividad antrópica (ver apartado 4.6.3). Estas fracturas, similares al *peeling*, son comúnmente encontradas en conjuntos arqueológicos (e.g., Cochard, 2004a; Sanchis, 2012; Blasco, 2011; Blasco y Fernández Peris, 2009; Blasco et al., 2011; Blasco et al., 2016).

Así pues, la identificación de mordeduras humanas en conjuntos de pequeñas presas debe ser tomada con cautela, especialmente si el contexto estudiado es frecuentado por carnívoros. Únicamente la combinación de valores métricos y elementos morfológicos distintivos en los huesos, así como su combinación con otras alteraciones estructurales (especialmente la fractura) nos ayudarán a discriminar posibles mordeduras humanas en *small prey*.

4.6.3 Fracturación antrópica

A diferencia de otras presas, como los ungulados, la fracturación antrópica es difícil de distinguir en animales de tamaño más pequeño, principalmente porque carecen de elementos diagnósticos como podrían ser conos de percusión, puntos de impacto, esquirlas parasitarias, etc. Algunos autores se han interesado en estudiar las fracturas producidas sobre los huesos de pequeñas presas, como los lepóridos, con la finalidad de identificar la fracturación intencional producida sobre sus éstos (Pérez Ripoll, 2006; Sanchis et al., 2011a; Lloveras et al., 2009b; Cochard et al., 2012; Sanchis, 2012; Aparicio et al., 2015).



Figura 8. Fracturación de hueso de conejo mediante el mordisqueo-flexión en la zona proximal del hueso. Foto: Carolina Aparicio.

En general, se acepta que la fracturación de huesos de conejo puede realizarse mediante cuatro métodos distintos principales:

- **Fractura por percusión.** Es la más difícil de distinguir, ya que provoca un alto grado de fracturación en los huesos. El objetivo es machacar las epífisis de los huesos con un percutor, con la finalidad de acceder al tuétano. Pueden causar muescas puntiagudas, con grietas y astillas, aunque por la elevada fragmentación producida no siempre será posible observarlas. Es típico localizarlas en húmeros, fémures y tibias.

- **Fractura por mordedura.** Se produce al ejercer presión con los dientes, sin llegar a flexionar el hueso. La presión ejercida provoca el colapso y fractura del hueso, dejando una o dos muescas contrapuestas en el punto donde se ha ejercido la presión (Figuras 8 y 9). Puede presentar arrastres producidos por los dientes. Se pueden encontrar tanto en huesos largos como en huesos planos. Sanchis (2012) distingue una variante de la fractura por mordedura, vinculada a la acción repetitiva de los dientes para aprovechar los fragmentos de carne adherida al hueso. Es lo que él menciona como mordisqueo.
- **Fractura por flexión.** Resultado de ejercer fuerza en flexión en las extremidades del hueso para provocar su fracturación. Genera una fractura transversal, típica en radio y ulna, tibia distal, costillas y cuello escapular.
- **Fractura por mordedura-flexión.** Resultado de utilizar los dientes como tercera mano, aguantando el hueso mientras se ejerce flexión sobre él, provocando su fractura. Es la más característica y diagnóstica de actividad humana, a un carnívoro le sería imposible replicar el mismo movimiento. Igual que la fractura por flexión, causa planos de fractura con bordes dentados, oblicuos y de aspecto irregular en la cara de extensión, similares al *peeling* y generando descamaciones corticales. En la cara de compresión, las fracturas serían transversales con bordes mixtos y/o oblicuos.



Figura 9. Reconstrucción de un fémur de conejo fracturado (caras anterior y posterior) durante una experimentación realizada por Aparicio et al. (2015). Se puede observar como las muescas, fruto de la fractura por mordiscos están presentes en ambas caras.

El húmero, el fémur y la tibia son los huesos largos más afectados en el proceso de fracturación, por tener una mayor cantidad de tuétano en su interior. Su fractura va a causar la eliminación de las epífisis, generando así tubos óseos conocidos como cilindros

diafisarios, tal y como se muestra en la Figura 10 (Cochard, 2004a; Pérez Ripoll, 2002, 2004; Lloveras et al., 2009b; Cochard et al., 2012).

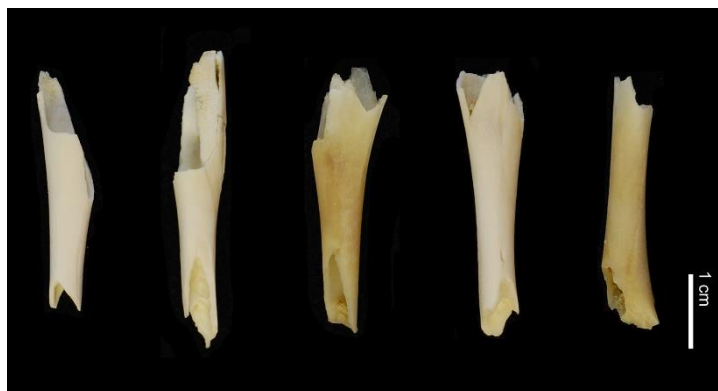


Figura 10. Cilindros diafisarios producto de fracturación intencional. Extraído de Aparicio et al. (2015).

En lo que refiere a las aves, la fracturación antrópica producida sobre sus restos es un ámbito poco explorado hasta el momento, al menos cuando se trata de diagnosticar acciones humanas de las producidas por otros agentes. Véronique Laroulandie menciona un tipo de fracturación ósea característica en los huesos del ala de las aves al intentar desarticular el húmero del radio-ulna, mediante la hiperextensión (o extensión forzosa - opuesta) de la articulación del codo (Laroulandie, 2000; Laroulandie et al., 2008). En el transcurso de esta acción, se han distinguido desgarramientos a nivel de la epífisis proximal de la ulna, que en algunos casos pueden ser similares al *peeling*. El húmero también puede verse afectado, presentando hundimientos o perforaciones a nivel de la fosa oleocraneana, por efecto de la penetración del oleocráneo (porción proximal de la ulna) al realizar el movimiento de extensión. Algunos levantamientos en la parte medial de la epífisis distal de húmero pueden asociarse a esta misma acción (Laroulandie, 2000; 2005a; Laroulandie et al., 2008). Menos recurrentes pero presentes son los desgarramientos o fractura de las epífisis proximales en el radio (Laroulandie et al., 2008).

Para poder determinar con mayor precisión la fracturación antrópica en huesos de ave, Romero et al. (2016) planificaron una serie experimental para identificar fracturas antrópicas en huesos largos de ave, a partir de la fractura sistemática de fémures de pollo. Estos autores llegan a la conclusión que las fracturas en fresco se caracterizan por una delineación curvada, de ángulos mixtos, bordes irregulares y astillamientos. Igual que en el caso de los lepóridos (ver apartado 4.6.2 sobre mordeduras), observan la presencia de mordeduras asociadas a las fracturas. Aun así, este estudio se basa únicamente en fémures de ave, excluyendo otros huesos largos. El hecho que los restos pertenezcan a individuos inmaduros puede también condicionar los resultados obtenidos.

Al igual que en huesos de conejo, los huesos largos de ave podrían ser sistemáticamente fracturados por humanos con finalidades alimenticias, tal y como observan Lefèvre y Pasquet (1994) en la Patagonia, produciendo morfologías similares a los cilindros diafisarios típicos de conjuntos de lepóridos.

4.6.4 Cremación

El uso del fuego implica un avance importante en la variación de modos de vida de los grupos humanos en el Pleistoceno. No es sólo un avance a nivel culinario, ofreciendo la posibilidad de cocinar y/o preparar la carne para una mejor ingestión, sino que su incorporación tuvo otras implicaciones. El fuego aportó luz, lo cual permitió poder alargar horas a las distintas rutinas diarias de los homínidos. Además, ofreció protección ante posibles predadores e, incluso ayudó al desarrollo de la socialización y la cohesión del grupo. En este sentido, algunos autores, como Binford, ya intentaron analizar a nivel etnográfico las implicaciones del fuego y extrapolar esta realidad al registro arqueológico (Binford, 1981; Brain, 1981).

Actualmente, existen muchos trabajos que hacen referencia a las alteraciones que el fuego produce sobre los huesos (e.g., Shipman et al., 1984; Nicholson, 1993; Stiner et al., 1995; Bennett, 1999; Thompson, 2004), intentando distinguir su grado de afectación. Una identificación a nivel macroscópico es posible, pudiendo identificar distintos grados de coloración (e.g., Shipman et al., 1984; Shipman, 1988; Nicholson, 1993; Stiner et al., 1995). No obstante, otros criterios a nivel microscópico pueden ayudar a determinar la afectación de las cremaciones sobre los huesos, ya sea a nivel de observación de morfologías corticales (Shipman et al., 1984) o mediante métodos que implican técnicas analíticas basadas en difracción de rayos X, espectrometría de infrarojos, termogravimetría o bioquímica de aminoácidos (e.g., Kiszely, 1973; Bonucci y Graziani, 1975; Shipman et al., 1984; Nicholson, 1993; Stiner et al., 1995; Taylor et al., 1995; Bennett, 1999; Villa et al., 2002).

La coloración adquirida por los huesos por contacto con fuego puede depender de la intensidad de temperatura de exposición, el tiempo, la composición química del suelo, la densidad ósea de los restos expuestos, del nivel de contacto que ha tenido el hueso con la llama (contacto directo del hueso - con o sin carne adherida -, o indirecto) o de la edad y talla del individuo. Muchos autores han intentado definir cómo estos distintos factores se ven reflejados en la coloración ósea, llegando a conclusiones similares en lo que refiere a los estadios de coloración (Kiszely, 1973; Albizuri et al., 1993; Nicholson, 1993; Lyman, 1994; Stiner et al., 1995; Rosell, 2001; Cáceres, 2002; Cáceres et al., 2002; Thompson, 2004). Habría un primer estadio en que el hueso mantiene tonalidades claras sin

alteraciones aparentes, adquiriendo tonalidades marrones a medida que la afectación se intensifica, fruto de la alteración de los componentes orgánicos e inorgánicos que lo forman. La pérdida de oxígeno de los restos acaba por generar coloraciones negras, típicas de la carbonización del hueso, transformándose en blanco cuando la pérdida de componentes orgánicos es completa. En este momento se adquiriría la máxima alteración (Cáceres, 2002). Así mismo, la aparición de rugosidades y craquelados en los huesos se incrementarían a medida que se debilita la estructura interna de éstos, al perder materia orgánica (Shipman et al., 1984).

A pesar de los múltiples estudios existentes sobre las propiedades óseas en los procesos de cremación, en el presente trabajo se han utilizado valoraciones macroscópicas basadas en los grados de coloración de los restos (Figura 11) siguiendo los criterios establecidos por Stiner et al. (1995):

- **Grado 0:** sin alteración aparente.
- **Grado 1:** superficie ósea con pequeños puntos dispersos de color marrón, conservando parte de su colágeno.
- **Grado 2:** el hueso presenta coloración marrón homogénea.
- **Grado 3:** el hueso está carbonizado, adquiriendo un color negro. El colágeno se ha perdido por completo en esta fase.
- **Grado 4:** coloración gris y/o azulada del hueso.
- **Grado 5:** el hueso está completamente calcinado, de color blanco.

Hay que tener presente que la gradación de colores de un hueso no tiene por qué ser homogénea en toda su superficie, por lo que será común encontrar dobles y/o triples coloraciones. Algunos autores (Rosell, 2001; Laroulandie, 2000, 2005a; Lloveras et al. 2009b), relacionan este fenómeno como el resultado de la exposición del hueso al fuego cuando aún tenía carne adherida, fruto del asado de la carne previo a la descarnación. Las zonas protegidas por tejido muscular tardarán de este modo más tiempo a modificar sus propiedades, mientras que las zonas directamente expuestas a la llama se verán afectadas con mayor rapidez. Este fenómeno fue también observado por Vigne y Balasse (2004) en el caso de los lepóridos; y por Laroulandie (2000, 2005a), en los referentes de avifauna. Contrariamente a estos planteamientos, otros autores argumentan que las dobles coloraciones pueden aparecer en restos contenidos en el sustrato, por la realización de un fuego encima del sedimento que los cubre (Graff, 1961; Stiner et al., 1995; Bennett, 1999; Pérez, 2014, 2015). En este sentido, las dobles/triples coloraciones podrían ser producidas de manera accidental, y posteriores a su enterramiento y no con finalidades

alimenticias. La localización y disposición de las coloraciones podrá dar pistas en este sentido (e.g., Lyman, 1994; Rosell, 2001; Cáceres, 2002).



Figura 11. Principales grados de alteración establecidos en este trabajo (de 1 a 5), según los criterios marcados por Stiner et al. (1995).

Como se ha visto, pueden haber múltiples razones por las que los huesos aparezcan quemados en un contexto arqueológico (Spenneman y Colley, 1989), ya sean alimenticias, accidentales o utilitarias. La literatura se ha dedicado a explorar la distinción entre fuegos intencionales de aquellos de origen natural (e.g., Lyman, 1994; Rosell, 2001, Cáceres, 2002; Cain, 2005; Mallol et al., 2013). Sin embargo, dentro de las cremaciones intencionales no alimenticias hay que distinguir aquellas acumulaciones de huesos quemados que son echados al fuego con finalidades higiénicas y de limpieza del lugar (Spenneman y Colley, 1989), o cuando estos son usados como combustible (e.g., Costamagno et al., 1999, 2005; Théry-Parisot, 2001, 2002; Théry-Parisot et al., 2009).

4.6.4.1 Modificaciones y alteraciones estructurales en los huesos quemados

A parte de los cambios de coloración de la superficie ósea, la termo-alteración en los huesos provoca otras alteraciones que pueden ser observadas a nivel macroscópico y microscópico.

Por un lado, se produce una pérdida ósea. Los huesos en fresco tienen una estructura cristalina formada por cristales de apatita (fluorofosfato de calcio), que se va descomponiendo con el paso del tiempo, produciendo su desecación. La desaparición de este componente puede verse acelerada por la exposición al sol y otros agentes atmosféricos, o bien por la exposición a elevadas temperaturas. Esta aceleración del proceso por exposición a temperaturas elevadas parece estar vinculada a la disminución del tamaño de los huesos (Shipman et al., 1984; Spennemann y Colley, 1989; Nicholson, 1993). Afecta de manera más pronunciada a huesos planos que a huesos largos. En éstos últimos, la reducción ósea es más pronunciada en las diáfisis que en las epífisis.

Por otro lado, la acción del fuego sobre los restos de fauna produce agrietamientos longitudinales sobre las diáfisis y en mosaico sobre las regiones articulares (Cáceres, 2002). Dichos agrietamientos pueden ser más acentuados en el caso de huesos termoalterados en fresco, en los que se producen fracturas transversales (Guillon, 1986). Estas fracturas no son observadas sobre huesos secos.

Los procesos de aceleración en el secado del hueso producidos por su exposición al fuego propician una mayor fragmentación de los restos, ya que éstos se fisuran por la retracción repentina del hueso por los cambios de temperatura. Esto, añadido a otros fenómenos post-deposicionales, como el pisoteo o *trampling*, favorece la fragmentación (Stiner et al., 1995). Sin embargo, los huesos quemados tendrán mayor propensión a ser conservados, ya que la pérdida de contenido orgánico durante su cremación hace que no exista una biodegradación generada por otros microorganismos (Bowler, 1986). Igualmente, la pérdida de contenido graso hará que los restos sean menos atractivos para los carnívoros.

4.6.5 Secuencia de obtención, procesamiento y deposición

Una vez realizado el análisis anatómico y taxonómico, y constatadas las distintas alteraciones de los huesos, se puede inferir la secuencia de procesamiento de las presas, si el registro lo permite. Se pueden distinguir de forma general cinco procesos principales en la “cadena operativa faunística”: la obtención del animal, los modos de transporte, el procesado, el consumo y su abandono (Rosell, 2001).

4.6.5.1 La obtención del animal

Lepóridos y aves son animales de pequeñas dimensiones, por lo que el transporte de carcasas sin necesidad de un procesamiento previo hasta el lugar de procesado y/o consumo será algo habitual entre los grupos humanos. Sin embargo, cuando las actividades de obtención de las presas están muy focalizadas a la obtención de un producto específico (e.g., pieles), es posible que exista un transporte diferencial (Fontana, 2004), debido al aprovechamiento de un recurso puntual del animal (ver apartado 4.6.5.3).

En lo que hace referencia a los métodos de adquisición de dichas presas, poco se conoce a nivel arqueológico, ya los utensilios utilizados en las tácticas de trampeo de *small prey* suelen realizarse en materiales perecederos, como cuerdas vegetales o tendones. Las condiciones sedimentológicas y los procesos post-deposicionales a los que se somete el registro arqueológico obstaculizan su preservación, por lo que se debe recurrir a otros elementos para estimar las técnicas utilizadas para la obtención de estos animales (e.g., Jones, 2006). En este sentido, la etnografía proporciona una herramienta de estudio

valiosa para comprender qué métodos de caza de pequeñas presas son recurrentes entre las poblaciones indígenas actuales, algunos de ellos pertenecientes a regiones ampliamente distanciadas geográfica y ecológicamente. Siendo prudentes y conociendo los límites que la comparación etnográfica y arqueológica requiere, podemos adentrarnos en la reconstrucción del posible funcionamiento de sociedades pasadas.

Partiendo de estos postulados, desde la etnografía se menciona la existencia de múltiples procedimientos para la caza de *small prey*, ya sea de individuos aislados o cazados en masa, y que pueden realizarse por un solo individuo o colectivamente. Hay que tener en cuenta que la caza menor, por su naturaleza, es un elemento atractivo que supone una parte importante del contenido proteínico de muchas poblaciones indígenas actuales. Es el caso de los Cahuilla (Bean, 1974), en el que los lepóridos son un alimento fundamental en su dieta. Igualmente, los esquimales suplementan en momentos puntuales del año el déficit de ungulados (primavera-verano) con la obtención de aves (Murdock, 1975). Este tipo de caza no conlleva una demanda física especial. Se trata de taxones fáciles de capturar, que pueden ser obtenidos en gran número y de los cuales en muchas ocasiones se aprovechan otros recursos secundarios, como las pieles -para hacer ropa y/o alfombras-, y los huesos -para fabricar herramienta (Bean, 1974).

Entre de los métodos de captura habituales existentes destaca la caza con arco y flecha. Aunque es un sistema menos efectivo para la caza menor que para la caza mayor, su uso es recurrente en muchos grupos indígenas como los Hadza, (Woodburn, 1970), los Aranda (Murdock, 1975), los Cahuilla (Bean, 1974), los Alacaluf (Emperaire, 1963), los Waiwai (Meggers, 1981) y otros grupos étnicos de zonas selváticas. En algunas ocasiones, las flechas pueden tener la punta envenenada. El uso lanzas, es igualmente habitual entre la caza de aves en algunas regiones de Australia, Nueva Zelanda y la Patagonia (Steward, 1996; Lefèvre, 1988). Asimismo, el palo arrojadizo es recurrente en la caza de lagomorfos. Ésta es una herramienta que permite lanzamientos a distancia y de gran precisión. Según registran Bean (1974) y Murdock (1975), esta técnica es muy útil si el palo se lanza arrás de tierra, ya que fractura las patas del conejo o lo aturde, facilitando su captura. De manera parecida se emplea el boomerang para la caza de aves (Murdock, 1975). Igualmente, el uso de hondas y propulsores, así como el lanzamiento de piedras, pueden ser utilizados con la misma finalidad, tanto en lepóridos como en aves (Lothrop, 1928; Emperaire, 1963; Bean, 1974). En el caso de los Bofi y los Aka, el uso de ballestas también se ha documentado (Lupo y Schmitt, 2002, 2005). La cerbatana es otro sistema utilizado por muchos grupos indígenas americanos (Ventura, 2003).

Otro tipo de estrategia cinegética corriente entre los grupos indígenas son los sistemas de trampeo relacionados con los lazos huidizos y las trampas de caída o de pozo, que atrapan el animal en su interior (Lothrop, 1928; Nelson, 1973; Bean, 1974; Spier, 1978; Lupo y Schmitt, 2002). En ocasiones, las trampas son rellenas con agua, causando la muerte del animal por ahogamiento (Bean, 1974; Spier, 1978). También se documentan trampas de torsión -sistema que rompe la pata del animal al caer en ella, debido a la fuerza que la propia presa ejerce al intentar escapar (Nelson, 1973)-, o las trampas donde los animales entran, pero la caída de una losa impide su salida (Lhote, 1984). En muchos casos, se usan señuelos o se imitan los ruidos de los animales para atraerlos hacia ellas (Emperaire, 1963; Meggers, 1981).

Las redes, son igualmente un método muy utilizado para la captura tanto de pequeños mamíferos como de aves. Se utilizan para la caza individual y/o colectiva, situándose los cazadores en zonas de paso de los animales, o atrayendo las presas hacia las redes sobresaltándolas (MacPherson, 1897; Nelson, 1973; Bean, 1974; Murdock, 1975; Boissier, 1984; Lupo y Schmitt, 2002). Un método utilizado por los Cahuilla es asustar los lepóridos de las madrigueras con bastones y ruidos, o provocando fuego en los matojos donde habitan, causando su asfíxia o forzando su huida para luego dispararles flecha durante su fuga (Bean, 1974). Un solo hombre puede obtener una docena de conejos usando este sistema. La técnica del humo y los palos se documentó en las cuevas de Escocia para la caza de cormoranes (Baldwin, 1974). Los Kutchin usan un método similar de trampeo comunal (Nelson, 1973). Mientras unos asustan los conejos y los conducen hacia un lugar concreto, mediante movimientos en zig-zag, otros esperan su llegada para disparar flechas y así matar las presas.

Otro método de caza en madriguera practicado por los Cahuilla es la práctica de caza manual, en la que se adentran en las madrigueras con un palo hasta que enganchan la presa por la piel y la arrastran hasta el exterior (Bean, 1974). Por otro lado, los Ona practican un sistema de caza en madriguera peculiar para el coruro, un roedor de gran tamaño. Con un bastón de 1 m de longitud, sondan los accesos de la madriguera para calcular la situación de la cambrá donde se encuentra la presa. Marcan dicho punto en la superficie y, posteriormente, saltan y pisan con fuerza este mismo punto hasta provocar el colapso de la madriguera, aplastando el animal que yace dentro (Massone, 1982).

A parte de los métodos mencionados, otros ingeniosos sistemas son practicados por los Ona y otros grupos en la obtención de aves. Un sistema inverosímil de adquisición se practica con el uso de garrotes y antorchas. Durante la noche, cuando las aves duermen, se las despierta con un fuerte ruido repentino. Al abrir los ojos, las aves se deslumbran con la

luz de las antorchas, que desorientadas son más fáciles de aturdir con el garrote (Empeiraire, 1963; Massone, 1982).

Como se puede observar, son múltiples los métodos de obtención de presas pequeñas. Estos también pueden variar en función de la época del año y de los recursos disponibles en el entorno. Este fenómeno se puede observar en el caso de los Bofi y los Aka, los cuales en época seca suelen usar redes. Por contra, en la estación húmeda se tienden a usar más lazos como sistema de trampeo, ya que la lluvia empapa las redes y las hace más pesadas, haciendo menos eficiente este método y dañando los tejidos (Lupo y Schmitt, 2005). Aunque algunos sistemas son utilizados para la caza mayor, es habitual que se disponga de métodos de trampeo y tecnología específica para la captura de *small prey*, más allá del sistema de arco y flecha. Estas diferencias pueden observarse no sólo en las estrategias de caza, sino también en el perfil del cazador. Entre los grupos étnicos mencionados existe una división sexual del trabajo -siendo los hombres los encargados de la caza-, mientras que otros miembros del grupo participan de dicha actividad cuando se trata de pequeñas presas. En este sentido, es habitual ver que mujeres, niños y personas mayores dedican su tiempo a la obtención de caza menor, por ser una actividad que no requiere condiciones físicas determinadas. De hecho, la cacería de pequeños animales es vista como un juego para los niños, que desde bien pequeños cazan conejos y aves con sus arcos y flechas, aportando un complemento a la dieta sin tan solo ser conscientes de ello (Radcliffe-Brown, 1964; Clastres, 1986; Woodburn, 1970).

Por otro lado, hay que tener presente que el método de trampeo utilizado puede influenciar en el espectro faunístico cazado, creando una mayor o menor diversidad taxonómica que a su vez se verá reflejada en el registro. Lupo y Schmitt (2005) así lo reflejaron en un estudio realizado sobre los grupos Bofi y Aka de centro-África. Estos autores concluyeron que la diversidad faunística observada en el registro arqueológico de *small prey* no tiene por qué suponer una ampliación de la dieta o una mayor/menor disponibilidad de recursos en el entorno; sino que puede reflejar el método de obtención utilizado. En general, se considera que una adquisición individual de presas (e.g., lazos huidizos, trampas de caída, métodos manuales) está relacionada con una mayor diversidad taxonómica, debido a que una trampa equivale a una presa. La probabilidad que otra trampa similar capture un miembro de la misma especie es más baja que si el método utilizado va enfocado a la obtención en masa o de más de un individuo. La caza colectiva, contrariamente a lo mencionado, se focaliza en la obtención de un mismo recurso en abundancia, centrándose en un taxón específico y disminuyendo así la

variabilidad faunística que posteriormente se podrá ver reflejada en el conjunto óseo (Lupo y Schmitt, 2005).

No obstante, el principal problema en el momento de analizar un conjunto arqueológico yace en la dificultad de discriminar eventos específicos, ya que se parte de la base que un nivel arqueológico está formado por la superposición de eventos que no siempre se pueden separar (palimpsestos). De este modo, averiguar el método utilizado de adquisición de presas será una tarea complicada, ya que el propio carácter de palimpsesto impide en gran medida discriminar eventos de caza individual de aquellos episodios de captura en masa.

4.6.5.2 Procesado de la presa

El procesamiento de carcasas para su consumo engloba una serie de actividades que incluyen desde la extracción de los nutrientes externos (piel, carne y tendones) hasta la obtención de los recursos internos (grasa y tuétano) (Binford, 1981). Para la explotación de los recursos externos que ofrece una presa, es necesario separar dichas partes de los huesos. Durante este proceso, es frecuente encontrar marcas de corte, mordiscos y otras alteraciones óseas producidas al desmembrar el animal. La localización, profundidad y/o orientación de dichas modificaciones puede aportar datos interesantes sobre el tipo de actividad que las ha producido, desvelando así algunos momentos de la secuencia de procesamiento. Algunas de las actividades observadas en el procesamiento de un animal son el despellejamiento, la evisceración, el descuartizamiento, la descarnación (en combinación muchas veces con la desarticulación) y la extracción del periostio. Cada una de ellas supone acciones concretas que se pueden distinguir en los huesos. Las marcas de corte son el mejor indicador para hacerlo. En el caso de las *small prey*, las secuencias de procesado pueden ser seguidas del mismo modo, aunque las marcas de corte que se pueden producir son proporcionalmente menos numerosas que las que correspondería a animales de mayor tamaño.

La literatura científica se ha preocupado en describir cómo se manifiestan las actividades de procesamiento sobre los huesos (e.g. Shipman, 1981a; Shipman y Rose, 1983). Para los casos que nos ocupan, se han utilizado algunos trabajos arqueológicos y experimentales como referente del procesado de pequeños animales (Tablas 6, 7 y 8; Pérez Ripoll, 1992, 1993, 2001, 2002, 2004; Laroulandie, 2000; Lloveras et al., 2009b; Sanchis, 2012). En el registro arqueológico no siempre encontramos representadas en forma de marcas de corte las actividades de carnicería, ya que la desarticulación y el consumo de la carne se puede realizar directamente con las manos y la boca, sin el uso de herramientas. De aquí la

necesidad de intentar distinguir mordeduras y fracturas generadas por grupos humanos (ver apartado 4.6.2 de mordeduras humanas).

El despellejamiento

El despellejamiento es la actividad que hace referencia a la extracción de la piel del animal, separándola del resto del cuerpo. La piel del animal es un elemento útil más allá de su extracción para acceder a la carne. Ofrece la posibilidad de su uso como abrigo o protección. La extracción de la piel se puede realizar fácilmente con pequeños cortes en las extremidades de los huesos y el cráneo, para luego tirar de ella y extraerla al completo. Las regiones de incidencia de las herramientas líticas durante esta actividad está centrada especialmente en zonas donde hay poca masa muscular, por lo que es más fácil que se produzcan marcas de corte. Éstas tenderán a ser marcas transversales, de intensidad variable, y principalmente situadas sobre cráneo (hueso nasal), mandíbula (en la región del diastema), en la distal del radio y la tibia, y en los metatarsos, aunque puede existir cierta variabilidad (ver Tabla 6).

DATOS ARQUEOLÓGICOS	DATOS EXPERIMENTALES	
<i>Pérez Ripoll (1992, 1993, 2001, 2002, 2004)</i>	<i>Lloveras et al. (2009b)</i>	<i>Sanchis (2012)</i>
-Presencia reducida. -Disposición mayoritariamente transversal. -Intensidad fuerte, cortas y agrupadas. -Localización: Diastema mandibular y otras partes del cráneo. Radio, tibia distal y metatarsos.	-Presencia reducida. -Disposición transversal (95,7%) y oblicua (4,4%). -Intensidad ligera o moderada. -Localización: Preferentemente sobre cráneo (cara lateral hueso incisivo y nasal). Neurocráneo y mandíbula (parte incisiva e incisivo). Ocasional en vértebras caudales y diáfisis tibia.	-Presencia reducida. -Disposición transversal y oblicua. -Intensidad variable. -Localización: Preferentemente sobre cráneo (cara lateral hueso incisivo y nasal, zigomático y neurocráneo) y mandíbula (diastema y I ₁). Tibia distal, tarsos y metatarsos.

Tabla 6. Características de las marcas de corte producidas durante el despellejamiento de lepóridos. Adaptado de Sanchis (2012).

En el caso de las aves, el despellejamiento es un proceso diferente, ya que están recubiertas por plumas. La extracción de plumas se puede hacer bien manualmente o utilizando herramientas en zonas específicas. Hay estudios que hablan del procesado de las alas para la obtención de las plumas en aves rapaces y córvidos no sólo arqueológicamente sino experimentalmente (e.g., Peresani et al., 2011; Finlayson et al., 2012; Pedergrana y Blasco, 2016). Durante el transcurso de esta actividad se dejarían marcas de corte en los principales huesos del ala, siendo más abundantes en el húmero, la ulna distal y en el carpometacarpo. Se trataría de incisiones y raspados longitudinales,

aunque en algunos casos las incisiones pueden ser oblicuas y transversales. El radio y las extremidades posteriores sufren pocas alteraciones relacionadas con este tipo de actividad. En algunas ocasiones, es posible encontrar fracturas y alteraciones vinculadas a la fractura por flexión o *peeling* en algunos elementos esqueléticos, especialmente en los carpo-metacarpos (Pedergrana y Blasco, 2016).

La evisceración

Ésta actividad es el resultado de la extracción de las vísceras de un animal. Esto incluye los órganos contenidos en la caja torácica, pero también los del interior del cráneo. Es un procedimiento que suele dejar pocas marcas, por usarse preferencialmente las manos. Aun así, en algunos animales se pueden observar marcas en la cara interna de las costillas y algunas vértebras y en la cara lingual de la mandíbula.

El descuartizamiento

Esta actividad consiste en desmembrar al animal en cuartos. De este modo, el esqueleto axial, el craneal y el coxal quedan aislados del esqueleto apendicular. En este proceso, la escápula se mantiene unida al húmero, mientras que el fémur es separado del coxal por la zona acetabular.

DATOS ARQUEOLÓGICOS	DATOS EXPERIMENTALES	
<i>Pérez Ripoll (1992, 1993, 2001, 2002, 2004)</i>	<i>Lloveras et al. (2009b)</i>	<i>Sanchis (2012)</i>
-Presencia normal. -Disposición transversal y oblicua. -Intensidad fuerte. -Localización: Superficies articulares o cercanas a ellas y zona inserciones musculares, Rama ascendente mandibular (proceso coronoide y fosa masetérica). Escápula (cuello y superficie articular). Húmero (epífisis proximal y tróclea distal). Radio (epífisis proximal). Muy numerosas. Coxal (labio acetabular). Tibia (epífisis distal). Muy abundantes. Cabeza del fémur. Calcáneo (desarticulación del pie). Escasas.	-Presencia importante. -Disposición mayormente transversal (72%) y en menor grado oblicua (18%) o longitudinal (9,8%). -Intensidad moderada a fuerte. - Localización: Cuerpo vertebral. Coxal (isquion y acetábulo). Articulaciones huesos largos (sobre todo proximal del fémur y distal de la tibia). Más raras en huesos del pie, escápula, ulna, húmero y costillas.	-Presencia escasa. -Disposición sobretodo transversal. -Intensidad fuerte. - Localización: Coxal: cuello ilion, acetábulo y isquion. Cuello del fémur. Húmero (diáfisis y epífisis distal). Ulna (oleocráneo en cara lateral).

Tabla 7. Características de las marcas de corte producidas durante la desarticulación de lepóridos. Adaptado de Sanchis (2012).

A lo largo del descuartizamiento del animal, es normal que se produzcan una serie de marcas transversales, de intensidad fuerte, como los tajos. Normalmente se encuentran en las zonas articulares de los huesos largos, en la zona de la fosa acetabular del coxal y en el cuello y superficie articular de la escápula. No obstante, existe cierta variabilidad respecto a la frecuencia y disposición de estas marcas (ver Tabla 7).

La descarnación

Es la actividad de extracción de la carne, la cual está adherida en los huesos. Este proceso es de los que deja mayor número de marcas, aunque puede existir variabilidad en función del tipo de consumo que se haga del animal (Laroulandie, 2000; Sanchis, 2012). En los lepóridos, las marcas que pueden observarse sobre la superficie ósea son incisiones y raspados, que generalmente son longitudinales y/o oblicuas. Aunque pueden encontrarse sobre todas las partes esqueléticas del animal, son muy frecuentes en las diáfisis de los huesos largos (ver Tabla 8).

DATOS ARQUEOLÓGICOS	DATOS EXPERIMENTALES	
<i>Pérez Ripoll (1992, 1993, 2001, 2002, 2004)</i>	<i>Lloveras et al. (2009b)</i>	<i>Sanchis (2012)</i>
-Abundantes. -Incisiones y raspados longitudinales. -Intensidad ligera. Muy leves. Sólo observables con lupa binocular. - Localización: Diáfisis huesos largos. Mandíbula: raspados sobre el cuerpo labial. Vértebras: apófisis y cuerpo en cara ventral. Costillas: cara lateral. Escápula: espina, fosa y bordes. Ulna: borde caudal oleocráneo, cara medial y lateral. Coxal: cuerpo, cuello y ala ilíaca en cara lateral.	-Presencia importante. -Disposición mayormente oblicua, longitudinal (54%) y transversal (46%). -Intensidad ligera. - Localización: Apófisis y cuerpo vertebral. Costillas. Coxal: ilion y isquion. Huesos largos: diáfisis y algunas epífisis. Raras sobre huesos del pie y escápula.	-Presencia en función del tipo de consumo. -Incisiones y raspados longitudinales y oblicuos. -Intensidad ligera. - Localización: Diáfisis huesos largos, en cuatro caras. Apófisis y cuerpo vertebral. Costillas.

Tabla 8. Características de las marcas de corte producidas durante la descarnación de lepóridos. Adaptado de Sanchis (2012).

La descarnación en aves se atestigua en forma de incisiones de carácter longitudinal y/o transversal sobre la superficie ósea. En el caso de los huesos largos, presentan abundantes marcas en todos los elementos, a excepción del tarsometatarso. También están presentes en el esternón, la fúrcula, la pelvis y los coracoides. En los huesos de la zona pectoral, las

marcas de descarnación se producen principalmente al separar el músculo pectoral. Esta acción produce marcas cortas y transversales en la furcula, y el esternón (Laroulandie, 2000).

La desarticulación

Paralelamente a la descarnación se produce la desarticulación de los huesos. Durante este proceso se separan los elementos anatómicos, dejando marcas mayormente en la epífisis y metáfisis de los huesos largos que no han intervenido previamente en el proceso de desmembramiento/descuartizamiento. No obstante, en la desarticulación de un animal de talla muy pequeña como un lagomorfo, el uso de herramientas es limitado, ya que el uso de las manos agiliza el proceso y es complicado manejar herramientas con elementos tan pequeños una vez descuartizados.

En los huesos de ave también se pueden encontrar signos de desarticulación en forma de estrías en la extremidad proximal del húmero, en la zona proximal del coracoides, y en la zona articular de la escápula, que atestiguan la desarticulación de la espalda (Laroulandie, 2000; Peresani et al., 2011; Finlayson et al., 2012; Pedergrana y Blasco, 2016). El *peeling*, asociado a las extremidades de la escápula y el húmero también se vincula a esta acción. La desarticulación también puede observarse en las extremidades proximales y distales de la ulna. En su parte proximal, el *peeling* está presente, así como las fracturas en la extremidad proximal del radio, fruto de actividades de hiperextensión de la articulación (Laroulandie, 2000; Laroulandie et al., 2008; Peresani et al., 2011; Pedergrana y Blasco, 2016). En algunos casos, las zonas articulares pueden presentar cremaciones asociadas a la desarticulación.

En las extremidades posteriores de ave, se pueden encontrar marcas de desarticulación, aunque en menor grado. Cuando están presentes, se localizan en la extremidad proximal del fémur, en la pelvis (zona acetabular), e incisiones transversales en la epífisis distal del fémur (Laroulandie, 2000).

El asado de la carne

El asado favorece la digestión de la carne, así como reduce la ingesta de organismos nocivos para el cuerpo (bacterias, patógenos, etc.). En el procesado de pequeñas presas, el asado, si se produce, puede aparecer en cualquier fase del procesamiento posterior al despellejamiento del animal. Las dimensiones de las pequeñas presas permiten que éstas puedan ser cocinadas enteras y con relativa rapidez (Murdock, 1975; Meggers, 1981). Una vez asadas, su desmembramiento manual será mucho más fácil que en crudo, por lo cual también será menos frecuente el uso de herramientas.

El raspado del periostio

El raspado del periostio, como su nombre indica, define el proceso de limpieza del hueso para sacar la capa que lo recubre con la finalidad de trabajar los huesos o fracturarlos con mayor facilidad. En esta actividad se reconocen grupos de marcas múltiples y estrías finas y paralelas a lo largo del eje longitudinal del hueso, al usar el filo de la herramienta perpendicularmente. La mayoría de marcas serán raspados longitudinales en el hueso, aunque no es una actividad especialmente reflejada sobre restos de leporido o ave.

La obtención de los recursos internos

Una vez finalizada la extracción de la piel y la carne, los huesos mantienen algunos nutrientes en su interior. Se trata del tuétano y la grasa contenida principalmente en las epífisis de los huesos largos. Para la obtención de la médula, los huesos tienen que ser facturados (Pérez Ripoll, 2006; Sanchis et al., 2011a; Lloveras et al., 2009b; Cochard et al., 2012; Sanchis, 2012; Aparicio et al., 2015). Durante este proceso, es recurrente que las articulaciones se vean afectadas, llegando incluso a desaparecer. Esto tiene que ver con el machacado de las mismas para acceder al contenido interno del hueso (Cochard et al., 2012). Este fenómeno se percibe de manera habitual en húmeros, fémures y tibias, de los cuales se conservan los cilindros diafisarios. Las tibias suelen ser los elementos que con mayor frecuencia muestran estos patrones, por ser los elementos que conservan un mayor contenido medular.

4.6.5.3 Abandono de los restos

El estudio de los desechos faunísticos depositados por los homínidos es lo que permite obtener información sobre cómo se llevaron a cabo las ocupaciones humanas en el contexto arqueológico en cuestión (Vaquero, 1997; Vaquero y Pastó, 2001; Rosell, 2001; Carbonell y Rosell, 2004; Blasco, 2011). Tras la explotación de los recursos externos e internos de las presas, los elementos no aprovechables son desechados. El modo en que estos restos son encontrados y su grado de explotación pueden aportar datos sobre el tipo de economización y explotación del entorno (Pérez Ripoll, 1992; Nadal, 1998). Pérez Ripoll (1992) menciona que existe una relación entre el grado de fracturación de los restos y la intensificación de los recursos. De este modo, cuando un conjunto presenta patrones de fragmentación y grados de fracturación elevados, puede vincularse a una ocupación en la que se hizo una mayor explotación y de maximización de recursos (Pérez Ripoll, 1992). Por el contrario, la presencia de elementos completos es indicador de una menor intensificación. Cuando existe una economía de maximización de recursos, ésta se vincula a una necesidad de obtención de nutrientes e, indirectamente, se asocia a economías cazadoras, en las que la obtención de recursos no siempre es accesible. Contrariamente,

cuando la obtención de recursos no se ve limitada por condicionantes externos (e.g., economía productora), la explotación de los recursos no es tan intensiva, favoreciendo una mayor preservación de elementos completos (Pérez Ripoll, 1992).

A parte de los datos que se pueden obtener por el grado de fragmentación de una muestra, los patrones de representatividad de los restos en un yacimiento aportan información respecto al tipo de actividades específicas realizadas dentro del lugar. La abundancia de metápodos y mandíbulas, por ejemplo, se puede relacionar con actividades de despellejamiento de lepóridos (Nadal, 1998; Fontana, 2004). No obstante, hay que tener en cuenta que se pueden producir pérdidas de material debido a procesos de excavación (en los cuales las piezas más pequeñas son susceptibles a perderse con mayor facilidad si no se emplea una metodología moderna de tamizado y cribado con agua y malla fina), o a la conservación diferencial de distintas partes anatómicas, sin tener por qué reflejar un tipo de explotación específico. Por ejemplo, indistintamente del agente causante de la acumulación, existe una tendencia hacia la preservación de partes anatómicas más robustas, mientras que las más frágiles tienden a desaparecer. Partiendo de esta base, elementos como el húmero distal, el fémur proximal, la tibia distal y la zona del acetábulo son las regiones que tenderán a preservarse mejor. Del contrario, el húmero proximal, el fémur distal, la tibia proximal y la rama mandibular se perderán con mayor facilidad (Nadal, 1998). Desde esta perspectiva, es fundamental valorar si las pérdidas óseas se deben a procesos intencionales o post-deposicionales, más allá de estos parámetros previos.

Sin embargo, la determinación de áreas de actividades en un yacimiento puede verse afectada por otros procesos que las oculten. Puede darse la situación en que los desechos sufran otros procesos intencionales, relacionados con la limpieza del lugar, como sería arrinconar los restos o echarlos al fuego (Spenneman y Colley, 1989). Esto, en primer lugar, podría influir en el grado de fragmentación de los restos. En segundo lugar, escondería posibles áreas especializadas de actividad en el yacimiento.

4.7 Otros agentes acumuladores: roedores

La acción de los roedores ha sido estudiada por varios autores, la mayoría de los cuales se han centrado en describir aquellas modificaciones generadas por el género *Hyxtrix* (e.g., Brain, 1981). Éstos, como otros roedores, acceden a los huesos ya secos y que han perdido su colágeno con la finalidad de desgastar sus dientes de crecimiento continuo y obtener las sales minerales necesarias para vivir (Laudet y del Fosse, 2001; Hoffman y Hays, 1987).

Las alteraciones producidas por estos agentes son muy características por la presencia de surcos anchos, planos y paralelos entre sí, normalmente transversales al eje longitudinal del hueso. Aunque no parece existir una predilección por un elemento óseo concreto, es habitual encontrar roídos en los bordes de fractura.

A parte de los puercoespines, otros roedores de dimensiones más pequeñas pueden alterar las superficies óseas, con surcos de morfologías similares, pero dimensiones acorde con su dentición (Tong et al., 2008). La anchura y morfología de los surcos proporciona pistas sobre los posibles agentes causantes, pero la extensa variabilidad morfológica y en las medidas de los incisivos dificulta hacer aproximaciones fiables. Por otro lado, la documentación de trazas de puercoespín u otro roedor sobre huesos en un conjunto arqueológico, es también reflejo de un enterramiento relativamente lento de los restos. El hecho que los roedores hayan accedido a los huesos implica que éstos perdieron su estado de frescura con anterioridad, antes de quedar cubiertos por el sedimento (Maguire et al., 1980; Brain, 1981), lo cual indicaría un período relativamente largo de exposición de los restos a los fenómenos de meteorización.

4.8 Acumulaciones naturales

Al iniciar el estudio de un conjunto arqueológico, hay que tener presente la posibilidad que no sólo los predadores actúan sobre un conjunto faunístico; también algunos restos podrían formar parte de acumulaciones naturales de carácter intrusivo, como es el caso de las bioturbaciones antiguas o modernas. Éstas no necesariamente implican que haya intrusión diacrónica de restos, sino que estos fueron acumulados sin la intervención de ningún predador (Lyman, 1994; Stahl, 1996).

Los conejos, por su carácter fosador, tienden a excavar madrigueras donde forman sus colonias y alimentan a sus crías. Los ambientes arenosos típicos donde el conejo excava sus madrigueras pueden colapsar, quedando dichos animales atrapados en su interior, causando su muerte (Stahl, 1996). La formación de madrigueras en un contexto arqueológico, puede causar ruido en el momento de interpretar el conjunto en cuestión, por la posible alteración del contexto arqueológico en sí (Stahl, 1996; Callou, 2003; Cochard, 2004a, 2004b, 2007). Las características del sedimento, los análisis de distribución espacial, el encontrar huesos en conexión anatómica y el estudio de otros agentes post-deposicionales que puedan afectar los huesos antes o durante su enterramiento ayudarán a discriminar estas acumulaciones de las generadas por otros animales (Cochard, 2004a; Pelletier et al., 2015; Pelletier et al., 2016). Una excavación

cuidadosa también ayudará a identificar alteraciones en el sedimento asociadas a la formación de madrigueras.

A parte de las madrigueras, los animales pueden ser introducidos de manera natural en un yacimiento por otras causas, como por ejemplo, una trampa natural (Cochard, 2004a). En el caso de los pájaros, hay especies, como las rapaces, las palomas o los cuervos, que suelen anidar en las paredes rocosas de cuevas, abrigos u otros lugares propensos a ser ocupados por humanos. Siguiendo su ciclo de vida natural, estos animales pueden morir en el lugar, quedando sus cadáveres depositados sobre el sedimento (Laroulandie, 2000; Serjeantson, 2009).

Los restos acumulados de manera natural, sin ser alterados por predadores u otros procesos post-deposicionales, pueden ser encontrados completos y en conexión anatómica en el momento de la excavación (Stahl, 1996; Serjeantson, 2009). No obstante, es extraño encontrar estas conexiones debido a los procesos post-mortem que han alterado los huesos (Bickart, 1984; Serjeantson et al., 1993; Oliver y Graham, 1994; Nicholson, 1996; Bovy et al., 2016).

A título de ejemplo, procesos de distorsión de cadáveres por muerte natural, fueron observados por Oliver y Graham en conjuntos de aves atrapadas en el hielo en Illinois (Oliver y Graham, 1994). Estas aves, murieron catastróficamente en el hielo, debido a una helada repentina que las dejó atrapadas en la superficie del agua. Los cadáveres fueron con el paso de los días carroñeados por córvidos y otros mamíferos carnívoros, que modificaron los restos causando pérdida de porciones anatómicas y la fracturación de parte de ellas. Otro ejemplo de posible aprovechamiento de aves muertas y posteriormente carroñeadas fue planteado por Bovy y sus compañeros (Bovy et al., 2016). Ellos intentaron relacionar el carroñeo de animales muertos de manera natural con una mayor frecuencia de alas y elementos pectorales en los conjuntos analizados. No obstante, sus resultados no fueron concluyentes.

Así pues, la intervención de predadores sobre cadáveres depositados en un lugar debido a muertes naturales es un hecho importante a tener en cuenta. Sólo si los restos han sido cubiertos rápidamente por sedimento mantendrán las características idóneas que permitirán identificar su acumulación no relacionada con actividades de predación. No obstante, una vez enterrados, los restos pueden ser alterados por movimientos sedimentarios, que, de nuevo, pueden ser causa de ausencias en dichas conexiones anatómicas (Cochard, 2004a).

4.9 Modificaciones post-deposicionales

Cuando los restos han sido depositados, la naturaleza actúa sobre ellos antes, durante y después de su enterramiento (Behrensmeyer, 1978). El estudio de estos fenómenos post-deposicionales permite reconstruir los procesos de formación de un yacimiento y ayudan a distinguir aquellas modificaciones generadas por los predadores que accedieron a los restos y los procesos que se llevaron a cabo una vez los restos fueron abandonados. Es por esto que se necesita de la Tafonomía para poder comprender la lógica de funcionamiento de dichos procesos.

4.9.1 Pisoteo o *trampling*

El pisoteo o *trampling*, como la palabra indica, se define como las señales observadas sobre los huesos como consecuencia del pisoteo de los mismos. Se relaciona con el tránsito de individuos (homínidos u otros animales) sobre el espacio ocupado donde se depositan los restos. La fricción o arrastre de los huesos por el sedimento también se pone de manifiesto mediante desplazamientos verticales y/o horizontales de los objetos, que pueden conllevar la mezcla de niveles arqueológicos inicialmente bien diferenciados (Courtin y Villa, 1982; Villa y Courtin, 1983; Gifford-González et al., 1985). En general, el pisoteo se caracteriza por la presencia de abundantes estrías poco profundas, subparalelas y con secciones en U o planas, que se reparten a lo largo del hueso sin orientación ni localización anatómica preferencial (Andrews y Cook, 1985; Behrensmeyer et al., 1986; Olsen y Shipman, 1988; Domínguez-Rodrigo et al., 2009). En algunos casos, puede provocar su fractura o la generación de muescas en los bordes oblicuos de algunos fragmentos óseos (Andrews y Cook, 1985; Blasco et al., 2008). Asimismo, la granulometría y composición de la matriz sedimentaria contenedora de los restos, o el propio estado de los restos (fresco o seco), influirán en el tipo de trazas manifestadas sobre las corticales óseas (Andrews y Cook, 1985; Behrensmeyer et al., 1986; Fiorillo, 1989; Domínguez-Rodrigo et al., 2009). Si la incidencia sobre los restos es prolongada, esto puede suponer la existencia de pulidos o abrasiones que también contribuirán a la desaparición de marcas previas (Andrews y Cook, 1985; Behrensmeyer et al., 1986; Pineda et al., 2014).

El *trampling*, a diferencia de las marcas de corte, suele carecer de micro-estriaciones internas y de sección transversal en forma de "V" (e.g., Andrews y Cook, 1985; Blasco et al., 2008; Domínguez-Rodrigo et al., 2009). No obstante, los mismos autores que definen este tipo de modificación, alertan también de la existencia de estrías similares a las generadas por los humanos (*cut-marks*) e intentan distinguirlas en la medida de lo posible (e.g., Olsen y Shipman, 1988; Domínguez-Rodrigo et al., 2009). En este sentido, Domínguez-Rodrigo y

sus colegas (2009) llevaron a cabo una experimentación sobre las alteraciones producidas por pisoteo durante períodos cortos de tiempo (Domínguez-Rodrigo et al., 2009). Los resultados de su experimentación resaltaban algunas propiedades clave para la distinción de *trampling* frente a las *cut-marks*, que podían ser observadas al microscopio a menos de 40 aumentos: el número de marcas (normalmente mayores en el pisoteo), su orientación (preferencialmente oblicuas en ambos casos), su morfología (efecto *shoulder* ausente en el pisoteo y presencia de escamaciones y extensión de éstas hasta el borde), la profundidad (mayor en *cut-marks* hechas con lascas simples y más superficial en pisoteo o marcas de corte hechas con herramientas retocadas), presencia de superposiciones (abundantes en actividades de pisoteo y menos frecuentes en marcas de corte) y posibles asociaciones con pulidos, dependiendo del tiempo de exposición (Olsen y Shipman, 1988; Domínguez-Rodrigo et al., 2009). La combinación de estos parámetros identificativos, permitía diferenciar las marcas de corte de las de pisoteo con un 90% de probabilidad de éxito.

Igualmente, el *trampling*, ha sido centro de interés en el ámbito de las pequeñas presas debido a la dificultad de poder discernir éstas alteraciones y las marcas de corte sobre estos animales. Aunque se consideran útiles los parámetros anteriormente mencionados (e.g., Andrew y Cook, 1985; Behrensmeyer et al., 1986; Olsen y Shipman, 1988; Blasco et al., 2008; Domínguez-Rodrigo et al., 2009), existe un estudio específico realizado por Marilyn Barisic (2006) en el marco de su tesis de máster que pretende definir el grado de afectación del pisoteo intensivo sobre huesos de tejón, conejo, paloma y oveja (Barisic, 2006). Los resultados de su investigación indican que, entre los 121 elementos implicados en la experimentación, más de un 92% (112) presentaban estrías por pisoteo. Las partes esqueléticas más afectadas eran el fémur (en el caso del tejón y el conejo) y el húmero para las palomas. La mayoría de las estriaciones se localizaban en la diáfisis de los huesos largos, sin una distribución preferencial en función de la anatomía. Las señales solían ser cortas, superficiales y de orientación generalmente oblicua. Barisic también resalta que ciertas marcas producidas por pisoteo pueden confundirse con marcas de corte si se estudian de manera aislada. La toma en consideración de distintas variables a la hora de valorar un conjunto será vital en este sentido.

A parte de las estrías sobre la superficie cortical, otras modificaciones como fracturas, fisuras, perforaciones, abrasiones y descamaciones fueron documentadas también por Barisic (2006). La fracturación por *trampling* es un fenómeno habitual, que se acentúa en función de la talla del animal y la intensidad en la que es ejercido el pisoteo (Andrews y Cook, 1985; Olsen y Shipman, 1988; Barisic, 2006). Por este motivo, la fracturación por pisoteo debe tomarse en especial consideración en el caso de las *small prey*, ya que por sus

pequeñas dimensiones y su delgada cortical tenderán a romperse con mayor facilidad (e.g., Laroulandie, 2000; Cochard, 2004a).

4.9.2 Abrasión

La abrasión es el resultado de la erosión de la superficie ósea, por la aplicación de fuerza física externa, relacionada con el transporte hídrico, eólico, etc. La fricción de partículas con la superficie ósea la desgasta, generando fenómenos de pulidos y redondeamientos (Behrensmeyer et al., 1989; Lyman, 1994).

Diferenciar el tipo de agente que ha causado la abrasión es difícil, aunque se considera el transporte hídrico como causa cuando éste afecta ambas caras del hueso. Cuando la abrasión es eólica, suele verse afectada únicamente la cara expuesta del hueso (Shipman y Rose, 1983, 1988).

En algunos casos, podría llegarse a confundir la abrasión con huesos digeridos, aunque el grado de digestión debería ser muy fuerte, haciendo que el hueso perdiera su morfología original. Sin embargo, las diferencias a nivel microscópico permiten establecer una tendencia en su identificación.

Para poder clasificar los distintos grados de redondeamiento y pulido, se han utilizado los criterios establecidos por Cáceres (2002):

	Grado	Alteración
Redondeamiento	R1	Microscópico, en bordes anatómicos y fracturas.
	R2	Macroscópico, en zonas concretas del hueso.
	R3	Afecta toda la superficie del hueso, provocando en algunos casos la pérdida de su morfología original.
Pulido	P1	Microscópico en bordes del fragmento.
	P2	Macroscópico, en bordes del fragmento.
	P3	Toda la superficie está completamente pulida y brillante.

Tabla 9. Grados de redondeamiento y pulido generados por abrasión (Cáceres, 2002)

4.9.3 Presión del sedimento

Una vez los huesos han sido enterrados, la presión ejercida por el sedimento sobre ellos puede alterar su morfología o llegar a fragmentarlos (Shipman, 1981a). Si esto sucede cuando el hueso está en estado fresco, la plasticidad que mantiene por sus propiedades orgánicas hará que el resto tienda a deformarse. Si por lo contrario, el hueso ya está seco, la pérdida de colágeno hace que aguante poco la presión y pueda acabar fracturándose, formando planos longitudinales y transversales, en forma de escalera. Siguiendo los mismos mecanismos, la presión ejercida por el pisoteo o *trampling* sobre los restos puede

también conllevar su fragmentación, tanto en estado fresco o seco (ver apartado 4.9.1; Andrews y Cook, 1985; Olsen y Shipman, 1988; Cochard, 2004a).

4.9.4 Concreciones y manganeso

Los procesos de humedad y desecación producen una serie de modificaciones en los huesos, como son los óxidos de manganeso y las concreciones (Fernández-Jalvo, 1992; Fernández-Jalvo y Andrews, 2000). El manganeso es una bacteria que se desarrolla en ambientes húmedos y anaeróbicos, con un pH cercano al neutro. Se caracteriza por su pigmentación negra en zonas aisladas, concentradas, dispersas o generalizadas afectando a todo el hueso. Puede describir formas ramificadas o presentarse de forma masiva sobre la superficie ósea. En ocasiones, la determinación de estas modificaciones causa problemas, ya que en contextos arqueológicos pueden confundirse con alteraciones producidas por exposición térmica de los huesos. Esto afectará su coloración y puede producir tonalidades marrones y negruzcas en los restos, muy similares a las originadas por óxidos de hierro y/o de manganeso (Shipman et al., 1984; Stiner et al., 1995). Por este motivo, la valoración cromática de los elementos recuperados no siempre es suficiente para evaluar el origen de las tinciones óseas. Múltiples estudios han explorado las técnicas más apropiadas para diagnosticar este tipo de alteraciones, especialmente en contextos arqueológicos donde el uso del fuego puede estar en entredicho (e.g., Brain y Sillen, 1988; Sillen y Hoering, 1993; Bellomo, 1993, 1994; Weiner et al., 1998; Berna et al., 2012).

Uno de los métodos más utilizados es la espectroscopía infrarroja (IR), o su variante de espectrometría infrarroja con Transformada de Fourier (FTIR), las cuales se basan en el análisis químico de los componentes del hueso alterado y permiten observar la degradación del colágeno al haber estado sometido a altas temperaturas. Dichos sistemas permiten discriminar si un hueso ha sido quemado (Sillen y Hoering, 1993; Shahack-Gross et al., 1997; Karkanas et al., 2007; Berna et al., 2012) o, si por el contrario, el pigmento del hueso se debe a la presencia de óxidos (Michel et al., 2006). Los análisis de difracción de rayos X han sido también utilizados para diferenciar los óxidos de otras alteraciones en los huesos (Shipman et al., 1984; Weiner et al. 1998; López-González et al., 2006). Este análisis de pigmentos óseos en ocasiones se ha realizado en combinación con escaneos electromicroscópicos (SEM-EDX), como es el caso de El Mirón, donde los estudios geoquímicos mostraron que las tinciones eran debida a una elevada presencia de hierro y manganeso (Marín-Arroyo et al., 2008).

La resonancia de espín electrónico o *electron spin resonance* (ESR) ha sido otro método aplicado sobre huesos para reconocer si éstos han sido sometidos a radiación por exposición al fuego o no (e.g., Michel et al., 2006).

Los estudios de caracterización de huesos quemados a menudo se combinan y/o complementan con otras técnicas de análisis, las cuales ayudan a corroborar si un fuego fue realizado de manera intencional. Uno de estos métodos es la termoluminiscencia (TL), que permite ver si hay alteraciones en los componentes del sílex que puedan ser producidas por exposiciones térmicas (e.g., Shahack-Grass et al., 1997; Karkanas et al., 2007; Alperson-Afil et al., 2007; Alperson-Afil y Goren Inbar, 2010; Richter et al., 2011). Los análisis magnéticos del sedimento (e.g., Barbetti, 1986; Bellomo, 1994; Shahack-Grass et al., 1997; Berna et al., 2012), así como análisis de distribución espacial (e.g. Brain y Sillent, 1988; Alperson-Afil et al., 2007; Alperson-Afil, 2012) son también útiles en este sentido.

Por otro lado, las concreciones son adherencias de sedimento cementadas en la superficie de los huesos. Se deben a cambios de humedad en el sustrato por la alternancia de procesos de desecación y humidificación relativamente rápidos (Courty et al., 1989).

4.9.5 Raíces

Las raíces son un agente alterador común en las superficies óseas de algunos yacimientos. Igual que los animales, las plantas recurren a los huesos para la obtención de sus nutrientes. Un hueso que aún mantiene materia orgánica, será propenso a ser cubierto por raíces, con la finalidad de absorber las sustancias orgánicas que preservan. En este proceso, las raíces de las plantas pueden causar alteraciones sobre los huesos. Las alteraciones que producen forman surcos ramificados de profundidad variable, generados por las alteraciones químicas de las raíces. Éstas pueden llegar a generar perforaciones. Se distinguen de las mordeduras o de las marcas de digestión por tener una base redondeada, en forma de “U” y cierta disolución que las rodea (Behrensmeyer, 1978; Fernández-Jalvo, 1992; Cáceres, 2002). Si se trata de raíces recientes, éstas pueden no llegar a alterar el hueso en forma de surcos erosivos, pero sí en forma de tinciones sobre la superficie.

4.9.6 Exposición sub-aérea o *weathering*

Los huesos, durante el proceso de formación sedimentaria, pueden estar expuestos durante un tiempo prolongado a los agentes atmosféricos. Este período de exposición sub-aérea los somete a diferentes procesos, como los cambios de humedad, temperatura o exposición solar, lo que hace que se alteren, produciéndose daños como agrietamientos, fisuras y exfoliaciones que en ocasiones pueden llegar a destruir el hueso por completo. Behrensmeyer (1978) estudió las alteraciones producidas por exposición sub-aérea prolongada, definiendo seis estadios de alteración (0-5). El estadio 0 corresponde a la

ausencia de alteración; mientras que el 5 describe un estado avanzado al borde de la destrucción ósea (ver Tabla 10).

Grado	Alteración
0	Modificaciones inexistentes.
1	Agrietamientos paralelos sobre diáfisis y en mosaico en articulaciones.
2	Exfoliación asociada a agrietamientos y pérdida de la cortical.
3	Apariencia fibrosa. Inicio de la penetración de meteorización.
4	Desprendimiento de astillas.
5	Destrucción del hueso.

Tabla 10. Grados de meteorización por exposición sub-aérea o *weathering*, establecidos por Behrensmeyer (1978).

Sin embargo, el estudio de Behrensmeyer consideraba únicamente huesos de mamífero para su estudio. Posteriormente, distintos estudios han sido publicados referentes a la afectación del *weathering* sobre huesos de ave (Bochenski y Tomek, 1997; Behrensmeyer, 2003; Cruz, 2008; Prassack, 2011). Todos coinciden en afirmar que los huesos de ave tienden a sufrir los procesos de *weathering* con mayor rapidez, con una tendencia a volverse muy frágiles a partir del estadio 2 de exposición (Bochenski y Tomek, 1997; Behrensmeyer, 2003; Cruz, 2008). De hecho, Bochenski y Tomek (1997) observan que inicialmente los huesos de ave son más resistentes a los ataques de microorganismos, pero que una vez sobrepasado el segundo estadio de exposición, los estadios finales de alteraciones más severas no existen en el conjunto analizado. Cruz (2008), también observa un decrecimiento de huesos de ave que presentan estadios más avanzados de meteorización, sobre todo en comparación con los huesos de mamífero expuestos a las mismas condiciones. Esto hace pensar que la fragilidad que adquieren estos huesos una vez sobrepasado el estadio 2 provoca su desaparición, causando así un sesgo importante en el registro. Este fenómeno se deberá tener presente cuando se analicen contextos en los que la exposición sub-aérea pueda ser importante, como los yacimientos al aire libre o algunos abrigos rocosos.

5. PAYRE Y ABRI DES PÊCHEURS

5.1 PAPER 1: Rufà et al., 2016a

What is the taphonomic agent responsible for the avian accumulation? An approach from the Middle and early Late Pleistocene assemblages from Payre and Abri des Pêcheurs (Ardèche, France)

Anna Rufà^{a,b,*}

Ruth Blasco^c

Thierry Roger^d

Marie-Hélène Moncel^e

^a IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^b Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

^c Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain

^d Laboratoire de Préhistoire du Lazaret, Nice, France

^e Département de Préhistoire, Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie Humaine, Rue René Panhard 1, 75013 Paris, France

*Corresponding author. IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain. E-mail address: arufa@iphes.cat (A. Rufà).

Quaternary International (2016), vol. 421, 46-61

Abstract:

The acquisition of quick-flying small prey has been a widely discussed topic over the last decades, especially since the emergence of archaeological bird collections more ancient than expected, with evidence of anthropogenic processing. Residue analyses carried out on stone tools at the Payre site in France (MIS 8-5) suggest human activity on birds; however, no direct analyses have been carried out on avian specimens from the site. Similarly, no detailed data from numerous bird bones have been obtained from a nearby site, Abri des Pêcheurs (MIS 5-3), which could also provide important information about subsistence strategies in the region. Bird bones from both sites were analyzed here within the framework of the taphonomic methodology and identified a wide variety of avian specimens, suggesting nocturnal raptors and small mammal carnivores as main accumulator agents. Despite the anthropogenic activity at Payre proposed from lithic residue and use-wear analyses, bird bones do not reveal any hominid intervention. Our attempt here is to explain this apparent contradiction and discuss possible hypotheses regarding the presence of avian specimens at both archaeological sites.

Keywords: avian specimens, raptors, mammalian carnivores, Payre, Abri des Pêcheurs, Middle Pleistocene

1. Introduction

The study of bird bone remains and their implication in human behavior and subsistence strategies has often been tackled from a palaeoenvironmental perspective, largely because it is generally accepted that birds did not play an important role in the pre-Upper Paleolithic human diet. It has been mainly discussed with respect to caves and shelters, where the presence of bird remains can be associated with mammalian carnivores and/or raptors that commonly occupied these places. In general, anthropogenic activities on small prey remains are usually under-represented in the archaeological record because these could be consumed without using tools (Lyman, 1994; Laroulandie, 2001; Steadman et al., 2002). For this reason, other characteristics are needed to distinguish accumulations produced by hominids, as previously attempted (Laroulandie, 2001, 2002, 2005; Laroulandie et al., 2008; Bochenski et al., 1998, 1999); these include human tooth marks, patterns of breakage, and/or burning. Other valid criteria to identify the origin of avian remains can be the skeletal representation, as Mourer-Chauviré (1979, 1983), Vilette (1983), Bramwell et al. (1987), and Díez Fernández-Lomana et al. (1995) pointed out. These authors argue that the abundance of some skeletal parts, such as coracoids, humeri, and femora, is related to human activity, while the predominance of tarsometatarsi and carpometacarpi is mainly associated with raptor accumulations. Even if these methods are relevant, they are subject to criticism and should be used with caution as additional proxies (e.g. Livingston, 1989; Laroulandie, 2010).

The presence of hominid processing marks on bird bones during the pre-Upper Paleolithic is still scarce, but cut marks have been documented in some localities, such as the Early Pleistocene sites of Sima del Elefante (Spain) (Huguet, 2007) and Dursunlu (Turkey) (Güleç et al., 1999) or those framed within the Middle Pleistocene such as Lazaret (France) (Lumley et al., 2004; Roger, 2004) and Bolomor Cave (Blasco and Fernández-Peris, 2009, 2012; Blasco et al., 2013). In later periods, avian processing can be found in Salzgitter-Lebenstedt in Germany (Gaudzinski-Windheuser and Niven, 2009), the French Mousterian sites of Pech de l'Aze I (Mourer-Chauviré, 1979; Soressi et al., 2008), Pech de l'Aze IV (Dibble et al., 2009), Mandrin Cave (Romandini et al., 2014), Combe-Grenal, and Les Fieux (Morin and Laroulandie, 2012), as well as at the Mousterian sites of Grotta di Fumane and Grotta del Rio Secco in Italy (Fiore et al., 2004; Peresani et al., 2011; Romandini et al., 2014), and Krapina in Croatia (Radović et al., 2015). Some of these localities attest to the exploitation of non-edible avian products, such as talons of raptors, which seem to have been used as ornamental elements. In addition, new results from Gibraltar sites (Finlayson et al., 2012; Blasco et al., 2014) also indicate the presence of cut marks on avian remains

during the Mousterian, confirming that bird processing for feathers and consumption is not as strange as previously thought. Even though solid evidence supports avian consumption, its systematic acquisition is still debated.

In past years, archaeological sites such as Payre (Ardèche, France, MIS 8-5) took an active part in this discussion through analysis of lithic residue and use-wear, which show a processing of small fast prey (rabbits and birds) earlier than 125 ka (Hardy and Moncel, 2011). No further analyses on small prey specimens from this site have been carried out since to support this hypothesis. The present work attempts to present new data about bird processing in the cave, based on a taphonomic approach. In addition, an assemblage as a reference within the region is obtained by including the Middle Paleolithic site of Abri des Pêcheurs (Ardèche, France, MIS 5-3) in this study. At Abri des Pêcheurs, human activity is evident on larger fauna (Moncel et al., 2010), but, as in the case of Payre, bird remains still have not been studied from a taphonomic perspective. New analyses at both sites could provide further knowledge about hominid subsistence and diet within the region. In that sense, three main objectives were set out: 1) to detect what taphonomical agents act on the avian specimens; 2) to demonstrate whether birds were consumed by hominids at Payre; and 3) to establish processing patterns if anthropogenic consumption of birds is evident.

2. Materials and methods

2.1. Payre

Payre is an archaeological site situated 25 km from Valence, on the right side of the Rhône River. It is part of an active karstic system located 60 m above the Payre River, at a confluence point with the Rhône Valley (Ardèche region, France). Its location results in a convergence of different environments, which makes it a strategic point for the exploitation of different ecosystems (Fig. 1). The sequence, which is 5 m thick and comprises eight archaeological levels, is in turn divided into sub-levels. It has been systematically excavated since 1990 to 2002 by a team led by M.-H. Moncel (Fig. 2).

The sediment characterization allows us to distinguish three different phases from the top to the bottom (Moncel et al., 2002):

- a) Final phase (levels A and B), 5-60 cm thick, characterized by silty, pulverulent, and breached sediment at the base and fragmented at the walls of the remaining eastern tunnel.

- b) Second phase (levels C and D), 50-80 cm thick, with dark-grey (C) and dark-red (D) sediments, very stony and with local breaches from autochthonous and allochthonous origin. The base of this phase presents many bioturbations. Human occupations are located in these levels, corresponding to temperate moments with high humidity and open landscapes, typical of end of MIS 6/beginning of MIS 5. They took place under shelter.
- c) First and main phases of occupation into a cave (levels E to H). Level E (20 cm thick) has three sub-levels that present small grey-white blocks, slightly altered and without matrix, probably corresponding to a decay of the cave ceiling. Level F (1m-thick) is composed by grey sediments locally breached with, at least, four different human occupation phases (Fa to Fd). They correspond to a Mediterranean environment with semi-open landscapes, typical from MIS 6–5 or MIS 8/7. Level J (1m thick), only present in the north-west part of the site, is highly breached, with an unreliable archaeological context. Level G (ca.1m thick) is formed by stony orange sediments, almost breached and with two main phases of occupation (Ga and Gb). The climate of this period was probably dry and cold, corresponding to the MIS 6 or MIS 8/7. Level H (MIS 7) is formed by a flowstone formation, which stretches up to the end of the sequence (level I), totally breached and sterile.

The dating compiled by ESR, U-Th series, TL, and TIMS methods provide a chronology for the end of MIS 8 and the beginning of MIS 7 for levels Gb to Fa that spreads up to the end of MIS 6 and the beginning of MIS 5 for levels D and E (Moncel et al., 2002; Valladas et al., 2008). Lithic tools and faunal remains agree with the dating obtained, establishing the sequence in the Early Middle Paleolithic. Neanderthals seemed to have occupied the place during interglacial periods, when more temperate conditions took place (Moncel, 2008; Rivals et al., 2009).

The lithic technology is characterized by flint from local or semi-local outcrops and the main core technologies are discoid- and orthogonal-type (Fernandes et al., 2008; Moncel et al., 2009; Baena et al., in press). The faunal remains in the archaeological assemblage mainly consist of large herbivores (*Cervus elaphus*, *Equus caballus*, and large bovids) that were hunted and carried to the cave entirely or as parts (Moncel, 2008). Other large mammals, such as rhinoceros and elephants, were apparently scavenged (Moncel et al., 2002).

Human occupations alternated with carnivores (bear, hyena, fox), but seem more intense at the lower levels, with the presence of macro-faunal remains with evidence of human

modifications (bone breakage, cut marks, and burnt bones) as well as abundant lithic tools and hearths in level Ga. Anthropogenic activity is higher at level G, as a result of occupations that spread throughout the year, or from short but repeated seasonal occupations. Level F also has anthropogenic activity in the form of records of short-term seasonal occupations, even if bears mainly used the site during its formation (Moncel, 2008). In addition, human remains were recovered from levels D, E, F, and G – all belonging to infant or juvenile individuals (Moncel and Condemi, 1996, 2007).

Therefore, the macro-faunal remains indicate anthropogenic activity; furthermore, a study carried out by Hardy and Moncel (2011) on stone tools also suggests the processing of small mammals, fish, and birds by hominids. For these reasons, bird remains recovered from levels A, D, F, and G have been analyzed to corroborate this hypothesis.

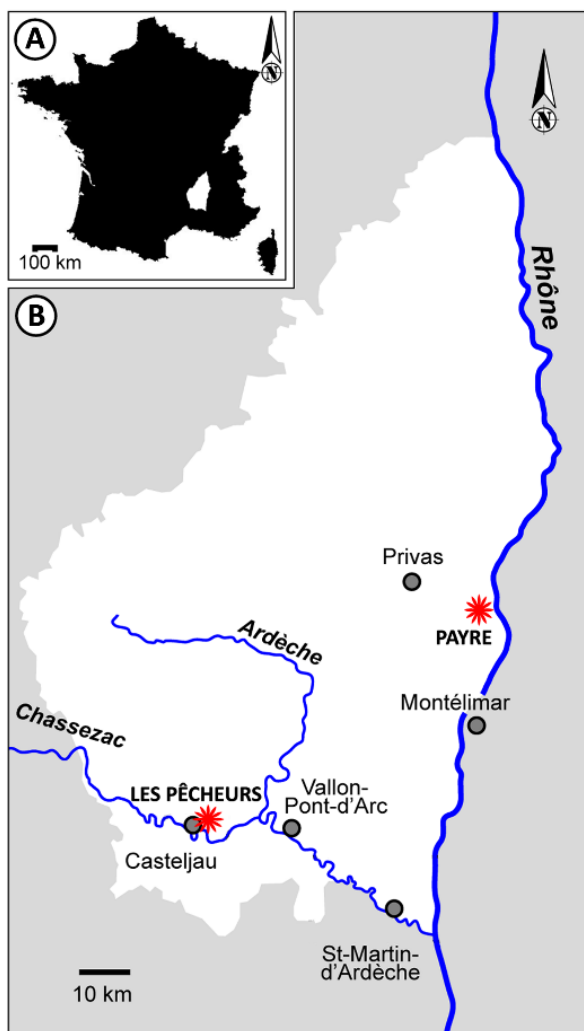


Fig. 1. Situation of the Ardèche region in the map of France (A) and the location of Payre and Abri des Pêcheurs within the region (B).

2.2. Abri des Pêcheurs

The Abri des Pêcheurs site is a ditch-cave of around 15–20 m² located 30 km from Vallon Pont d'Arc (Chassezac Valley, Ardèche region) – Fig. 1. It is composed of a 7 m sediment package formed by vertical diaclasses. Its excavation exposes different levels that stretch from the Middle to the Upper Paleolithic, corresponding to a total of four sectors (1-4, from the top to the bottom), with some later occupation events at the top of the sequence (Sector 1) (Fig. 2). From 1973 to 1988, it was excavated by G. Lhomme, but in 2005, the excavation was resumed to obtain a better understanding of human occupations during the Middle Paleolithic (Moncel et al., 2010). Its sediments consist of an alternation of limestone stony levels, fine or coarse sands, and collapsed blocks (Debard, 1988).

The results from macro-faunal, microfaunal, and palynological analyses distinguish two different phases:

- 1) A lower phase (Sector 4), with semi-open landscape typical of a warm and humid Mediterranean climate, from the MIS 6 interstadial period and MIS 5.
- 2) An upper phase (Sectors 3 to 2), where the environment of the site deteriorates to drier and colder periods; it is characterized by steppe vegetation for the upper part of the Middle Paleolithic sequence (MIS 4).

C14, ESR, and U-Th series methods date the site around 24.4 and 31 ka BP (Evin et al., 1985) and 120 ka (Masaoudi et al., 1994; Valladas et al., 1999), from the end of MIS 5 to MIS 3 (Table 1).

The assemblage is defined by relatively few lithic tools, mainly made from local quartz collected at the foot of the cave along the river, which was normally used as a secondary raw material in the region. Flint is rare and principally represented by non-retouched flakes and a Levallois core introduced already knapped. It was collected from a 10–20 km perimeter area (Fernandes et al., 2010; Moncel, 2010).

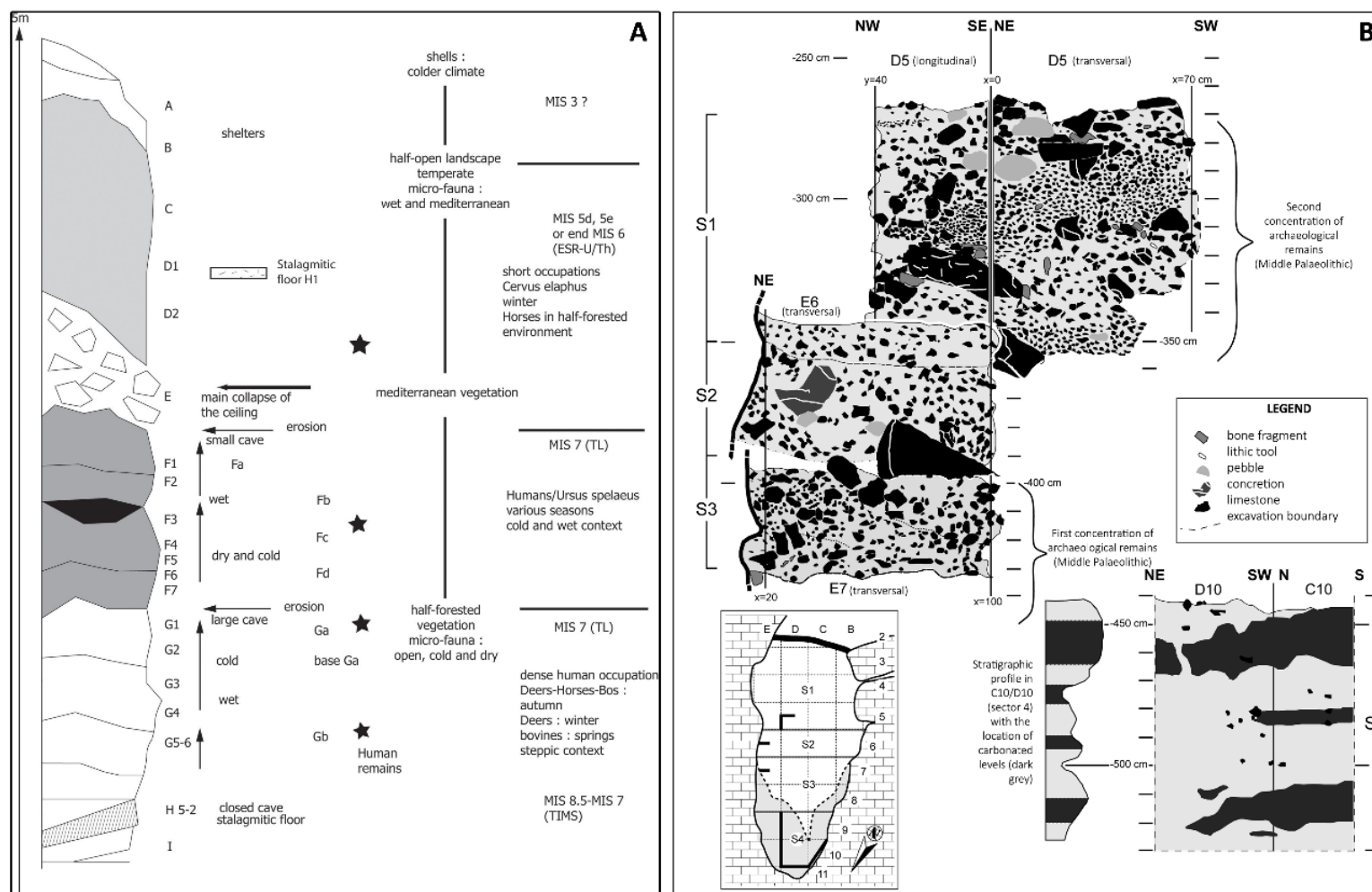


Fig. 2. Stratigraphy of Payre (A) and Abri des Pêcheurs (B). The one of Payre includes some paleoecological data and stands out different sediment slices (F1 to G5-6).

On the other hand, faunal remains are present throughout the sequence, with the base levels presenting a higher density of complete elements. Carnivores represent a third of the total faunal remains, with bear (*Ursus spelaeus*) and wolf (*Canis lupus*) the best represented. Alpine ibex (*Capra ibex*) is the most important herbivore in the sequence, especially at the lower part, and represented chiefly by young individuals, possibly indicative of spring-summer occupations of the cavity. Cervids (*Cervus elaphus*, *Rangifger tarandus*, and *Capreolus capreolus*) are also present, in lower numbers (Moncel et al., 2008; Moncel, 2010). Other animals, such as castor (*Castor fiber*), fish remains, and an abundant number of avian species are represented (Daujeard, 2008; Moncel et al., 2010).

Anthropogenic activity on the site has been attested by the faunal remains showing the presence of cut marks and bone breakage. Nevertheless, cut marks are scarce, and mainly on Alpine ibex (4%). On the contrary, wolf activity is higher (5.7%), suggesting that *C. ibex* died naturally in a trap, where it was consumed by hominins and wolves (Moncel et al., 2008, 2010). In addition, a 1m² hearth has been registered at the upper part of the Middle Paleolithic sequence (Moncel, 2010).

Sectors	¹⁴ C Sample	Level	Sample	Industies	Deepness	¹⁴ C (BP)	U-Th ka (LU)	ESR ka
Sector 2	Ly-2337	F9	bone		210-230	26760+-1000		
	Ly-2338	F11-12	bone	Aurignacian	225-230	29400+- 900		
	Ly-2339	F10-11	bone		230-240	23880+- 750		
Sector 3	Ly-2341	F13	bone		240-250	28440+-1280		
	PECH 1	F14-F15	bone		250		49 +-2	
	PECH 2		bone				21 +-1	
	Ly-2343	F16	bone		260	> 31000		
	Ly-2340	L1-2	bone	Middle Palaeolithic	270-300	29700+- 900		
	PECH 3	F20-21	bone		330		50 +3/-2	
	PECH 4		bone				51 +-2	
	Ly-2342	5-base			395-420	24940+- 680		
Sector 4	PECH CA1	S4	breccia		430			
	PECH 5		bone		445		39 +3/-2	95 +-14
	PECH 6		bone		445		47 +-2	
	PECH 7		bone		445		56 +5/-4	
	PECH CA2		breccia		450			
	PECH 8		bone		450		80+-5	118+-19
	PECH 9		bone		570		111 +6/-5	

Table 1. Radiocarbon, ESR and U/Th dates for the Abri des Pêcheurs sequence (Evin et al., 1985; Masaoudi et al., 1994; Moncel et al., 2015).

Globally, Abri des Pêcheurs could be considered to have supported a succession of short-term human occupations (bivouac-type), where herbivore hunting was combined with carnivore activity. This is denoted by the low presence of anthropogenic activity in the

site, the presence of local raw materials, as well as the importance of carnivores in the assemblage (Moncel, 2010; Moncel et al., 2008, 2010).

Bird specimens are present in the whole sequence (from Sector 1 to Sector 4). Sectors have been defined from the top of the sequence (sector 1) to the bottom (sector 4). Sectors 3 and 4 characterize the Middle Paleolithic levels. Although bird remains have not been analyzed taphonomically in detail, raptors have been suggested as possible accumulators within the site (Moncel, 2010).

2.3. Methods

The analysis of bird remains from Payre (seasons 1990-2002) and Abri des Pêcheurs (from the 2005 intervention) was carried out by applying a methodology based on Taphonomy (Binford, 1981; Brain, 1981; Lyman, 1994; Reitz and Wing, 1999). Bird remains have been recovered from the excavation fieldwork using a 3D location system. The smallest elements were recovered by water-screening the sediments on a superimposed mesh from 5 to 0.5 mm. In the case of Payre, a distinction of different sublevels was taken into account to present and analyze the data. Nevertheless, some remains of level F could not be classified in any subdivision, and for this reason they were grouped as "F."

Most specimens from Abri des Pêcheurs were previously identified at a taxonomical level (Moncel et al., 2010). Nevertheless, species were grouped by families for the analyses, owing to the scarce number of individuals assigned to each species (in some cases only rendered by one individual). Bones with no specific categorization were classified by size: large (e.g., wood grouse), medium (e.g., partridge) and small (e.g., most of the Passeriformes). A distinction between immature and adult individuals has been established on the basis of epiphyses formation and by the degree of ossification of cortical tissues (Hargrave, 1970; Lefèvre and Pasquet, 1994). All complete and fragmented remains were quantified to calculate the Number of Identified Specimens (NISP), the Minimum Number of Elements (MNE), the Minimum Number of Individuals (MNI), and the Minimal Anatomical Units (MAU), which allowed estimation of the proportion of the recovered fragments to those expected to be found (Brain, 1981; Lyman, 1994).

The MNE was computed using the age profiles as well as the repeated anatomical portions of identified specimens (Schmidt, 1972). The total MNI is estimated considering the laterality. Some elements only represented in size categories were computed as possible individuals, because they could not correspond to any other species of the level. For example, one level contained a medium-sized bone and a small-sized one, so a minimum of

two individuals must be computed in the final counting, although they do not have a taxonomical attribution. They are understood not to correspond to the same individual by the differences in their size. No other calculations have been taken into account to evaluate differential conservation since the large variability of bird specimens complicates the assessment of bone density on all taxa. For the general evaluation of each level, all species have been taken as a whole, since important distinctions among species have not been observed.

The ratio of wing to leg bones suggested by Ericson (1987) does not always work and it is criticized by some authors (Livingston, 1989; Laroulandie, 2010), but this was computed for the Abri des Pêcheurs accumulations as an additional approach (e.g., Serjeantson et al., 1993; Laroulandie, 2000, 2001; Bochenski, 2005). This ratio is the result of dividing the total number of wing remains (humerus, ulna, carpometacarpus) by the sum of wing and leg (femur, tibiotarsus, tarsometatarsus) remains, giving a percentage of representation (*100). In the same way, core/limb ratio was computed (Bramwell et al., 1987, Bochenski, 2005), dividing the total core elements (sternum, coracoid, pelvis, scapula) by the sum of core and limb elements (humerus, femur, radius, ulna, tibiotarsus, carpometacarpus, and tarsometatarsus), also expressed as a percentage. Proximal/distal ratio was included as another element to enrich the discussion (Bochenski and Nekrasov, 2001); this was calculated using the number of proximal remains (scapula, coracoideum, humerus, femur, and tibiotarsus) divided by the sum of proximal and distal ones (ulna, radius, carpometacarpus, and tarsometatarsus). Nonetheless, the fact that these ratios may cause controversy if they are used independently should be taken into account. Accumulations produced by different predators may overlap with others due to equifinality processes, as stated by different authors (Louchart and Soave, 2002; Laroulandie, 2010). This emphasizes the importance of working with a combination of different variables.

In any case, neither of the ratios suggested above was used in the example of Payre. The results would not be statistically significant due to the low number of specimens in the site; therefore, only a general trend of representation was taken into consideration. Fragmentation has also been considered in our analyses. The completeness of the bones was inferred by classifying the fractures as dry fractures (produced after the bone lost all collagen, with transverse forms and straight rough edges) or green fractures (with generally smoothed edges and oblique angles) (Steadman et al., 2002; Laroulandie and Lefèvre, 2014). A Stereo Microscope Euromex with magnification up to 45 was used to detect surface modifications produced by both hominids and carnivores. Hominid damage considered includes cut marks (Shipman, 1981; Shipman and Rose, 1983), bone breakage

(Steadman et al., 2002; Sanchis, 2012; Cochard et al., 2012), and burnt bones, classified on a scale of six coloration degrees (Stiner et al., 1995; Blasco and Fernández Peris, 2009), from 0 (no-coloration) to 5 (white/char). Modifications including carnivore tooth-mark (pits, punctures and scores) and bird beak-marks were considered, as well as their distribution, orientation, and measurements. Notches, crenulated edges, and pitting were also observed as a result of a consumption process. Other chemical alterations produced by digestion processes were documented, differentiating five degrees of corrosion (Andrews, 1990): 0) no damage; 1) light; 2) moderate; 3) strong; 4) extreme.

Experimental and archaeological studies made on bird and other small game accumulations were taken into account as a reference to identify possible hominid (Laroulandie, 2000, 2001, 2004, 2005; Laroulandie et al., 2008; Blasco and Fernandez Peris, 2009; Blasco et al., 2014) and carnivore accumulations within the region. The previous studies of bird accumulations focused on birds of prey as the main accumulator agents: eagle owl (Bochenski et al., 1993; Bochenski and Tomek, 1997; Laroulandie, 2000, 2002), snowy owl (Baales, 1992; Bochenski, 1997), tawny owl (Bochenski et al., 1993; Bochenski and Tomek, 1997), long-eared owl (Bochenski and Tomek, 1994, 1997), peregrine falcon (Laroulandie, 2000; 2002), gyrfalcon (Bochenski et al., 1998; Bochenski and Tornberg, 2003), golden eagle (Bochenski et al., 1997; 1999, 2009); imperial eagle (Bochenski et al., 1997), and white-tailed eagle (Mlikovsky, 1996; Bochenski et al., 2009). Referring to mammalian carnivores, accurate studies on bird accumulations do not exist. This problem was overcome by using these modifications produced on leporids – which are widely studied – as a model of potential damage. These studies include fox (Laroulandie, 2000; Mondini, 2000; Hockett, 1999; Hockett and Haws, 2002; Cochard, 2004a, 2004b; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Lloveras et al., 2012; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Sanchis and Pascual, 2011), coyote/dog (Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994), or lynx and wildcat (Laroulandie, 2000; Lloveras et al., 2008; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015). Nevertheless, the possibility should be considered that the peculiar composition of bird bones could produce different damage on bones than expected.

3. Results

3.1. Payre

A total of 57 remains were recovered from the Payre site for all archaeological levels (Table 2). Levels A and D are the most abundant in terms of numbers of remains and in MNE (21 and 19 for each level, respectively), with sublevels Fb, Fc, Fd, and Gb being the lowest in NR and MNE (from 3 to 1 bones). At least four different family groups are

represented, but Corvidae and Phasianidae stand out. Nonetheless, among non-identified specimens, medium-sized bones play an important role, surpassing the number of identified elements in most of the levels and, in the case of level Fb, representing the only group found. All together, we determined an MNI estimate of 18. Corvids are the best represented group (MNI=2, in level D). The remaining categories are represented at most by one individual in each level. Adult individuals are predominant in all the archaeological levels. Only one bone corresponds to an immature individual from a medium-sized category at level D.

The anatomical representation is complicated by the scarcity of remains in most of the levels, which adds difficulty to obtaining an accurate interpretation of the assemblage. Hand and limb bones predominate in all levels, composing from 50 to 100% of the preserved elements. Girdles are also important at level A, while cranial and axial skeletons are completely absent in the whole assemblage.

The real anatomical representation was assessed by using %MAU, and revealed important biases in all taxa skeletal representation. The long bones (stylopodials, zeugopodials, and metapodials) are generally well represented, but their presence is not continuous in all groups and some individuals can only be documented through posterior phalanges (Table 3). The presence of acropodials is high considering the NR in the assemblage, but their relative representation is lower than expected, at a 23.4% representation at level A and never surpassing 6.3% in the remaining levels. The limited number of remains in each level creates difficulty in establishing a possible pattern of representation further than that announced. However, in level D, which has a wider spectrum of elements, a trend is apparent where hind limbs are more abundant than forelimbs. On the other hand, level A, which has less variety but higher NR, has more forelimbs than hind limbs (Table 4).

Fragmentation degree is clearly conditioned by the low number of remains in the assemblage. In general, it is moderate to high in levels A and D (52.4% and 15.8% of remains complete, respectively), which have larger numbers of bones. At level F, the total number of complete elements is 37.5%, although the entire package (from F to Fd) is considered as a unique unit. Nonetheless, some sub-levels have a high survival rate of complete elements as they contain a low number of bones. The same happens at sub-level Gb, where the only bone present is complete. All complete elements are phalanges, with an exception of a carpometacarpus from level A and a coracoid from level D. This agrees with the fact that bird remains are more susceptible to breakage due to their fragility. In that sense, smaller and/or compact bones such as articular bones and phalanges are less

susceptible to break because of (1) their higher density, (2) their small size; and (3) their low or almost total absence of marrow content.

Fracture planes from fragmented bones could be analyzed in 16 cases (2 from level A, 7 from level D and 7 from level F). At levels A and F, all the fractures observed seemed to have been produced when the bone was still fresh, while at level D, one of the fractures analyzed (14.3%) took place when the bone was dry.

Carnivore modifications were observed in 47.6% of the remains in level A (NR=10), 43.5% from level D (NR=6), and 40% of the bones from level F, without sublevel attribution (NR=2). Of these, mechanical modifications are mainly represented by tooth marks – pits and punctures (Table 4). They represent 13-50% of the total carnivore activity. Crenulated edges and pitting are also present on some of those bones. Mechanical modifications can be found on the whole surface of the bones, being more frequent on the epiphyses and diaphyses (Fig. 3). They can be located on one bone face or on opposite faces.

Other carnivore modifications are presented as corrosions produced by digestion (Fig. 3). These affect more than 20% of the remains from levels A, D, and F. Some of them present a moderate degree of corrosion (40% of digested bones from level D), but the majority are slightly digested (Table 4).

Otherwise, no other modifications that could be associated with human activity were found in the whole Payre assemblage.

Levels	A			D			F			Fa			Fb			Fc			Fd			Gb		
	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI
Phasianidae	3	3	1	3	3	1	1	1	1															
Corvidae	3	3	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1												
Accipitriformes							1	1	1															
Large size										2	2	1												
Medium size	15	15	-	10	10	1 (j)	1	1	-				1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Small size				3	3	-	1	1	-	2	2	1				2	2	1	1	1	1	1	1	1
Indet.				1	1	-																		
TOTAL	21	21	2	19	19	4	5	5	3	5	5	3	1	1	1	3	3	2	2	2	2	1	1	1

Table 2. NR, MNE and MNI present in all levels of Payre site by Family/size groups. All individuals are adults, except when it is announced with "(j)", which means that a juvenile individual exist. Even though the MNI estimation was done considering identified specimens, in some cases size categories were considered. It is due to they are represented by the only bone that can be classified in this category, so it must correspond to an isolated individual (see levels F, Fa, Fb, Fc, Fd and Gb).

Taxa/Size categories	Phasianidae			Corvidae				Accipitriformes	Large-sized	Medium-sized							Small-sized							
Levels	A	D	F	A	D	F	Fa	F	Fa	A	D	F	Fb	Fc	Fd	D	F	Fa	Fc	Fd	Gb			
Furculum																								
Coracoid		1 (50)																						1 (50)
Coxal	1 (50)																							
Humerus					1 (50)																			
Femur							1 (50)	1 (50)																
Radius																		1 (50)						
Ulna	1 (50)		1 (50)	2 (100)	1 (50)																			1 (50)
Tibiotarsus		2 (100)																						
Cmc	1 (50)			1 (50)																				
Tmt																								
Post. Phx.																								
Term. Phx.								1 (12.5)	2 (25)	14 (87.5)	2 (8.6)	1 (12.5)	1 (12.5)	1 (12.5)	1 (12.5)									

Table 3. MNE and (%MAU) of the elements present at Payre assemblages by Family/size groups. Those undetermined fragments (NR=2) are not included in the table due to the %MAU cannot be computed. A relative %MAU has been computed for those taxa classified by size, due to its representation in NR is significant. A, D, F, Fa, Fb, Fc, Fd, Gb correspond to archaeological levels. Cmc (carpometacarpus). Tmt (tarsometatarsus). Post. Phx. (posterior phalanx). Term. Phx. (terminal phalanx).

3.2. Abri des Pêcheurs

The site of Abri des Pêcheurs provides a total of 727 bird remains, distributed among 4 archaeological units: Sector 1 (S1), Sector 2 (S2), Sector 3 (S3), and Sector 4 (S4), situated at different depths. Of these units, S4 has the highest number of remains (NR=374); while S2 the fewest (NR=36). All the sectors present a wide variety of species, grouped by family, especially in S3 and S4 (Table 5). Corvidae and Columbidae groups are present throughout the sequence, with Corvidae being the most abundant identified taxa in the site. Phasianids are also important in the lower part (S3 and S4). However, a significant number of remains cannot be classified by species and they were categorized by size. Medium and small-sized remains surpass the number of identified specimens of the assemblage. An estimation of 74 MNI had been done (S1= 7; S2= 5; S3= 20; S4= 42), where adult individuals predominate. Nonetheless, at least one immature individual is found in each sector, never exceeding 20% of the total MNI (S1= 14.3%; S2= 20%; S3= 10%; S4= 4.8%).

The %MAU provides the real anatomical presence regarding the expected MNI. In that sense, long bones (stylopodials, zeugopodials and metapodials) are the best represented, reflecting a bias among bones with lower density (Table 6). Humeri are relevant in all the archaeological levels. They can exceed 50% in Fringillidae, Passeridae, and small-sized groups. Metapodials are also important in Columbidae and small-sized groups, especially in S3 and S4. Tarsometatarsi, which are one of the most represented elements, are 50% rendered among the Columbidae group in S4; and from 66.7% (S3) to 72.2% (S4) in the small-sized category. Girdles are significant at S1, S3, and S4 by the high presence of coracoids. They are important in Phasianidae family (33.3% and 42.9% of representation in S3 and S4, respectively) and in small-sized groups (S3: 33.3%; S4: 88.9%). Pelvises also have a high representation in medium-sized (60% in S3) and small-sized categories (66.7% in S1). Wing to leg ratios show a similar proportion of both extremities in their representation (S1: 64.8%; S2: 53.8%; S3: 48.8%; S4: 49.7%). Only in S1 did wing fragments predominate over the leg fragments, but not much difference was observed between them. On the contrary, core elements are clearly under-represented (S1: 20%; S2: 3.7%; S3: 19.1%; S4: 20.6%). Proximal/distal ratios show a predominance of proximal fragments over the distal ones in all the units (S1: 59.4%; S2: 62.9%; S3: 54.7%; S4: 61.3%).

Level/sub-level			Payre			Abri des Pêcheurs			
			A	D	F	S1	S2	S3	S4
Total NR			21	19	5	126	36	191	374
Anatomical representation			Coxal, ulna, cmc (>50%)	Tibiotarsus (100%), coracoid and humerus (33.3%)	Femur, ulna (50%)	Humerus, ulna, coxal (>50%)	Humerus, femur, tibiotarsus (25-100%)	Humerus, radius (12-50%)	Humerus (10-100%)
Wing/leg			wing>leg	wing<leg	wing>leg	wing>leg	wing≈leg	wing≈leg	wing≈leg
Core/limb			-	core<limb	-	core<limb	core<limb	core<limb	core<limb
Prox/dist			prox<dist	prox>dist	prox<dist	prox>dist	prox>dist	prox>dist	prox>dist
Completeness (%)			11 (57.4)	3 (15.8)	1 (20.0)	48 (38.1)	7 (19.4)	60 (31.4)	145 (38.8)
Carnivore damage	Mechanical modifications	% General	6 (28.6)	3 (15.7)	1 (20.0)	15 (11.9)	4 (11.1)	18 (9.4)	35 (9.4)
		Pits/punctures (%)	6 (28.6)	3 (15.7)	1 (20.0)	11 (8.7)	4 (11.1)	8 (4.2)	20 (5.3)
		Scores (%)	-	-	-	6 (4.8)	2 (5.6)	8 (4.2)	13 (3.5)
	Digestion	General (%)	5 (45.5)	5 (21.7)	1 (20.0)	35 (27.8)	6 (16.7)	42 (22.0)	92 (24.6)
		G1 (%)	5 (100.0)	3 (60.0)	1 (100.0)	31 (88.6)	6 (100.0)	39 (92.9)	83 (90.2)
		G2 (%)	-	2 (40.0)	-	3 (8.6)	-	3 (7.1)	9 (9.8)
		G3 (%)	-	-	-	1 (2.9)	-	-	-
Accumulator agent			Nocturnal raptors (principal); mammal carnivore (secondary)	Diurnal raptors (ingested)/ mammal carnivores	-	Nocturnal raptors (principal); mammal carnivore (secondary)	Mammal carnivore (lynx)/ nocturnal raptor	Mammal carnivore (principal); nocturnal raptor (secondary)	Mammal carnivore (principal); nocturnal raptor (secondary)

Table 4. General characteristics of Payre and Abri des Pêcheurs assemblages, considering the parameters described here for each archaeological level. The possible accumulator agent is also proposed. Prox(imal), dist(al). Cmc (carpometacarpus). Tmt (tarsometatarsus). Post. Phx. (posterior phalanx). Term. Phx. (terminal phalanx).

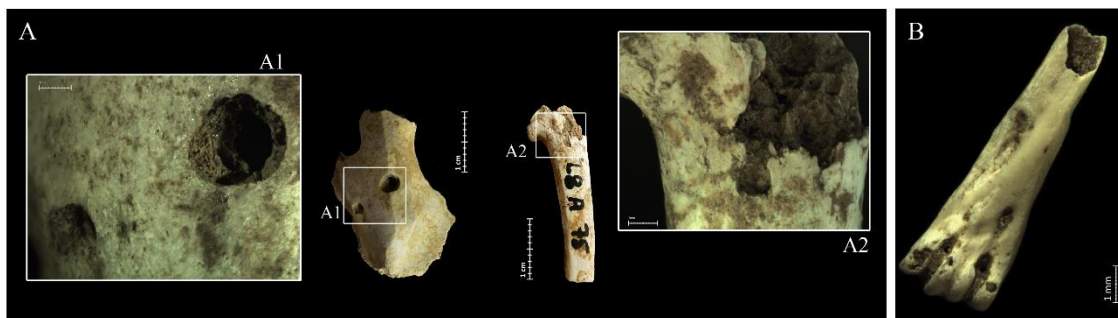


Fig. 3. Pits/punctures (A) and digestive damage (B) on Payre avian remains. A1: left pelvis of *Gallus gallus* from level A. A2: left ulna of *Gallus gallus* from level A. A3: left tarsometatarsus of small-sized bird from level D.

Fragmentation ranges from high to moderate in all the archaeological units. The completeness oscillates around 34–38%, with an exception at S1, where the fragmentation is more severe, with only 19.4% complete elements (Table 4). Articular bones (100%) and phalanges (80–92.6%) are almost unbroken. Some long bones attributed to small Passeriformes and small-sized groups are also found complete, especially at S4, where humeri of small birds are abundant. Fragmentation especially affects long bones. Despite this, shaft fragments can be found in the archaeological record, although proximal and distal ends are more common, representing more than 75% of the total remains.

In addition, 72 fracture planes were analyzed (19 from S1; 11 from S2; 26 from S3; and 16 from S4). In all levels, green fractures predominate in the analyzed fractures (from 62.5% in S4 to 68.4% in S1). No other modifications could be associated with fresh breakage.

Carnivore activity is important in all the archaeological sequence. It affects 38.1% of the remains in S1 (NR=48), 25% (NR=9) from S2, 29.3% (NR=56) at S3, and 32.9% (NR=126) from S4. Both mechanical and digestive modifications can be observed on the bone surfaces (Fig. 4).

Mechanical modifications associated with mammalian carnivores affect between 11.9 and 9.4% of the remains in each sector (Table 4). They are mainly represented by tooth marks (pits/punctures and scores). Nevertheless, other modifications such as notches, crenulated edges, and pitting are present on some of these bones, but these do not usually exceed 2% of the unit remains. Most of the tooth marks are located on the epiphyses and diaphyses of long bones, on one or more faces of the bone. On some occasions, scores display sharp bottoms usually associated with infantile mammal carnivores, which have sharp and non-worn teeth. Of the bones presenting mechanical modifications, two remains from S1 show pits that may be associated with beak-marks rather than mammal carnivore tooth marks. Their morphology is more triangular than the others. Furthermore, other

mechanical modifications produced by raptors cannot be discounted, because of their irregular morphology.

Levels	S1			S2			S3			S4		
	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI
Anatidae										1	1	1
Columbidae	1	1	1	2	2	1	7	6	2	15	14	2+1(j)
Phasianidae							9	9	3	18	17	7
Rallidae							1	1	1			
Otididae							1	1	1			
Falconidae							1	1	1	5	4	3
Strigidae										4	4	3
Alaudidae										2	2	2
Scolopacidae										2	2	2
Corvidae	6	6	4+1(j)	4	4	2	26	26	10+2(j)	31	28	12+1(j)
Fringillidae	1	1	1	1	1	1				6	5	4
Motacillidae/ Fringillidae										1	1	1
Hirundinidae										1	1	1
Turdidae										1	1	1
Passeridae										2	2	1
Large size							4	4		7	7	
Medium size	45	44		11	10	1(j)	110	88		162	147	
Small size	73	63		18	16		32	28		116	109	
TOTAL	126	115	7	36	33	5	191	164	20	374	345	42

Table 5. NR, MNE and MNI from Abri des Pêcheurs site by Family/size groups. All individuals are adults, except when it is announced with "(j)", which means that a juvenile individual exist. Even though the MNI estimation was done considering identified specimens, in some cases size categories were considered. It is due to they are represented by the only bone that can be classified in this category, so it must correspond to an isolated individual (see S2 of Abri des Pêcheurs).

Corrosions caused by digestion are also important in all the assemblage, affecting more than 16.7% of the remains in all levels (Table 4). Corrosion mainly consists of loss of cortical tissue, accentuated on the epiphyses, and it could modify all long, flat, or irregular bones. Slight digestion was more abundant in all sectors (from 88.8 to 100% of the digested remains). However, a moderate degree of digestion could be detected on some remains, as indicated by higher porosity on the bone ends. Only in S1 were more severe digestions observed, but never surpassing 3% of all the digested remains.

In reference to anthropogenic activity, two remains may cause controversy (Fig. 5). A distal humerus of *Pyrrhocorax* (Corvidae family) found at S2 presented a hole similar to that described by Laroulandie (2000, 2005) and Laroulandie et al. (2008), associated with overextension of the elbow. This hole is quite rounded and a bit lateralized and presents two scores on a side. On the other hand, anthropogenic damage could be observed on a distal humerus of a *Pyrrhocorax graculus* from S4, which is completely burnt to a high

degree (grade 3, marked by Stiner *et al.*, 1995). Nonetheless, natural burning cannot be excluded as a possible cause.

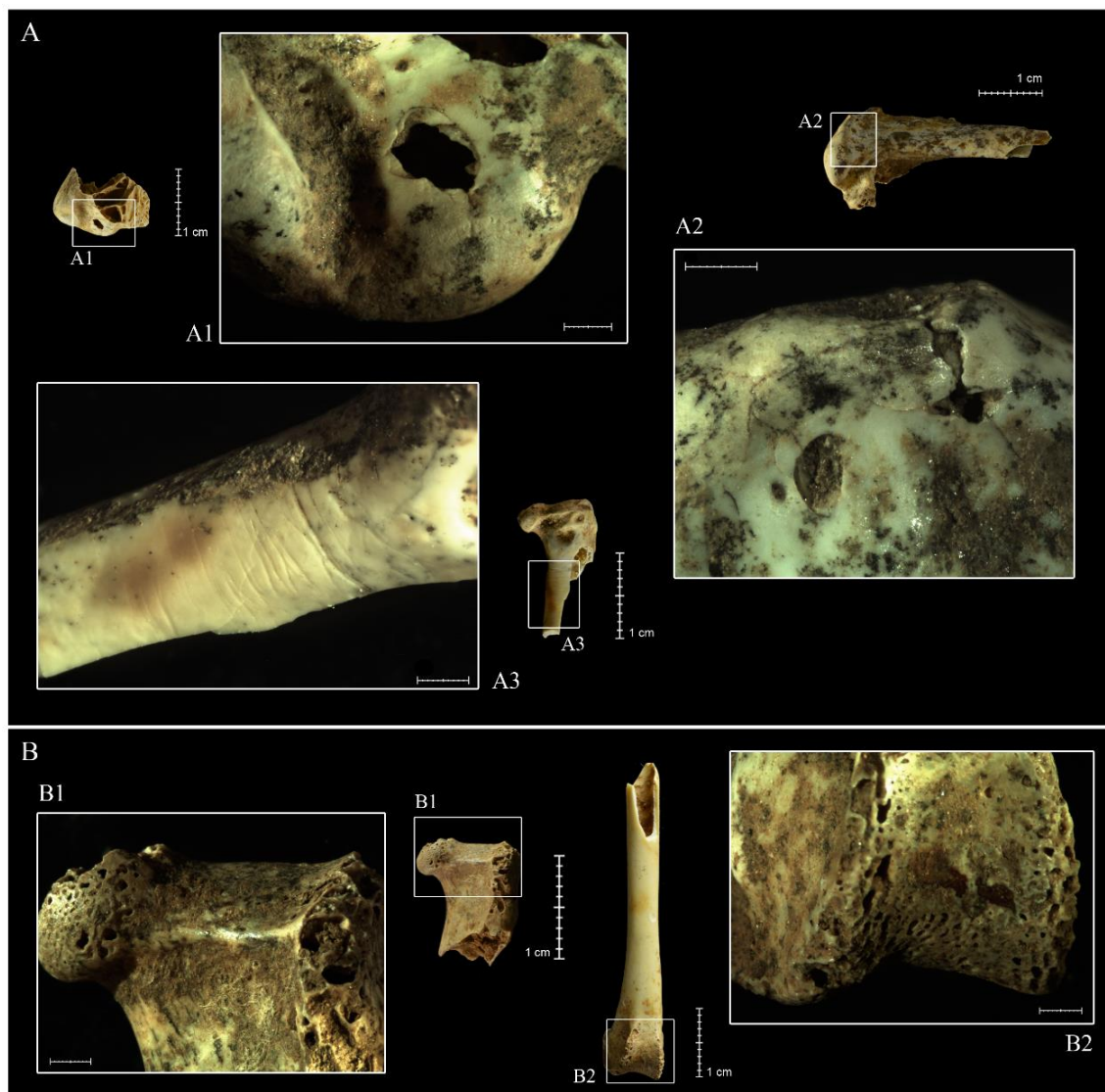


Fig. 4. Mechanical modifications (A) and digestive damage (B) produced on bird bones from Abri des Pêcheurs. Pits/punctures (A1, A2). Scores (A3). A1: right proximal humerus of *Tetrax tetrax* from sector 3. A2: right proximal humerus of *Pyrrhocorax graculus* from sector 4. A3: right proximal femur of *Pyrrhocorax pyrrhocorax* from sector 4. B1: left proximal femur of *Asio flammeus* from sector 4. B2: right distal tibiotarsus of *Tetrao tetrix* from sector 4.

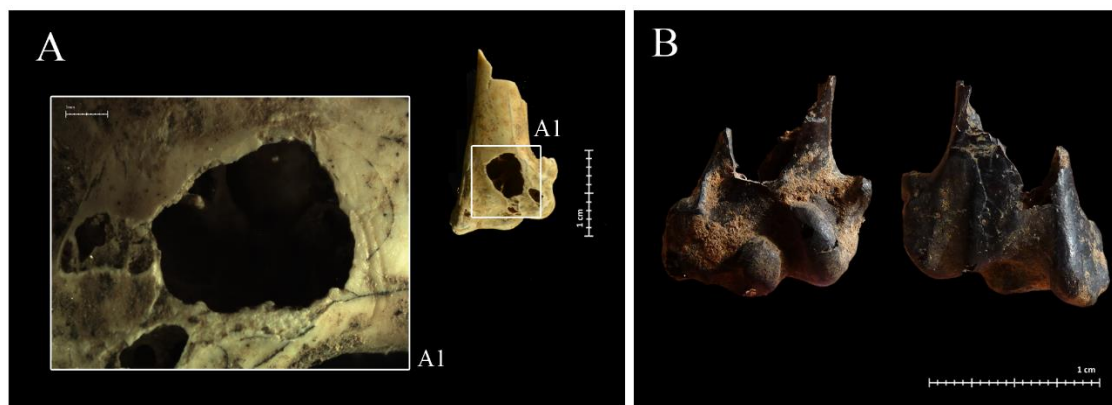


Fig. 5. Hole on a right distal humerus of *Pyrrhocorax graculus* from sector 2 (A), probably result from carnivore activity, and a left distal humerus of *Pyrrhocorax graculus* with burning damage from sector 4 (B). All the remains come from Abri des Pêcheurs site.

4. Discussion

The data obtained from the taphonomical study on bird bones at Payre and Abri des Pêcheurs indicate that hominids do not seem to play any significant part in these accumulations. The number of specimens is much lower at Payre than at Abri des Pêcheurs, but the remains share some common characteristics that allow us to link both avian accumulations. Firstly, an important number of anatomical elements are absent, especially those of the cranial and axial skeleton –only some beaks were recovered in S1 and S4 of Abri des Pêcheurs. The absence of cranial bones may have been related to the decapitation of prey by some birds of prey such as eagles, falcons, or eagle owls (Bochenski and Tomek, 1994, 1997). Nevertheless, we have to take into account that these bones are the most likely to disappear due to post-depositional processes related to their differential conservation that depends on bone density; thus, their underrepresentation or absence in the assemblage might not be explained by predation strategies (Moncel et al., 2015). Additionally, excavation techniques could also affect these specific bones, which are fragile and tend to break easily. Nonetheless, not all the absences can be explained on this basis and further analyses should be undertaken.

The possibility that the birds come naturally to the cave and die there seems unlikely (at least in the major part of the studied sample) because most of the bones are fragmented in a fresh state and anatomical connections have not been found. The high-moderate fragmentation present in the assemblages is usually associated with raptor pellets, as well as mammalian carnivore activity (e.g., Bochenski, 1997; Bochenski et al., 1993, 1997, 1998; Hockett, 1999; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Laroulandie, 2000, 2002; Cochard, 2004a, 2004b; Lloveras et al., 2008; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Rodríguez-Hidalgo et al., 2016). Digestive damage to bones, hardly ever manifested on uneaten remains, determines the probable ingestion of bones by mammal carnivores and/or birds of prey in the site. This could explain the high level of fragmentation. Non-ingested remains generated by birds of prey are normally only slightly fragmented (e.g., Bochenski and Tomek, 1997; Bochenski et al., 1993, 1997, 1999, 2009; Laroulandie, 2000, 2002), which does not match completely with the previous cases. In addition, the importance of regurgitation pellets from nocturnal birds of prey should not be undervalued. These predators usually nest in caves, which increases the possibility they perform an important role in accumulations from archaeological sites.

The intense modifications of bones (tooth marks and digestion) indicated what were possibly small mammalian carnivore and raptor activities, as no anthropogenic damage was observed on bird bones in the form of cut marks or patterns of burning or breakage. This evidence leads to the proposal that non-human predators could have brought in birds and could have inhabited the cave/rock shelters when hominids were not occupying them. To contrast this statement, a comparison of actual bird accumulations produced by different agents has been carried out and is summarized in Table 7. This could provide more accurate data about possible agents accumulating in both sites. The studies made on avian remains produced by raptors have provided a wide number of bibliographic data, for example, by Bochenski et al. (1993, 1997, 1998, 1999, 2009), Bochenski and Tomek (1994), Laroulandie (2000, 2002), Bochenski and Nekrasov (2001), Bochenski and Tornberg (2003), and Bochenski (2005), among others. Nonetheless, no reference is made to mammalian carnivores. Only a few preliminary studies have dealt with this problem (Laroulandie, 2000; Rodríguez-Hidalgo et al., 2016) and most of these are difficult to assess. For instance, leporid accumulations produced by mammalian carnivores were examined in order to provide a wider data set for comparison (Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994; Hockett, 1999; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Hockett and Haws, 2002; Cochard 2004a, 2004b; Mallye et al., 2008; Sanchis and Pascual, 2011; Lloveras et al., 2008, 2012; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013). We are aware, however, that bird bones may act differently in similar situations and that their own bone structure and skeletal

morphology may lead to different resulting modifications. In spite of this, the studies focused on leporids are used herein as framework and potential guide of damage. The main criteria used for this comparison are: anatomical representation, fragmentation, mechanical modifications, and digestive corrosions.

The levels at Payre are too scarce in NISP to suggest a possible accumulator (Table 4). Only levels A and B provide enough remains to manage data and make a general, but still limited, valuation. According to these data, the anatomical representation and fragmentation in level A has similarities with those accumulations presented by nocturnal raptors (ingested remains), where the proportion of wings is also higher. The high percentages of digestion, always producing slight corrosion on bone surfaces, might also be related to remains produced by nocturnal raptors such as eagle owls (Table 7). However, the appearance of pits, as a testimony to mammalian carnivore activities, must also be noted, in similar percentages as foxes. At level D, the level of fragmentation is as important as those accumulations produced by diurnal raptors (ingested remains) and ingested remains of mammalian carnivores. This fact, combined with the presence of a quite important number of moderate digestive corrosions, makes discerning possible accumulators quite difficult. Foxes, for example, can present a wide variety of fragmentation percentages depending on the type of accumulation the remains belong to; but, as with other mammalian carnivores, foxes present higher percentages of heavy corrosion by digestion.

	Predator	Accumulation	Species	Completeness (%)	wing/leg	core/limb	prox/dist	Predominant elements	Mechanical modifications (%)	Digestions
Bird accumulations	Raptors	Ingested	Eagle owl	30-60 (moderate)	wing≥leg	core<limb	prox>dist	Tmt, humerus/tmt, cmc (>90%)	19.6	Light-moderate
			Tawny owl		wing>leg			Cranium, mandible, humerus, ulna (>80%)	-	
			Long-eared owl		wing=leg			Humerus, ulna (>95%)	-	Light
			Gryfalcon	<30 (low)	wing=leg	core<limb	prox=dist	Cmc, tibiotarsus (>85%)	-	Heavy
			Imperial eagle		wing<leg			Cranium, mandible (>89%)	-	
		Non-ingested	Peregrine falcon	>60 (high)	wing>leg	-	prox>dist	Humerus, ulna	3.8	No damage
	Gryfalcon				core<limb		Sternum, coracoid, humerus (>90%)	0.2		
	Imperial eagle						Sternum, humerus (>84%)	-		
	Golden eagle				core>limb		Sternum (100%), coracoid, humerus (>65%)	-		
	White-tailed eagle				core<limb		-	9.1		
	Mammal carnivores	Non-ingested	Cat	100	-	-	-	-	x	No damage
Red fox			-	-	-	-	-	-	x	
Lynx			85	wing<leg	core<limb	prox>dist	ribs, synsacrum/pelvic girdle	4		
		Ingested	Genet	low	-	-	-	-	x	Heavy
Leporid accumulations			Red fox	c.50	ant≈post	core<limb	-	girdles and proximal appendicular skeleton	1.7-32	Mainly heavy
			Coyote/dog	7				axial skeleton	-	Heavy-extreme
			Iberian lynx	20 (ingested); 70 (non-ingested)				Maxillar, mandible, girdles and appendicular (ingested); appendicular skeleton (non-ingested)	0.3-0.9	Mainly heavy

Table 7. Comparison of bird accumulations produced by different predators (raptors and mammalian carnivores), adapted from Bochenski (2005). Bird accumulations produced by mammalian carnivores were added, considering Laroulandie (2000) and Rodríguez-Hidalgo et al. (2016). Leporid accumulations produced by small mammalian carnivores were included as a reference to complement the scarce examples existing on birds (Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994; Hockett, 1999; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Hockett and Haws, 2002; Cochard 2004a, 2004b; Mallye et al., 2008; Sanchis and Pascual, 2011; Lloveras et al., 2008, 2012; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013). Prox(imal). Dist(al). X (presence).

On the other hand, the assemblages composing Abri des Pêcheurs show a higher proportion of specimens. In the uppermost sector (S1), the anatomical representation and the moderate degree of fragmentation seem close to those accumulations generated by nocturnal raptors from their ingested bones (Table 4, Table 7). The modest predominance of wing elements suggests that nocturnal raptors could have intervened on the assemblage (Bochenski et al., 1993, 1997; Laroulandie, 2000, 2002). Diurnal raptors could also produce a higher proportion of wings on uneaten remains, but the difference in wing/leg ratio is usually even greater (Bochenski and Tomek, 1997; Bochenski et al., 1997, 2009; Laroulandie, 2002). Following the criteria established by Bochenski (2005), the proportion of proximal to distal remains also coincides with accumulations produced by birds of prey included in group II (with around 60% of proximal elements). This group includes accumulations produced by owl pellets and non-ingested remains of diurnal raptors, but the presence of digested remains pointed to nocturnal raptors as a possible input rather than diurnal birds of prey. The results from S1 differ even more from hominid accumulations, which usually present a predominance of legs, as determined by Ericson (1987). Digestions, with a clear supremacy of slight corrosions, also pointed to nocturnal raptors as accumulators. According to Andrews (1990), the percentage of bones showing digestions in S1 fits with the typical range attributed to eagle owl (*Bubo bubo*) accumulations, where damage to bones affects between 20–25% of the remains. It may likewise be supported by the possible presence of beak-marks on at least two remains. Nevertheless, this data are not sufficient to assess the agent producing the marks. If they are compared with that damage described by Laroulandie (2002) for eagle owl, they are out of line, especially concerning their measurements. Tooth mark dispositions or locations are also not definitive. In addition, the possible contribution of other mammal carnivores cannot be dismissed by the presence of pits and scores.

Sector 2 has the lowest NISP in the site. Its anatomical representation reflects a similar proportion of wings in relation to leg bones, which is typical of mammal carnivore accumulations (e.g., Mallye et al., 2008). The high fragmentation in the assemblage suggests that lynxes (ingested remains) might play an important role in that level (Lloveras et al., 2008; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013). Nevertheless, the digestions do not support this, as they are light and not really abundant. This could be due to the presence of nocturnal raptors that could intervene on the remains. Raptors often gobble down small prey entirely if the prey is small enough. If not, the prey is dismembered and/or fragmented for digestion. However, this argument fails to explain the high degree of fragmentation in the level. No other data referring to mammalian carnivores such as genet are available for comparison (Table 7).

Lower sectors S3 and S4 have similar percentages of digestion, fragmentation, and proximal/distal ratio as S1, but the wing/legs proportion is closer to the accumulations generated by mammalian carnivores, as pointed out in S2 (Table 4, Table 7). This is not incongruous with the bibliography. As already mentioned, some mammal carnivores, such as foxes, can produce moderate percentages of fragmentation that resemble ingested nocturnal raptor assemblages (Sanchis, 1999, 2000, 2012; Cochard, 2004a, 2004b; Lloveras et al., 2012). Genet or felid inputs are discarded because, according to the published studies made on ingested remains (Laroulandie, 2000; Lloveras et al., 2008; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013), the damage they produce is more severe. If this was a case of non-ingested remains (Rodríguez-Hidalgo et al., 2015, 2016), digestive corrosion should not be present in the assemblage. In addition, as pointed by Laroulandie (2000) in a preliminary study, genet activity may cause damage to extremities of long bones, making them disappear. Nevertheless, these data should be taken with caution as they refer to immature individuals. Abri des Pêcheurs assemblages generally preserve the extremities of bones, which are mainly from adult individuals. The presence of clear tooth marks on bones reinforces the idea of mammalian carnivores as main agents. Foxes seem to fit well with the variables. In addition, the thin sharp scores present on bones might suggest the use of the cave as a den when hominins did not occupy it. These kinds of tooth marks are typical of cubs, which do not have dental erosion at the beginning of their life. On the contrary, the slight digestions attest to the probable presence of nocturnal raptors during some periods of sedimentary formation of the levels. Mammalian carnivores – including foxes – do not produce the patterns of digestion seen in S3 or S4. Their damage is more intense (moderate-heavy) than the ones observed. Therefore, nocturnal raptors could have used the shelter in alternation with mammal carnivores.

What seems clear, even though hominid presence was demonstrated at both sites by the presence of lithic tools and cut marks on larger-sized fauna, is that anthropogenic activity does not happen on bird specimens. Only two bones might argue with that at Abri des Pêcheurs. On the one hand, the hole on a distal humerus of *Pyrrhocorax* at S2 may be associated with anthropogenic activity by overextension of the elbow. However, its possible association with hominid activities was discarded for various reasons. First of all, the morphology and the disposition of the hole are not like those described by Laroulandie (2000, 2005) and Laroulandie et al. (2008). Secondly, no other signs associated with overextension have been found on the same or on other bones (wrenching of the medial part of distal humerus, breakage of the proximal joints of the radius and ulna). Lastly, two scores associated with one pit pointed to probable mammalian carnivore activity (Fig. 5). Those modifications could be used as examples of equifinality processes at Abri des

Pêcheurs, due to the disarticulation of the elbow by mammalian carnivores or simply damage induced by non-human predators during their consumption sequences. In line with these processes, the burnt humerus of *P. graculus* from S4 could have been generated by natural causes or resulting from anthropogenic activity. Intentional human activity seems unlikely because no other bird remains have been recovered with possible burning damage or human traces. Nonetheless, accidental combustion by contact with a hearth could be possible. Fireplaces documented at the site are from different levels, including an upper level and the sector 4 (Moncel et al., 2008). In that sense, a possible punctual perturbation cannot be dismissed.

The Payre site revealed no sign of hominid activity on birds, which seems to be incongruent with the lithic functional analyses carried out by Hardy and Moncel (2011), who claim the processing of birds and other small prey based on residues and use-wear on stone tools. However, this duality is not necessarily contradictory. The unique stone tool that supports bird processing comes from sub-level Ga. However, no bird remains were recovered in that sub-level. Only one bird bone has its origin on level G, but it belongs to sublevel Gb. Thus, different scenarios may clarify this fact:

- 1) The tool found at sublevel Ga was used outside the site and, after that, carried to the cave, as suggested by Hardy and Moncel (2011) for fish. This would explain the absence of bird specimens, as well as the human-induced damage on their bones.
- 2) Bird bones may exist at sub-level Ga, but the area where they are located remains unexcavated. Although the current dug zone shows high intensity of human activity –including lithic tools with evidence of feather processing (Hardy and Moncel, 2011; Baena et al., in press), a differentiation of activity areas may exist that would lead to accumulation of birds in specific areas of the cave. This scenario could only be tested with the excavation of other different zones or the entire surface of the site – circumstances not always possible due to external factors beyond our control. For example, the entrance and back areas are not totally preserved, due to sediments that collapsed in the slope. This situation was taken to select the excavation zone in the middle part of the cave, where the bird specimens come from.

Despite the open hypotheses left around the Payre assemblages, the general results of these analyses are congruent with the outcomes previously published for both sites. In the case of Payre, the presence of mammalian carnivores and raptors fits with the general trend of short-term human occupations (Moncel et al., 2008; Rivals et al., 2009). Carnivores, especially raptors, do not use caves when occupied by humans, and the

presence of bones modified by these predators in alternation with others modified by hominids seems to reflect this kind of occupation, as well as the palimpsest character of these deposits. Additionally, the cave morphology in levels such as F should be taken into account when interpreting the assemblages. During the sedimentary formation of level F, the cave entrance seems to outline a smaller morphology than that observed in other archaeological units, suggesting a favorable environment for the establishment of carnivore dens. This situation could have accentuated the sporadic character of human occupations and explain the low anthropogenic activity detected. The link between karstic morphology and carnivore activity is often used to explain, together to other environmental and ecological factors, the significant presence of non-human predators in a specific place (e.g., Blasco et al., 2011). In case of Abri des Pêcheurs, previous hypotheses about its accumulations pointed to the significant role of carnivores in the formation of the assemblages (Daujeard, 2008; Moncel, 2010; Moncel et al., 2010). The results presented here support this approach, since the intense activity of non-human predators is also supported by avian remains and the sporadic human activity seems to be focused on macro-faunal remains. This is in agreement with short-term occupations established for the site (Moncel, 2010; Moncel et al., 2010).

5. Conclusions

Taphonomical analysis carried out on avian specimens from Payre and Abri des Pêcheurs shows visible absence of anthropogenic activity on birds. The assessment of anatomical representation, the level of fragmentation, and mechanical and digestive modifications pointed to a mixture of mammalian carnivore and nocturnal raptor accumulations at different intensities, depending on the level. Nevertheless, the scarcity of bird specimens recovered at Payre makes further assessment difficult. The results obtained from this study raise questions regarding residue analyses carried out at level Ga. No avian bones have been found at that level; therefore, previous studies cannot be supported by taphonomical analysis on bird bones. However, this brings up the necessity of widening the sample in order to obtain new data and to determine the existence or absence of bird remains along the stratigraphical sequence of Payre.

Acknowledgements

This work was carried out in the framework of the session entitled “Human-birds interactions during the Prehistory” from the XVII UISPP World Congress (Burgos, 1-7 September 2014). This research was supported by funding of the Spanish Ministry of

Economy and Competitiveness, project ref. HAR2013-48784-C3-1-P and CGL-BOS-2012-34717, and of the Generalitat de Catalunya-AGAUR, project ref. 2014 SGR 900. Anna Rufà has a predoctoral research fellow FPU by the Spanish Ministry of Education, Culture and Sports. Ruth Blasco is a Beatriu de Pinós-A postdoctoral scholarship recipient from Generalitat de Catalunya, co-funded by the European Union through Marie CurieActions, FP7. The fieldwork at Payre and Abri des Pêcheurs was financially supported by research programs of the French Ministry of Culture and the “Service regional de l’Archéologie” of the Rhône-Alpes region. We also would like to acknowledge A. Louchart and an anonymous reviewer for their very useful comments which have helped to improve the first version of this manuscript.

References

- Andrews, P., 1990. *Owls Caves and Fossils*. The University Chicago Press, Chicago.
- Baales, M., 1992. Accumulation of bones of *Lagopus* in late Pleistocene sediments. Are they caused by man or animals? *Cranium* 9 (1), 17-22.
- Baena, J., Moncel, M.-H., Cuartero, F., Chacón Navarro, M.G., Rubio, D., in press. Late Middle Pleistocene genesis of Neanderthal technology in Western Europe: the case of Payre site (south-east France). *Quaternary International*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.08.031>
- Binford, L.R., 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press Inc, Orlando, Florida.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2009. Middle Pleistocene bird consumption at Level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36 (10), 2213-2223.
- Blasco, R., Rosell, J., Made, J. van der, Rodríguez, J., Campeny, G., Arsuaga, J.L., María Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. Hiding to eat: the role of carnivores in the early Middle Pleistocene from the TD8 level of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Archaeological Science* 38, 3373-3386.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary international* 252, 16-31.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sub-level of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary Science Reviews* 70, 124-144.

Blasco, R., Finlayson, C., Rosell, J., Sánchez, A., Finlayson, S., Finlayson, G., Negro, J.J., Giles, F., Rodríguez, J., 2014. The Earliest Pigeon Fanciers. *Scientific Reports* 4, 5971. <http://dx.doi.org/10.1038/srep05971>.

Bochenski, Z.M., 1997. Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by Snowy Owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. *Acta Zoologica Cracoviensia* 40 (2), 279-292.

Bochenski, Z.M., 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O'Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, pp. 31-45.

Bochenski, Z.M., Nekrasov, A.E., 2001. The taphonomy of Sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 44 (2), 93-106.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1994. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Long-eared Owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 37 (1), 177-190.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *International Journal of Osteoarchaeology* 7 (4), 372-387.

Bochenski, Z.M., Tornberg, R., 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 30, 1665-1671.

Bochenski, Z.M., Boev, Z., Mitev, I., Tomek, T., 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 36 (2), 313-328.

Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P.S., 1998. Damage to bird bones in pellets of Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 25, 425-433.

Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Sulkava, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8, 31-39.

Bochenski, Z.M., Korovin, V.A., Nekrasov, A.E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of bird bones in food remains of Imperial Eagles *Aquila heliaca*. *International Journal of Osteoarchaeology* 7 (2), 165-171.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., Tornberg, R., Wertz, K., 2009. Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla*,

with comments on the punctures made by the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Journal of Archaeological Science* 36, 122-129.

Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago/London.

Bramwell, D., Yalden, W., Yalden, P.E., 1987. Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *Journal of Archaeological Science* 14, 195-200.

Cochard, D., 2004a. *Les Léporidés dans la subsistance Paléolithique du Sud de la France*. Université Bordeaux I, France (PhD dissertation).

Cochard, D., 2004b. Étude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle: apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. In: Brugal, J.-P., Fosse, P. (Eds.), *Actes du Symposium 3.3, UISPP Liège 2001, Rev. Palébiol. Genève* 23 (2), pp. 659-673.

Cochard, D., Brugal, J.-Ph., Morin, E., Meignen, L., 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canelettes, Aveyron, France. *Quaternary International* 264, 32-51.

Daujeard, C., 2008. Exploitation du milieu animal par les Neanderthaliens dans le Sud-Est de la France. In: *British Archaeological Reports, International Series*. Archaeopress, Oxford, p. 634.

Debard, E., 1988. Le Quaternaire du Bas-Vivarais d'après l'étude des remplissages d'ovens, de grottes et d'abris sous roche. *Dynamique sédimentaire, paléoclimatologie et chronologie*. Documents des laboratoires de géologie de Lyon 103, 317.

Dibble, H.L., Berna, F., Goldberg, P., McPherron, S.P., Mentzer, S., Niven, L., Richter, D., Sandgathe, D., Théry-Parisot, I., Turq, A., 2009. A preliminary report on Pech de l'Azé IV, layer 8 (Middle Paleolithic, France). *PaleoAnthropology* 2009, 182-219.

Díez Fernández-Lomana, J.C., Sánchez Marco, A., Sanchez, A., Moreno Lara, V., 1995. Grupos avicaptadores del Tardiglaciario: Las aves de Berroberria. *Munibe* 47, 3-22.

Ericson, P.G.P., 1987. Interpretations of archaeological bird remains: a taphonomic approach. *Journal of Archaeological Science* 14, 65-75.

Evin, J., Marchal, J., Marien, G., 1985. Lyon natural radiocarbon measurements X. *Radio-carbon* 27 (2B), 386-454. New-Haven.

Fernandes, P., Raynal, J.-P., Moncel, M.-H., 2008. Middle Palaeolithic raw material gathering territories and human mobility in the southern Massif Central, France: first results from a petro-archaeological study on flint. *Journal of Archaeological Science* 35, 2357-2370.

Fernandes, P., Moncel, M.-H., Lhomme, G., 2010. Analyse des comportements face aux ressources minérales de deux sites du Paléolithique moyen: Payre, Abri des Pêcheurs (Ardèche, France). In: *Congrès international de Florence, Approaches to the study of lithic technology, Rivista di Scienze Preistoriche LVII*, pp. 31-42.

Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J.J., Bortolotti, G.R., Finlayson, G., Sánchez Marco, A., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., Carrión, J.S., Fa, D.A., Rodríguez Llanes, J.M., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and Corvids. *Plos ONE* 7 (9), e45927.

Fiore, I., Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004. Ecology and subsistence strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 273-286.

Gaudzinski-Windheuser, S., Niven, I., 2009. Hominin subsistence patterns during the Middle and Late Pleistocene in northwestern Europe. In: Hublin, J.-J., Richards, M.P. (Eds.), *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*. Springer, Dordrecht, pp. 99-111.

Guleç, E., Howell, C.F., White, T.D., 1999. Dursunlu e a new Lower Pleistocene faunal and artifact-bearing locality in southern Anatolia. In: Ullrich, H. (Ed.), *Hominid Evolution e Lifestyles and Survival Strategies*. Archaea, Gelsenkirchen/ Schwelm, pp. 349-364.

Hardy, B.L., Moncel, M.-H., 2011. Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago. *PLoS ONE* 6 (8), e23768.

Hargrave, L.L., 1970. Mexican Macaws. *Comparative Osteology and Survey of remains from the Southwest*. *Anthropological Papers of the University of Arizona* 20, 1-67.

Hockett, B.S., 1999. Taphonomy of a carnivore-accumulated rabbit bone assemblage from Picareiro Cave, central Portugal. *Journal of Iberian Archaeology* 1, 225-230.

Hockett, B.S., Haws, J.A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the western Mediterranean Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9 (3), 269-302.

Huguet, R., 2007. *Primeras Ocupaciones Humanas En La Península Ibérica: Paleoeconomía En La Sierra de Atapuerca (Burgos) y La Cuenca de Guadix-Baza (Granada) Durante El Pleistoceno Inferior* (PhD dissertation). Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Krajcarz, M., Krajcarz, M.T., 2012. The Red Fox (*Vulpes vulpes*) as an accumulator of bones in cave-like environments. *International Journal of Osteoarchaeology* 1-17.

Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège) (PhD dissertation). Université de Bordeaux I.

Laroulandie, V., 2001. Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux: apport de l'expérimentation. In: Bourguignon, L., Ortega, I., Frère Sautot, M.C. (Eds.), *Préhistoire et approche expérimentale*, Collection préhistoire 5. Monique Mergoual, Montagnac, pp. 97-101.

Laroulandie, V., 2002. Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. In: Bochenski, Z.M., Bochenski, Z., Stewart, J.R. (Eds.), *Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group*, Krakow, Poland, 11-15 September, 2001, *Acta Zoologica Cracoviensia* 45 (special issue), pp. 331-339.

Laroulandie, V., 2004. Exploitation du Harfang au Magdalénien final: l'exemple du Bois-Ragot (Gouex, Vienne). In: Bodu, P., Constantin, C. (Eds.), *Approches fonctionnelles en préhistoire. Actes du 25e Congrès Préhistorique de France*, Nanterre. Société Préhistorique Française, pp. 387-396.

Laroulandie, V., 2005. Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction. In: O'Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, pp. 25-30.

Laroulandie, V., 2010. Alpine chough *Pyrrhocorax graculus* from Pleistocene sites between Pyrenees and Alps: natural versus cultural assemblages. In: Prummel, W., Zeiler, J.T., Brinkhuizen, D.C. (Eds.), *Birds in Archaeology. Proceedings of the 6th Bird Working Group Meeting (BWM) of ICAZ*, Groningen (22-27 August 2008). Groningen Archaeological Studies, pp. 219-232.

Laroulandie, V., Lefèvre, C., 2014. The use of avian resources by the forgotten slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). *International Journal of Osteoarchaeology* 24, 407-416.

Laroulandie, V., Costamagno, S., Cochard, D., Mallye, J.-B., Beauval, C., Castel, J.-C., Ferrié, J.-G., Gourichon, L., Rendu, W., 2008. Quand désarticuler laisse des traces: le cas de l'hyperextension du code. *Annales de Paléontologie* 94, 287-302.

Lefèvre, C., Pasquet, E., 1994. Les modifications post-mortem chez les oiseaux: l'exemple de l'avifaune holocène de Patagonie australe. *Artefacts* 9, 217-229.

Livingston, S.D., 1989. The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *Journal of Archaeological Science* 16, 537-547.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science* 35 (1), 1-13.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 577-590.

Louchart, A., Soave, R., 2002. Changement d'ampleur de l'exploitation des oiseaux entre le Magdalénien et l'Azilien: l'exemple du Taï 2 (Drôme). *Quaternaire* 13 (3-4), 297-312.

Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, New York.

Lumley, H., Echassoux, A., Bailon, S., Cauche, D., Marchi, M.-P., Desclaus, E., Guennouni, K., Lacombat, F., Roger, T., Valenci, V., 2004. Le sol d'occupation acheuléen de l'unité archéostratigraphique UA 25 de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Edisud, Aix-en-Provence.

Masaoudi, H., Falguères, C., Bahain, J.-J., Yokohama, Y., Lhomme, G., 1994. Datation d'ossements et de planchers stalagmitiques provenant de l'abri des Pêcheurs (Ardèche) par la méthode des d'équilibres des familles de l'uranium. *Quaternaire* 5 (2), 79-83.

Mallye, J.-B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paléontologie* 94, 187-208.

Mlikovsky, J., 1996. New data on the food of White tailed Sea Eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal. *Buteo* 8, 115-118.

Mondini, M., 2000. Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicaciones arqueológicas. *Archaeofauna* 9, 151-164.

Moncel, M.-H. (Ed.), 2008. Le site de Payre. Occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pleistocène moyen et au début du Pleistocène supérieur. *Mémoires de la Société Préhistorique Française* 46, p. 336.

Moncel, M.-H., 2010. L'Abri des Pêcheurs (Ardèche, sud-est France). Des occupations néandertaliennes dans une "grotte en forme de fissure". *Annales d'Université Valahia Targoviste, Section d'Archéologie et d'Histoire* XII (2), 7-21.

Moncel, M.-H., Condemi, S., 1996. Découverte de dents humaines dans le site Paléolithique moyen de Payre (Ardèche, France). *CRAS* 322 (IIa), 251-257.

Moncel, M.-H., Condemi, S., 2007. The human remains of the site of Payre (S-E France, MIS 7-5). Remarks on stratigraphic position and interest. *Anthropologie* XLV (1), 19-29.

Moncel, M.-H., Allué, E., Bailon, S., Barshay-Szmidt, C., Bearez, P., Crégut, E., Daujeard, C., Desclaux, E., Debard, E., Lartigot-Campin, A.-S., Puaud, S., Roger, T., 2015. Evaluating the integrity of palaeoenvironmental and archaeological records in MIS 5 to 3 karstic sequences from southeastern France. *Quaternary International* 378, 22-39.

Moncel, M.-H., Brugal, J.-P., Prucca, A., Lhomme, G., 2008. Mixed Occupation during the Middle Palaeolithic: case study of a small pit-cave site of Les Pêcheurs (Ardèche, south-eastern France). *Journal of Anthropological Archaeology* 27, 382-398.

Moncel, M.-H., Chacón, M.G., Coudenneau, A., Fernandes, P., 2009. Points and convergent tools in the European Early Middle Palaeolithic site of Payre (SE, France). *Journal of Archaeological Science* 36, 1892-1909.

Moncel, M.-H., Daujeard, C., Crégut-Bonnoure, É., Boulbes, N., Puaud, S., Debard, É., Bailon, S., Desclaux, E., Escudé, E., Roger, T., Dubar, M., 2010. Nouvelles données sur les occupations humaines du début du Pléistocène supérieur de la moyenne vallée du Rhône (France). Les sites de l'Abri des Pêcheurs, de la Baume Flandin, de l'Abri du Maras et de la Grotte du Figuier (Ardèche). *Colloque Q6, Montpellier 2008. Quaternaire* 21 (4), 385-413.

Moncel, M.-H., Debard, E., Desclaux, E., Dubois, J.-M., Lamarque, F., Patou-Mathis, M., Vilette, P., 2002. Le cadre de vie des hommes du paléolithique moyen (stades isotopiques 6 et 5) dans le site de Payre (Rompon, Ardèche): d'une grotte à un abri sous roche effondré. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 99 (2), 249-275.

Morin, E., Laroulandie, V., 2012. Presumed Symbolic Use of diurnal raptors by neanderthals. *PLoS ONE* 7 (3), e32856.

Mourer-Chauviré, C., 1979. La chasse aux Oiseaux pendant la Préhistoire. *La Recherche* 106, 1202-1210.

Mourer-Chauviré, C., 1983. Les oiseaux dans les habitats paléolithiques: gibier des hommes ou proies des rapaces? In: Grigson, C., Clutton-Brock, J. (Eds.), *Animals and Archaeology: 2. Shell Middens, Fishes and Birds*, BAR International Series 183, Oxford, pp. 111-124.

Payne, S., Munson, P.J., 1985. Ruby and how many squirrels? The destruction of bones by dogs. In: Fieller, N.R.J., Gilbertson, D.D., Ralph, N.G.A. (Eds.), *Palaeoecological*

Investigations, Research Design, Methods and Date Analysis. Symposium of the Association for Environmental Archaeology 266. BAR International Series, Oxford, pp. 31-39.

Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neanderthals and the intentional removal of feathers as evidence from bird bone taphonomy at Fumane cave 44 ky BP., Italy. *Proceedings National Academy of Science* 108, 3888-3893.

Radovčić, D., Srsen, A.O., Radovic, J., Frayer, D.W., 2015. Evidence for Neandertal jewelry: modified white-tailed eagle claws at Krapina. *PLoS ONE* 10 (3), e0119802.

Reitz, E.J., Wing, E.S., 1999. *Zooarchaeology*. Cambridge University Press, New York.

Rivals, F., Moncel, M.-H., Patou-Mathis, M., 2009. Seasonality and intra-site variation of Neanderthal occupations in the Middle Palaeolithic locality of Payre (Ardèche, France) using dental wear analyses. *Journal of Archaeological Science* 36, 1070-1078.

Rodríguez-Hidalgo, A., Lloveras, L., Moreno-García, M., Saladié, P., Canals, A., Nadal, J., 2013. Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian Lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Archaeological Science* 40, 3045-9031.

Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A., 2015. Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian Lynx. *Papaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 418, 1-11.

Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A., 2016. Bird-bones modifications conducted by Iberian lynx: taphonomic analysis of non-ingested red-legged partridge remains. *Quaternary International* 421, 228-238.

Roger, T., 2004. *L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne: Orgnac 3, Lazaret (France), Caverne delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie)*. Paléontologie, Taphonomie et Palécologie (PhD dissertation). Institut de Paléontologie Humaine. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., 2014. Convergent evidence of Eagle talons used by late neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS ONE* 9 (7), e101278.

Sanchis, A., 1999. Análisis tafonómico de los restos de *Oryctolagus cuniculus* a partir de la alimentación de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su comparación con materiales antrópicos (Degree thesis). Universitat de València, Spain.

Sanchis, A., 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum* 32, 31-50.

Sanchis, A., 2012. Los lagomorfos del Paleolítico medio de la vertiente mediterránea ibérica. In: Serie de Trabajos Varios 113. Servicio de Investigación Prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia, Diputación de Valencia, Valencia.

Sanchis, A., Pascual, J.L.L., 2011. Análisis de las acumulaciones óseas de una guarida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): Implicaciones Arqueológicas. *Archaeofauna* 20, 47-71.

Schmidt, E., 1972. Tierknochenatlas. Atlas of Animal Bones for Prehistorians, Archaeologists and Quaternary Geologists. Elsevier, Amsterdam.

Schmitt, D.N., Juell, K.E., 1994. Toward the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. *Journal of Archaeological Science* 21, 249-262.

Serjeantson, D., Irving, B., Hamilton-Dter, S., 1993. Bird bone taphonomy from the inside out: the evidence of Gull predation on the Manx Shearwater. *Archaeofauna* 2, 191-204.

Shipman, P., 1981. Life History of a Fossil. An Introduction to Taphonomy and Paleoecology. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.

Shipman, P., Rose, J., 1983. Early hominid hunting, butchering and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *Journal of Anthropological Archaeology* 2, 57-98.

Soressi, M., Rendu, W., Texier, J.P., Daulny, L., d'Errico, F., 2008. Pech-de l'Azé I (Dordogne, France): nouveau regard sur un gisement moustérien de tradition acheuléenne connu depuis le 19ème siècle. 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*, Société préhistorique française, Mémoire XLVII, pp. 95-132.

Steadman, D.W., Plourde, A., Burley, D.V., 2002. Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga, South Pacific. *Journal of Archaeological Science* 29, 571-584.

Stiner, M.C., Kuhn, S.L., Weiner, S., Bar-Yosef, O., 1995. Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological Bone. *Journal of Archaeological Science* 22, 223-237.

Valladas, H., Mercier, N., Falguères, C., Bahain, J.-J., 1999. Contribution des méthodes nucléaires à la chronologie des cultures paléolithiques entre 300 000 et 35 000 BP. *Gallia Préhistoire* 41, 153-166.

Valladas, H., Mercier, N., Ayliffe, L., Falgueres, C., Bahain, J.-J., Dolo, J.-M., Froget, L., Joron, J.-L., Masaoudi, H., Reyss, J.-L., Moncel, M.-H., 2008. Chronology of the Middle Paleolithic sequence of Payre (Ardèche, France) based on radiometric dating methods. *Quaternary Science Review* 3 (4), 377-389.

Vilette, P., 1983. Avifaunes du Pléistocène final et de l'Holocène dans le Sud de la France et en Catalogne. *Atacina* 11, 1-190.

6. GROTTÉ DES BARASSES II

6.1 PAPER 2: Rufà et al., 2017a

A rallying point for different predators: the avian record from a Late Pleistocene sequence of Grotte des Barasses II (Balazuc, Ardèche, France)

Anna Rufà^{a,b,*}

Ruth Blasco^c

Thierry Roger^d

Mathieu Rué^e

Camille Daujeard^f

^a IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^b Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

^c Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain

^d 6 Rue Clément Roassal, F-06000 Nice, France

^e Archéologie des Sociétés Méditerranéennes (ASM, UMR 5140), Université Paul-Valéry Montpellier 3, France

^f Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique (HNHP, UMR 7194), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Université de Perpignan Via Domitia; Institut de Paléontologie Humaine, 1 rue René Panhard, 75013 Paris, France

*Corresponding author. IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain. E-mail address: arufabonache@gmail.com (A. Rufà).

Archaeological and Anthropological Sciences (online)

DOI: 10.1007/s12520-017-0469-6

Abstract:

The presence of processed birds in the archaeological faunal record is considered key to assessing human dietary evolution. Taphonomic studies on birds from sites older than MIS 2 have become relevant in the last few years, leading to the proposal of more complex scenarios of human subsistence. Several works have demonstrated direct evidence of bird consumption by *Homo* prior to anatomically modern humans in Europe; however, others support the hypothesis of non-anthropogenic bird accumulations. This has led to the necessity of determining what elements or factors cause the human exploitation of birds in some archaeological sites before the end of the Pleistocene. The Grotte des Barasses II site is located within this framework. Short-term human occupations have been attested by the presence of lithic tools and processed macro-faunal remains. Additionally, a small assemblage of bird bones has also been recovered. Here we present a detailed taphonomic study with the aim of exploring possible relationships between these avian taxa and human occupations. Despite the fact that Neanderthals inhabited the cave, avian specimens show damage pointing to different causative agents. Direct evidence (digestion, gnawing) indicates that mammalian carnivores and nocturnal raptors were mainly involved in the accumulation of bird bones. We propose some factors that might determine whether or not small game was exploited in this specific locality and emphasize the importance of such analytical approaches in the general interpretations of the Pleistocene sites.

Keywords: avian specimens, Grotte des Barasses II, taphonomy, mammalian carnivores, birds of prey.

Introduction

The ability of human populations to adapt to different environments is attested since early times (e.g., Gaudzinski-Windheuser and Roebroeks 2011; Hockett and Haws 2009; Blasco and Fernández Peris 2012; Henry et al. 2011; Hardy et al. 2012; Blasco et al. 2011, 2013; Zaatari et al. 2016). The acquisition and exploitation of a wide variety of resources, including small fast prey (e.g., Lloveras et al. 2011; Cochard et al. 2012; Blasco and Fernández Peris 2009, 2012; Blasco et al. 2013, 2014, 2016; Hardy et al. 2013; Fiore et al. 2016), aquatic resources (e.g., Stringer et al. 2008; Cortes-Sanchez et al. 2011; Ramos-Muñoz et al. 2016) and plants (e.g., Henry et al. 2011; Hardy et al. 2012; Salazar-García et al. 2013; Fiorenza et al. 2015; Krief et al. 2015) represent an argument to demonstrate the adaptation capabilities of the hominids to the landscape.

The avian world occupies a special place within the topic of small game in archaeological sites older than MIS 2, since the procurement of birds has been seen as a key element to assess the evolution of human diets (Stiner 2001). These animals not only provide meat but also other potentially useful edible and non-edible resources, a circumstance that is already evident in European Middle Palaeolithic contexts (e.g., Roger 2004; Hardy and Moncel 2011; Peresani et al. 2011; Finlayson et al. 2012; Morin and Laroulandie 2012; Blasco et al. 2013, 2014, 2016; Hardy et al. 2013; Romandini et al. 2014, 2016; Radović et al. 2015; Fiore et al. 2016; Laroulandie et al. 2016; Martínez Valle et al. 2016; Negro et al. 2016). However, some records attesting the presence of bird bones in Neanderthal sites do not exhibit signs of anthropogenic activity, as is the case of Baume Vallée (Gala et al. 2005), Le Noisetier (Laroulandie 2010), Payre and Abri des Pêcheurs (Rufà et al. 2016a) or Teixoneres Cave (Rufà et al. 2016b). In other cases, the exploitation of birds could be more related to non-food purposes. This is the case of Les Fieux, where raptor claws might be exploited for symbolic purposes –other taxa such as the grey partridge, however, seem to have been introduced in the site by nocturnal raptors (Laroulandie et al. 2016). Nevertheless, avian specimens found in archaeological contexts could also provide important information about paleo-environments, formation processes or seasonality, even when their human exploitation has not been proven (Serjeatson 2009). Birds are good climate indicators. For their ecology, they inhabit areas with specific environmental requirements. They could also provide information of the landscape evolution. Roger (2004), for example, could establish a paleo-environmental evolution based on the data of the avifaunal assemblages from the Mediterranean area of Europe, studying the sites of Orgnac 3, Lazaret, Arma delle Manie, Kalamakia and Karain E. Other specific approaches were carried out at Payre and Abri des Pêcheurs. At Payre, the presence of some taxa such

as the western jackdaw (*Corvus monedula*) and the Alpine chough (*Pyrrhocorax graculus*) are indicative of temperate climate, with some mountain influences (Moncel et al. 2002). At Abri des Pêcheurs, taxa such as the black grouse (*Tetrao tetrix*), the white-winged snowfinch (*Montifrigilla nivalis*) or the Alpine chough (*Pyrrhocorax graculus*), pointed out colder environments in some of their units (Moncel et al. 2010). Finally, birds could also reveal the existence of other possible accumulator agents that may pass unnoticed if only macro-faunal remains are considered. For this reason, this field requires special attention, not only from a paleontological point of view, but also from a taphonomical perspective.

How to infer the origin of avian accumulations is not always an easy task. First of all, birds usually constitute a small portion of the whole faunal assemblage at an archaeological site, which complicates possible interpretations. Second, the formation processes related to the faunal accumulations can be linked to different inputs -e.g., in caves and environments where the sedimentation rate is low, it may imply the formation of palimpsests and, as a consequence, the mixture of different events in an apparently homogeneous package that cannot be easily discerned. Moreover, some scenarios could pass unnoticed when a combination of multiple events takes place -e.g., animals may be deposited by natural death and subsequently scavenged (e.g., Oliver and Graham 1994); after consumption, it would be difficult to establish if the animals died naturally or were carried into the site by predators. Thus, some authors attempted to study the general patterns that hominin and non-hominin inputs produce when they are involved in an archaeological avian accumulation (e.g., Laroulandie 2000, 2001, 2002, 2005; Bochenski 2005; Mallye et al. 2008; Bochenski et al. 2009; Monchot and Gendron 2011; Lloveras et al. 2014a, b; Rodríguez-Hidalgo et al. 2016) to discern which agent undertook which action.

The discussion about how and when humans included birds (and other small fast prey) in their diets is still latent, especially concerning the Rhône Valley (Fig. 1); nevertheless, there are some archaeological examples shedding light on the debate. One of these is the Middle Pleistocene site of Payre (MIS 8–5) where bird processing was suggested by identifying barbules trapped on lithic tools from level G (Hardy and Moncel 2011). The bird bones recovered from the site were analyzed from a taphonomical point of view to correlate with these data. However, the studied sample did not provide conclusive results, as no bone showed traces of intentional hominin activities. The possibility that birds were processed outside the cave or the chance that new remains could be found in the non-excavated area of the site were some of the hypotheses proposed (Rufà et al. 2016a). Similar statements arise at Abri du Maras (MIS 4), where residues of the feathers of Accipitriformes and Anseriformes, as well as leporid hair and possible fish scales, were

suggested on stone tools. In the case of leporids, their processing was confirmed by the presence of cut-marks on hare and rabbit bones (Hardy et al. 2013). Mandrin Cave (MIS 3) also yields evidence of small game on hare remains, but it is best-known for the finding of a cut-marked raptor talon that could have been used as an ornament (Romandini et al. 2014). Also, based on statistics, Mourer-Chauviré (1972) argues that birds were introduced by hominids at the Mousterian levels of Grotte de l'Hortus. However, these data based on anatomical profiles have been criticized and, therefore, should be viewed with caution, since no other elements suggest direct anthropogenic activities on bird bones. Within the region, other studies were carried out on avian remains, such as those at Abri des Pêcheurs (MIS 6/5-3), but they do not seem to present human damage, as mammalian carnivores and raptors were established as the main accumulator agents (Rufà et al. 2016a). To complement all these data, the avifaunal record from Grotte des Barasses II has now been studied. The main objectives of the study are (1) to establish which agents took part in the accumulation; (2) to contribute to the general understanding of the site's formation; and (3) to provide new data for the general discussion on small prey processing within the region.

Site presentation

The archaeological site of Grotte des Barasses II is situated in the Ardèche region, at the Balazuc commune. It is a south-facing small cave opened in a steep limestone area, at 55 m over the actual level of the Ardèche river (Fig. 1). This high and narrow cavity develops an ogive morphology that is presently around 12 m long, 3.5 m wide and 7 m high, oriented north-south.

The site was discovered by P. Mouyon and H. Saumade in 1960, and excavated during the same decade by J. Combiere and J. L. Porte, who performed three surveys. In 2011, a team coordinated by C. Daujeard, who expanded the ancient excavation, began work.

The known infilling sequence is composed of a 2.65 m bedded silty deposit including weathering clasts from the kimmeridgian bedrock. The average slope is around 2° towards the entrance-opening. Three main lithostratigraphic assemblages can be distinguished, in turn divided into 8 stratigraphic units (Fig. 2): The upper assemblage (1), composed of the stratigraphic units 2 to 4, is characterized by brown-colored silts with altered elements by phosphatization. The middle assemblage (2) is composed of the single stratigraphic unit 5, nearly archaeologically sterile. It is an overlapping of different silty and sandy run-off deposits of brown and yellowish colors. The lower assemblage (3), which includes units 6 to 8, is more stony and defined by a brown-yellowish silty sediment

with weakly altered limestone elements. Unit 8, explored on a small volume, is cemented by secondary carbonates. Unit 1 forms the surface level, considered scrambled. The upper assemblage has been dated by ESR/U-series, providing a chronology from 48 ± 5 ka to 61 ± 5 ka. For the lowest sequence, a dating of 111 ± 13 ka was obtained (Richard et al. 2015).

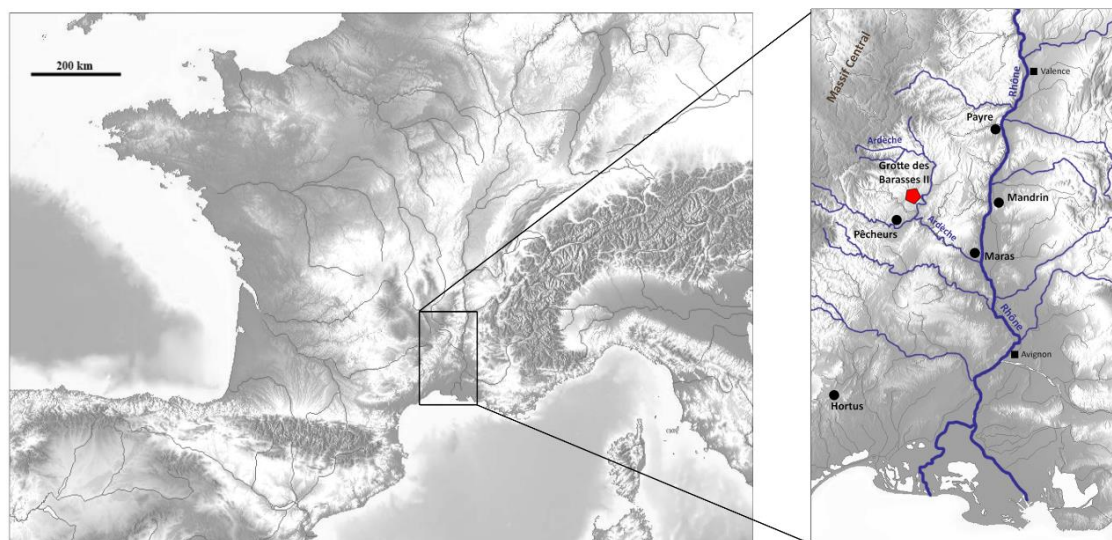


Fig. 1. Situation of Grotte des Barasses II, together with the location of other archaeological sites with presence of studied avifaunal assemblages in the Rhône valley.

According to the paleoecological data, two phases can be discerned. A colder episode coincides with the formation of the lower assemblage—around MIS 5. It was characterized by the presence of stepped vegetation and a rigorous environment, combined with the presence of forest patches. During the formation of the Upper assemblage—around MIS 4–3—the climate would have been less severe, showing a reduction of taxa from rigorous environments and their replacement by temperate and wooded biotopes (Daujeard et al. 2014; Foury et al. 2016).

The archaeological record includes the presence of both lithic and faunal remains. The lithic assemblage presents diversity of matrices and knapping products. The *chaîne opératoire* is incomplete, mainly composed of flakes produced by the Levallois technique. Silex is the predominant raw material, although basalt and other volcanic rocks can be found, especially in the lower assemblage (Daujeard 2008; Daujeard et al. 2014). The faunal assemblage consists of a wide variety of species: horse (*Equus* sp.), reindeer (*Rangifer tarandus*), red deer (*Cervus elaphus*), bovids (*Bos/Bison*), ibex (*Capra ibex*), chamois (*Rupicapra rupicapra*), cave bear (*Ursus spelaeus*), brown bear (*Ursus arctos*), wolf (*Canis lupus*), red fox (*Vulpes vulpes*), panther (*Panthera pardus*), wildcat (*Felis silvestris*), mustelids (*Martes* and *Mustela*), leporids (*Oryctolagus cuniculus* and *Lepus europaeus*), and castor (*Castor fiber*). A great number of fish, amphibian, reptile and bird

remains have been found, particularly coming from the lower assemblage. However, the ibex is the most common species all along the sequence. They were introduced into the cave by natural death or due to exogenous inputs. In fact, hominins, carnivores, and caprids frequented the cavity, which would have been used as a refuge. Carnivore damage, which is more significant than that produced by hominins, is attested in the whole sequence. Hominin activity is important in the lower assemblage, but still be less prominent than carnivore damage. This all points to the fact that hominins and carnivores alternated their use of the cave, where the former would have performed bivouac occupations (Daujeard 2008; Le Pape 2012; Daujeard et al. 2014). As a result of possible hominid activity, a rubefied layer has been detected between stratigraphic units 4 and 5. Charcoal, burnt silex, and bones are related to this possible structure.

Materials and Methods

For the present study, the avian specimens recovered from the new excavation fieldworks at Grotte des Barasses II (seasons 2011 to 2013) were analyzed. Some of the remains were collected manually during the excavation, with a 3D-location system. Others were recovered during the process of sediment sieving, using a superimposed mesh from 2 to 1 mm thick. Initially, 325 avian specimens were collected. However, some were excluded from the analysis because they were found out of context or they couldn't be surely included in one of the two main assemblages (n=40). Additionally, three more remains, corresponding to the stratigraphic unit 1 (n=1) and the middle assemblage (n=2) were excluded from the analysis due to their low significance. So, only the elements that could be clearly attributed to the upper or the lower assemblages were considered.

Despite subdivisions by existing stratigraphic units, lithostratigraphic divisions were used for this work (upper assemblage and lower assemblage), since the number of avian bones was not big enough to consider the smaller stratigraphic units and also because these two assemblages show a homogeneity taking into account sedimentology, dating and archaeological elements.

Capítulo 6. Grotte des Barasses II

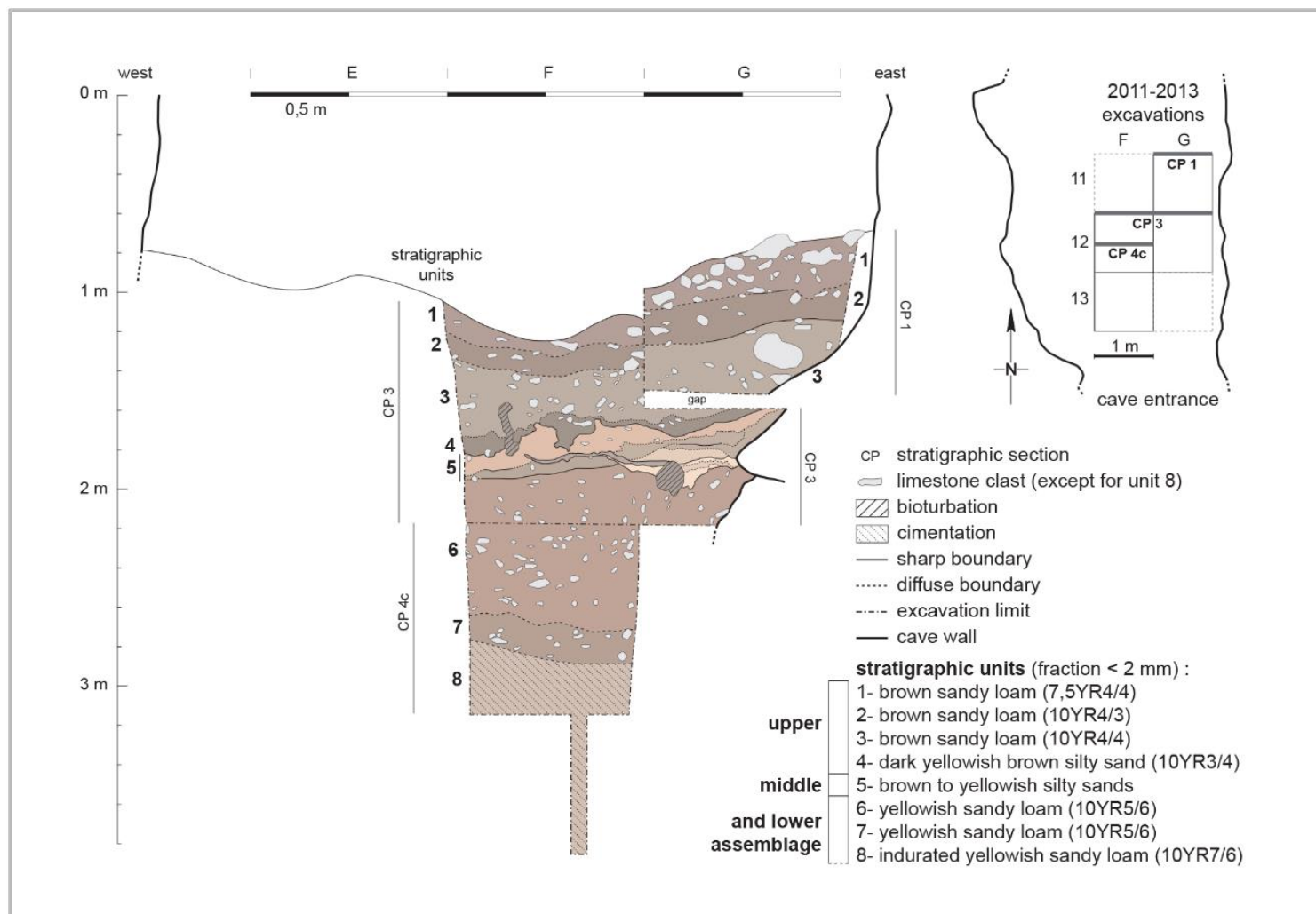


Fig. 2. Transversal stratigraphic section with the infilling

A preliminary taxonomical identification was conducted by one of us (T.R.) on some of the remains (2011-2012 fieldworks). A small part of the bird remains (10 remains coming from the lower and the upper part of the sequence) were also preliminary taphonomically analyzed. They indicated the presence of tooth marks made by a small carnivore, potentially red fox or mustelids (Le Pape 2012; Daujeard et al. 2014). Recently, all the specimens, including those from 2013, were reviewed both taphonomically and taxonomically with the help of osteological collections, as well as specialized atlases of birds (Woelfle 1967; Erbersdobler 1968; Griesbach 1972; Cohen and Serjeantson 1996; Tomek and Bochenski 2000; Bochenski and Tomek 2009). For the determination of some Phasianidae and Corvidae specimens, morphometric parameters were used, following the criteria established by Griesbach (1972) and Tomek and Bochenski (2000). Even though some remains have been identified at the species level, other specimens could only be categorized by their genus, family, or order. Taxonomical distinctions have been used for general counting (e.g., MNE, MNI). However, the general valuation of the avian record at Grotte des Barasses II has been carried out considering large family categories (in which the species identified are included) and orders, when family attribution was not possible due to the scarcity of elements composing the studied assemblages (upper and lower). Bones with no family or order category have been classified by their size, in accordance with the bird spectrum at the site: large-sized birds (e.g., black grouse) and medium-sized birds (e.g., rock partridge).

By the identification of the degree of ossification of cortical tissues and ends, adult and immature individuals have been distinguished (Hargrave 1970; Lefevre and Pasquet 1994). All the remains have been quantified by each taxon to have a Number of Identified Specimens (NISP). The age profiles and the repeated anatomical portions were used to compute the Minimum Number of Elements (MNE). Including the laterality, the Minimum Number of Individuals (MNI) was obtained. An estimation of skeletal survival rate can be assessed using the relative abundance of skeletal elements (RA%). This considers the number of preserved elements in the assemblage in relation to the elements expected to be found (Brain 1981; Lyman 1994).

To assess other possible biases in the anatomical representation, wing to leg ratio (Ericson 1987; Livingston 1989; Lefèvre and Laroulandie 2014), core to limb ratio (Bramwell et al. 1987; Bochenski 2005) and proximal to distal ratio (Bochenski and Nekrasov 2001) have been calculated when possible. Wing to leg ratio is the result of dividing the total wing bones (humerus, ulna, and carpometacarpus) by the sum of the wing and leg elements (femur, tibiotarsus, and tarsometatarsus). To compute the core to limb elements, it is

necessary to divide the total core elements (sternum, coracoides, pelvis, and scapula) by the sum of the core and limb elements (humerus, femur, radius, ulna, tibiotarsus, carpometacarpus, and tarsometatarsus). The proximal to distal ratio can be obtained by dividing the total proximal specimens (scapula, coracoides, humerus, femur, and tibiotarsus) by the sum of the proximal and distal remains (ulna, radius, carpometacarpus, and tarsometatarsus). All these ratios are expressed as a percentage. By themselves, they are not sufficient to identify one origin or another for archaeological assemblages, but they could provide clues that, when combined with the taphonomical modifications observed on the remains, will help to infer possible accumulator agents. These ratios have been computed considering each assemblage as a whole. Moreover, in order to see if significant differences exist among each group of birds, the ratios have also been computed for the main bird categories when possible. To see if the ratios have similar distribution, Kolmogorov-Smirnov test (KS-test) was computed for each group of birds and each ratio in the Lower assemblage.

Apart from the anatomical representation, the completeness of the assemblage has been considered. The degree of fragmentation has been classified following Bochenski (2005), who established three main groups: heavily fragmented (<30% complete), intermediate (30–60% complete), and low (>60% complete). When possible, fractures were classified as fresh (smooth edges and oblique angles) or dry (transverse and straight rough edges) (Steadman et al. 2002; Laroulandie and Lefèvre 2014).

For the taphonomical analysis, a Stereo Microscope Euromex with magnification up to 45 was used. Among possible hominin-induced damage, thermo-alterations related to fire exposure were detected and classified on a 6-point scale (0–5), where 0 means “no damage/coloration” and 5 “white/char” (Stiner et al. 1995; Blasco and Fernández-Peris 2009).

Carnivore modifications were well observed on avian specimens. Tooth-marks (pits, punctures, scores, and notches) were the most important modifications. Scores were described as elongated modifications with rounded cross-section. They can be related to cubs when they present sharp morphologies, but they do not present V-shape sections or micro-striations as those found in cut-marks. Pits and punctures were recorded as a circular depressions or holes on bones, and they were distinguished from irregular and/or triangular holes typical of raptor modifications (Laroulandie 2002; Bochenski et al. 2009). When pits are situated close to the edge of bones, they usually cause the collapse of the cortical tissue, producing notches with rounded morphologies. The presence of crenulated edges was recorded. Chemical damage as a result of digestive processes was also attested

on some of the specimens. Five degrees of damage were established, following Andrew's (1990) criteria: 0 (no digestion), 1 (light), 2 (moderate), 3 (strong), and 4 (extreme).

Among post-depositional modifications, trampling was observed in the form of dispersed striae with no defined direction. Fissures related to humidity and temperature changes in the sediment matrix were evaluated and compared with the stages of fissuration stated by Behrensmeyer (1978) for weathering, from 0 (no damage) to 5 (extreme exfoliation with nearly complete destruction of the bone). Colorations related to oxides were recorded, as well as their distribution (isolated patches, dispersed along the bone or massive concentrations).

Data presentation: The bird-bone assemblages

A total of 282 avian specimens were included in the current analysis. Most of the remains belonged to the Lower assemblage (n=249), followed distantly by the upper assemblage (n=33). As mentioned above, the low frequencies presented in stratigraphic units 1 and the middle assemblage preclude possible interpretations. So, they were excluded from the general evaluation of the site.

Taxonomic and skeletal representation

As stated above, 33 remains composed the upper assemblage, corresponding to at least 12 adult individuals. From the 249 avian specimens of the lower assemblage, 178 have a taxonomic categorization. They compose a total of at least 36 individuals. All of them are adults, with the exception of an immature individual with no taxonomic attribution and categorized in the medium-sized group.

In general, three main family groups stand out in both the upper and the lower assemblages, especially in the latter: Columbidae, Phasianidae, and Corvidae (Table 1). While it is true that Corvidae greatly exceed the others in the upper assemblage (60.6% NISP), representing half of the total NMI, equilibrium between the three categories can be observed in the lower assemblage (NISP Columbidae: 20.5%; NISP Phasianidae: 16.1%; NISP Corvidae: 18.1%). Regarding these three main families, it should be remembered that the Phasianidae group includes a wider variety of identified species than the others (*Coturnix coturnix*, *Alectoris graeca*, *Perdix perdix*, *Lagopus lagopus*, *Lagopus mutus*, *Tetrao tetrix*, and other undetermined phasianids). The Columbidae group is only composed of the taxon *Columba livia/oenas*; and the Corvidae category includes *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, the remains included in *Pyrrhocorax* sp. and undetermined Corvidae. In that sense, it is not strange to see that, despite the fact that the Phasianidae group has NISP

values similar to those of other families, the MNI is higher (Phasianidae: 38.9%; Corvidae: 19.4%; and Columbidae: 13.9%). Small Passeriformes are also numerous (Table 1), but we should take into account that some of the remains included in this group might belong to different species that could not be identified.

Taxa		Upper			Lower		
		NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI
Anseriformes	Anatidae sp.				2	2	1
	Anseriformes indet.				1	1	1
Columbiformes	<i>Columba livia/oenas</i>	1	1	1	51	39	5
Galliformes	<i>Coturnix coturnix</i>	1	1	1	2	2	1
	<i>Alectoris graeca</i>				7	7	2
	<i>Perdix perdix</i>				8	8	3
	<i>Alectoris/Perdix</i>				1	1	1
	<i>Lagopus lagopus</i>				10	10	3
	<i>Lagopus mutus</i>				1	1	1
	<i>Tetrao tetrax</i>	1	1	1	9	8	2
	Phasianidae indet.	1	1	1	2	2	1
	Galliformes indet.	1	1	1	3	3	1
Passeriformes	<i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i>	7	7	2	18	15	3
	<i>Pyrrhonorax</i> sp.	6	5	1	9	9	2
	Corvidae indet.	7	7	3	18	16	2
	Hirundinidae indet.	1	1	1			
	Median Passeriformes				3	3	1
	Small Passeriformes				33	26	5
	Large-sized birds			-	5	5	-
Medium-sized birds	7	7	-	66	61	1 imm	
Total		33	32	12	249	219	36

Table 1. Number of Identified Specimens (NISP), Minimum Number of Elements (MNE) and Minimum Number of Individuals (MNI) at Grotte des Barasses II. *imm* immature, *indet* indeterminate

Regarding the anatomical representation (Table 2, Fig. 3), RA% provides information about the real representation considering the bones expected to be found. In the upper assemblage, just a few bones are preserved, mainly corresponding to limb elements. Corvidae is the family that presents a wider variety of elements. Cranial and axial skeleton as well as basipodials are completely absent in all the categories. In the case of pectoral girdle, it is rendered by just one coracoides of Corvidae (8.3% rendered). Ulna is the best preserved, with 50% of the representation in Corvidae (MNE = 6). Carpometacarpus is important in Corvidae, but also among Phasianidae, where it is the best represented element. In both cases, it is 33.3% represented (4 and 2 elements, respectively). Appendicular elements are better rendered in the medium-sized category (MNE=5), but

their abundance is arguable, because they compose less than 20% of the elements expected to be found. We should take into account that some of the remains included in the medium-sized category may correspond to elements from one of the species identified at the site. Unfortunately, they are elements difficult to associate with one taxon.

Upper															
Taxa	Vert	Rib	Furc	Corac	Stern	Scap	Sacr	Hum	Fem	Ra	Ul	Tib	Cmc	Tmt	Phx
Columbidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Phasianidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-
Galliformes indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Corvidae	-	-	-	1	-	-	-	2	-	2	6	2	4	2	-
Hirundinidae	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Medium-sized birds	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	5
Total	-	-	-	1	-	-	-	3	-	2	8	3	6	4	5
Lower															
Taxa	Vert	Rib	Furc	Corac	Stern	Scap	Sacr	Hum	Fem	Ra	Ul	Tib	Cmc	Tmt	Phx
Anatidae sp.	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Anseriformes indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Columbidae	-	-	-	7	-	4	-	6	1	4	4	5	5	3	-
Phasianidae	-	-	-	4	-	-	-	3	2	-	7	6	6	11	-
Galliformes indet.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-
Corvidae	-	-	-	2	-	2	-	6	2	1	9	6	4	6	2
Median Passeriformes	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2	-	-	-	-
Small Passeriformes	-	-	-	1	-	2	-	7	-	1	4	2	5	4	-
Large-sized birds	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Medium-sized birds	10	1	3	2	2	1	1	2	1	2	2	2	1	4	24
Total	10	1	3	17	2	9	1	26	6	10	28	21	21	30	31

Table 2. MNE of the Upper and the Lower assemblages of Grotte des Barasses II, by anatomical elements. *Vert* vertebra, *Furc* furcula, *Corac* coracoides, *Stern* sternum, *Scap* scapula, *Sacr* Sacrum, *Hum* humerus, *Fem* femur, *Ra* radius, *Ul* ulna, *Tib* tibiotarsus, *Cmc* carpometacarpus, *Tmt* tarsometatarsus, *Phx* phalanx

For the lower assemblage, the anatomical profile is more diverse. As in the preceding assemblage, cranial skeleton and basipodials are totally nonexistent. Axial skeleton is present, but only rendered in the medium-sized group (10 vertebras and 1 rib). So, even though they are present, their percentages are always below 15%. The pectoral girdle is well represented by the presence of coracoides, especially important in Columbidae (MNE=7; 70% present), where this element is the best represented. They are also present in the other main groups, but to a lesser degree (4 elements for Phasianidae and 2 for Corvidae), where coracoides are 14.3% represented. In Anatidae, coracoides also stand out. They are 50% represented, but this is due to the low number of total remains recovered from this group (1 element). Scapulae are also present in Columbidae (MNE=4; 40%), Corvidae (MNE=2; 14.3%), and Small Passeriformes (MNE=2; 20%) groups.

Capítulo 6. Grotte des Barasses II

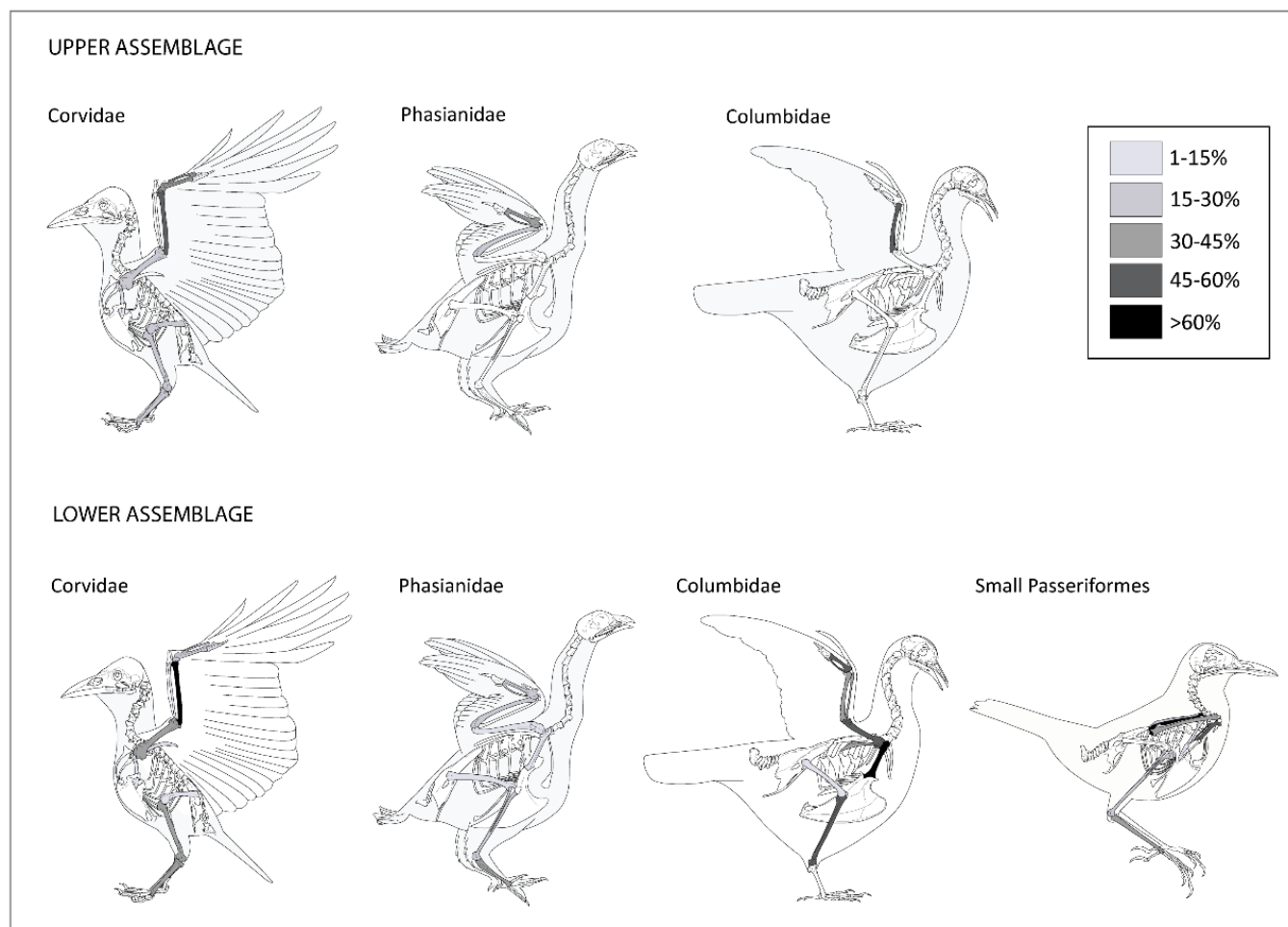


Fig. 3. Percentage of relative abundance (RA%) of the elements represented on the main family groups of Grotte des Barasses II (Upper and Lower assemblages). Bird skeletons designed by Michel Coutureau (INRAP), with the collaboration of Véronique Laroulandie and Jean-Hervé Yvinec. © 2004-2015 ArchéoZoo.org

Following the same trend as that in the upper assemblage, long bones are the most abundant in the lower assemblage and well represented in the three main taxonomic categories. Humeri are common in Columbidae (MNE=6; 60%), but also in Corvidae (MNE=6; 42.9%) and small Passeriformes (MNE=7; 70%) categories. In the last group, they are the most significant element. Femora do not stand out and are always under-represented. Among zeugopodials, ulnae are especially important in Corvidae, where they are the main element present (MNE=9; 64.3%). They are also important in Columbidae (MNE=4) and small Passeriformes (MNE=4), represented in 40% of cases. In the medium Passeriformes group, ulnae are 100% present, despite the low number of specimens (MNE=2). Tibiotarsus are well represented in Columbidae and small Passeriformes (MNE=5; 50%). Metapodials deserve special attention. Carpometacarpi stand out in Columbidae and small Passeriformes categories (MNE=5; 50%). Tarsometatarsi are more than 30% represented in the main categories. They are the best rendered element among Phasianidae (MNE=11; 39.3%), but more important considering their relative representation in Corvidae (MNE=6; 42.9%) or small Passeriformes (MNE=4; 40%). Acropodials only have taxonomical attribution in the case of two wing phalanges, corresponding to Corvidae. The remainders were included in the medium-sized category. This group shows the presence of nearly all the anatomical elements of the avian skeleton, particularly from the axial portion and acropodials. Those are elements difficult to categorize that could complement the ones missed for other taxa.

	Taxa	Wing	Leg	Ratio	Core	Limb	Ratio	Prox	Dist	Ratio
Upper	Columbidae	1	0	-	0	1	-	0	1	-
	Phasianidae	3	0	-	0	3	-	0	3	-
	Corvidae	13	4	76.5	1	19	5.0	5	15	25.0
	General	18	7	72.0	1	27	3.4	7	21	25.0
Lower	Columbidae	23	10	69.7	13	38	25.5	27	24	52.9
	Phasianidae	16	20	44.4	4	36	10.0	15	25	37.5
	Corvidae	24	14	63.2	4	39	9.3	21	22	48.8
	Small Passeriformes	20	9	69.0	3	30	9.1	13	20	39.4
	General	92	64	59.0	33	167	16.5	91	106	46.2

Table 3. NISP values for wing, leg, core, limb, proximal and distal elements and their ratios. Wing/leg, core/limb, proximal/distal ratios computed for the whole Upper and Lower assemblages and specifically for the main family groups in the site, expressed as a percentage. Those categories with low number of specimens were excluded for this calculation. “-” means that the data is not enough to compute a reliable ratio (Columbidae and Phasianidae)

The anatomical representation can also be estimated by the computation of different ratios: wing to leg, core to limb, and proximal to distal. Because no substantial differences can be discerned among the main species represented and, owing to the small number of

elements in some categories, the mentioned ratios have been computed without taxon distinction, considering each ensemble as a whole. Ratios have also been calculated for categories with a larger number of specimens; otherwise, in some cases the evaluation would not be possible. Wing to leg ratio (Table 3) provides values of 72% (upper assemblage) and 59% (lower assemblage). This supposes a predominance of wing over leg bones. In the case of the Lower assemblage, this supremacy is even more important among Columbiformes (69.7%) and small Passeriformes (69%). KS-tests allow proving if any significant differences exist between bird categories or units. The *p*-values oscillate between 0.84382 and 0.097027. The values are never under 0.05, which means that there are no significant differences between the ratios.

For the core to limb ratio, the values are always low, indicating an important predominance of limb elements (3.4% in the upper assemblage and 16.5% for the lower). This unevenness is clearly reflected in the Corvidae family, where limb elements prevail in the upper (core/limb=5%) and in the lower (core/limb=9.3%) assemblages. Concerning proximal to distal proportion, distal elements stand out in the upper assemblage (25%) due to the abundance of ulnae and the absence of femora. The lower assemblage, however, presents more equitable proportions in its general proximal/distal ratio (52.9%)

Fragmentation

Fragmentation is a very common phenomenon at Grotte des Barasses II. Only 21.2% (n=7) of the bones from the upper assemblage and 21.3% (n=53) from the lower assemblage were complete. In the upper assemblage, a carpometacarpus was recovered complete (33.4%), as well as 100% of phalanges. In the lower assemblage, 100% of phalanges, 100% of ribs, and 70% of vertebrae were complete. The rest of the elements were occasionally found complete, but on less than 18% of occasions. Coracoides were the most frequent fragmented elements at 4.8% complete. A significant number of fragments were part of long bones. Proximal ends and mid-shafts were the most preserved portions in all cases. Distal ends were less frequent at less than 15.5% of the fragments in the upper and less than 7.2% of fragments from the lower assemblage.

Additionally, in regards to possible fragmentation patterns, fracture edges could be analyzed on 23 and 102 bones from the upper and lower assemblages, respectively. Thus, 82.6% (upper) and 64.7% (lower) of the analyzed remains were broken when they were still fresh. This means that a total of 17.4% and 35.3% of the considered remains of the upper and lower assemblages (respectively) were broken when the bone had lost all its collagen. These relatively high values are not strange, considering that post-depositional

alterations, such as weathering, are common at Grotte des Barasses II and could favor bone breakage. It is not possible to associate fresh bone breakage exclusively to one specific agent, as no other diagnostic features can be related to that. Occasionally, fresh fractures are combined with predator damage, but it is not always the case.

Hominid and carnivore damage

Predator damage (produced by mammalian carnivores and/or raptors) was the most important alteration observed on bird bones from Grotte des Barasses II. Carnivore-induced damage was common in both the upper (27.3%) and lower (30.1%) assemblages, with modifications on 9 and 75 remains, respectively (Fig. 4). The trait involved the single bone specimen of Columbidae, Hirundinidae, and undetermined Galliformes; and 6 corvid remains from the Upper sequence. Carnivore modifications also affected 100% of Anseriformes and Anatidae (n=3); 45.1% of Columbidae (n=23); 37.5% of Phasianidae (n=15); and 28.9% of Corvidae (n=13) in the Lower assemblage.

Within carnivore damage, those modifications produced when chewing the bones (mechanical modifications) were distinguished from the alterations produced when bones were ingested (digestive damage). Mechanical modifications such as pits, punctures, scores, notches, and crenulated edges represented 21.2% of the remains in the upper and 22.5% in the lower assemblage. In the lower level, mechanical modifications were occasionally combined with digestive damage. Carnivore tooth-marks were mainly located on long bones. In the lower assemblage, they affected 26.8% of humeri, 14.3% of ulnae, and 10.7% of coracoides, among others. Although they could be found on the proximal and distal ends, they were preferentially located on the mid-shafts. In the case of scores, they were usually narrow and had a pointed morphology. This could indicate that non-worn teeth produced them, which can be directly correlated to carnivore cubs, who still have sharp teeth.

Digestive damage is present in two remains from the upper (6.1%) and 23 bones from the lower assemblage (9.2%). Degrees 1 and 2 of digestive corrosion are present in the upper, while whole remains from the lower sequence were slightly digested (degree 1). In the latter assemblage, 30.4% of corruptions were on tibiotarsus, followed by ulnae (26.1%), coracoides, (13%) and vertebrae (8.7%); and they could be observed in the three main bird groups (Phasianidae, Columbidae, and Corvidae), as well as on undetermined taxa.

Apart from carnivores, possible anthropogenic activity was attested on one specimen from the lower sequence. It was a medium-sized radius with brown coloration (degree 2)

associated with burnt damage. However, no other modifications related to hominins could be associated with this bone.

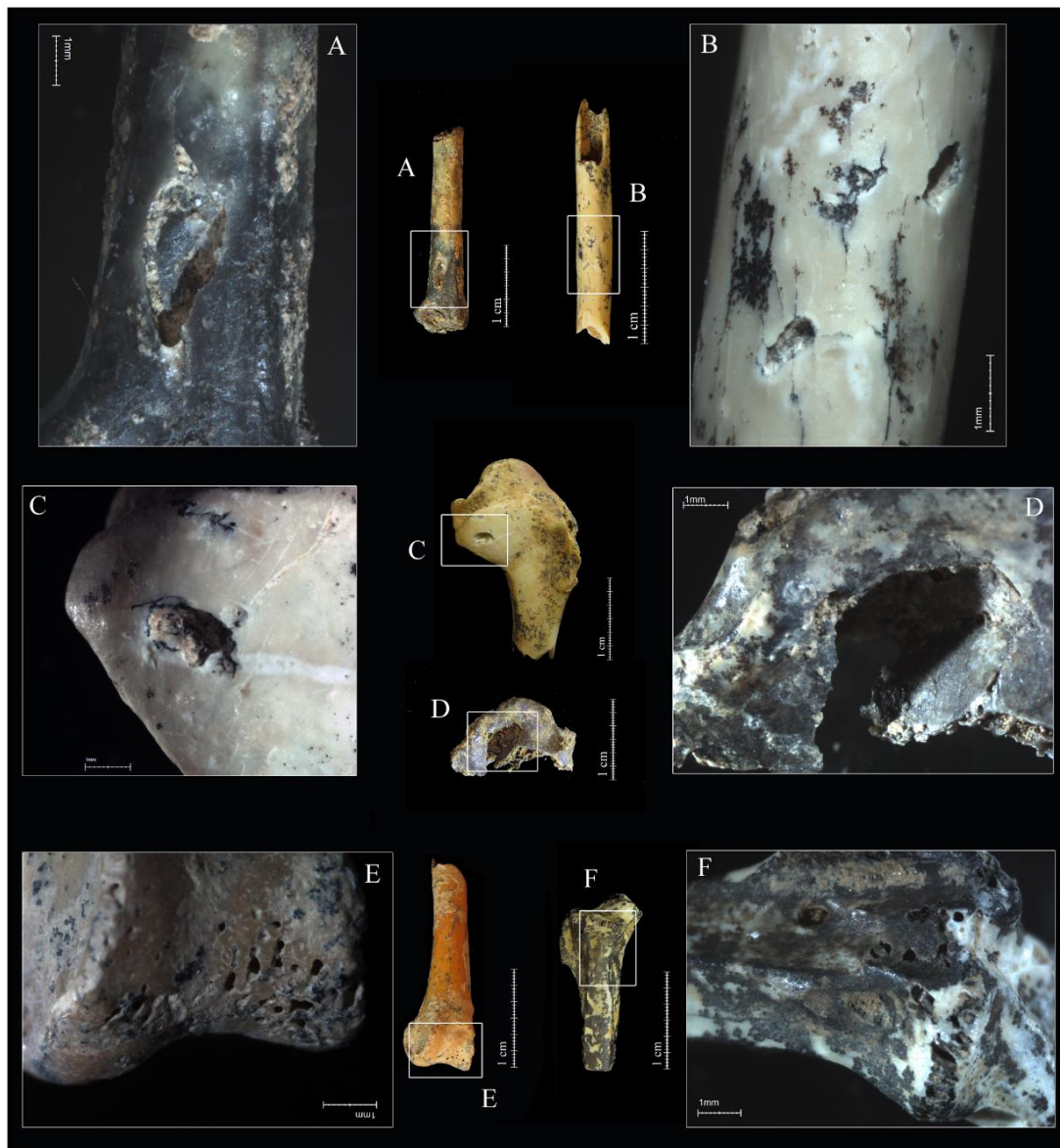


Fig. 4. Mechanical modifications (A, B, C, D) and digestive damage (E, F) present on the assemblages of Barasses II. A: left ulna *Corvidae* indet. B: tibiotarsus medium-sized aves. C: left humerus *Columba livia/oenas*. D: right humerus *Pyrhacorax* sp. E: right tibiotarsus *Perdix perdix*. F: right tarsometatarsus *Alectoris graeca*.

Post-depositional modifications

In general terms, bird bones recovered from Barasses II seem to be preserved in good condition. Nonetheless, some of them presented post-depositional modifications. Manganese was the most common, affecting nearly 100% of the assemblage (100% of the upper and 98.4% of the lower assemblage). It was usually dispersed along the bone, but rarely covering the whole surface.

Fissures related to humidity and/or temperature changes were attested in both assemblages, affecting 45.5% (n=15) of the specimens in the upper and 16.9% of the total lower sequence remains (n=42). Trampling, which occurs as result of the friction of bones with the sediment when stepped on, was another modification found in the upper and lower assemblage, but it only affected 6.1% (n=2) and 7.6% (n=19) of the remains, respectively.

Discussion: The origin of the avian accumulation

Assessing the origin of the bird accumulations in the upper and the lower assemblages of Grotte des Barasses II entails some difficulties, especially considering the low number of recovered remains. Although we are aware that one should be cautious in making inferences from small samples, some interesting approaches can be considered. From an ecological approach, pigeons (*Columba livia/oenas*) and choughs (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), which are predominant species at the site, can nest in caves and die naturally inside. The possibility that this happened at Grotte des Barasses II is not totally ruled out, despite most of the bones from these species present signs of predation. It could have happened that some birds died *in situ* and, after that, small predators scavenged them. However, this hypothesis could not be applied for other species such as phasianids that usually nest on the soil in herbaceous or rocky open areas depending on the species, and therefore, their presence in caves could not be related to natural deaths. This can be reliably applied to other groups such as Anatidae, which are expected to live in the vicinity of water sources and their natural deaths can be *a priori* discarded at Grotte des Barasses II. Likewise, in a natural accumulation, we should expect to find a balance between wing and leg bones, because predators do not intervene with the remains. Nonetheless, differential conservation of bones due to bone density has to be taken into account, as the density of some specific parts could not be equal (Higgins 1999; Dirrigl 2001; Broughton et al. 2007). As a result of this, the survival of each skeletal element will depend on its density (Ericson 1987). Different studies have been carried out in that sense. Livingston (1989) and Cruz (2005) pointed out the importance of functional anatomy in relation to bone preservation. Bovy (2002) also supported this argument. They all argued that the anatomical representation may not be related to the accumulator agents involved, but rather to the development of certain anatomical parts that will be denser and better preserved, directly linked to their modes of locomotion. Therefore, in accumulations with predominance of flying birds, wing bones will be more likely to be preserved than leg bones (Cruz 2005). Nonetheless, the intervention of other inputs, such as carnivores or other cultural variables, could complicate possible interpretations (e.g. Bovy 2012).

Capítulo 6. Grotte des Barasses II

Predator	Accumulation	Complete elements	Wing/leg	Core/limb	Proximal/distal	% Mechanical modifications	Digestion	References	
Nocturnal birds of prey	Eagle owl	Ingested	Moderate	w>l	c<li	p>d	19.6	Light-moderate	Bochenski et al. 1993; Bochenski and Nekrasov 2001; Bochenski and Tomek 1997; Laroulandie 2000, 2002
	Tawny owl	Ingested	Moderate	w>l	c<li	p>d	-	Light-moderate	
	Long-eared owl	Ingested	Moderate	w=l	c<li	p>d	-	Light	
Diurnal birds of prey	Gyr falcon	Ingested	Low	w=l	c<li	p=d	-	Intense	Bochenski et al. 1998
		Non-ingested	High	w>l	c<li	p>d	0.2	Absent	
	Peregrine falcon	Non-ingested	High	w>l	c<li	p>d	3.8	Absent	Laroulandie 2000, 2002
		Imperial eagle	Ingested	Low	w<l	c<li	p=d	-	
	Non-ingested		High	w>l	c<li	p>d	-	Absent	Bochenski et al. 1997
	Golden eagle	Non-ingested	High	w>l	c>li	p>d	-	Absent	
		Egyptian vulture	Non-ingested	Moderate	w>l	c>li	p>d	28.3	Light-moderate
	Bonelli Eagle	Ingested	Moderate	w<l	c<li	p≤d	35.1	Intense-extreme	Lloveras et al. 2014b
Non-ingested		Moderate	w>l	c>li	p≥d	1.2	Absent	Lloveras et al. 2014b	
White-tailed eagle	Non-ingested	High	w>l	c<li	p>d	9.1	Absent	Mlíkovský 1996; Bochenski et al. 2009	
Mammal carnivores	Cat	Non-ingested	High	-	-	-	x	Absent	Laroulandie 2000
	Red fox	Non-ingested	Moderate	w>l	c<li	p>d	44	Absent	Monchot and Gendron 2013
	Fox/badger	Non-ingested	-	w<l	-	-	c.25	x	Mallye et al. 2000
	Lynx	Non-ingested	High	w<l	c<li	p>d	4	Absent	Rodríguez-Hidalgo et al. 2016
	Genet	Ingested	Low	-	-	-	x	Intense	Laroulandie 2000

Table 4. Patterns of avifaunal accumulations originated by different non-hominid predators. *W* wing, *l* leg, *c* core, *li* limb, *p* proximal, *d* distal. ≥ bigger or equal than, ≤ smaller or equal than, > bigger than, < smaller than, = equal, x presence, - no data available

Additionally to that, it should be considered that some bones are easily identifiable, while other elements from the same individuals could pass unnoticed due to their high breakage. It would also alter the final values of representation. Furthermore, in ideal conditions, skeletons should be complete and in anatomical or semi-anatomical connection. This scenario does not seem to occur in Grotte des Barasses II assemblages. While it is true that it is quite rare to find anatomical connections due to post-depositional causes or disrupting phenomena, these arguments do not seem to explain the large biases regarding skeletal representation.

Another possible explanation for bone loss could be weathering. According to Behrensmeyer et al. (2003) and Cruz (2008), avian bones tend to weather faster than mammalian bones owing to their thin cortical bone. As a consequence, they also degrade quickly after stage 2 of exposition. This pattern may fit with Grotte des Barasses II assemblages, especially the upper, if fissuration is understood as a result of weathering processes. However, all the fissures observed at Barasses II would be limited to stages 1 and 2 of weathering, and more advanced stages should be found in the assemblages to reinforce this idea. In the Lower sequence, where cracking is not so evident when talking about the number of affected remains, this hypothesis is even less solid. In addition, weathering damage does not explain the absence of some of the bones that should be preserved in the assemblage, such as femora. So, another explanation should be explored, at least to complement bone loss as a result of exposure.

Once having discarded natural death as a possible explanation, predatory activities are the most probable origin of Grotte des Barasses II accumulations. In order to infer possible predators, the patterns obtained from the anatomical representation and the superficial and structural damage may help (Table 4). Some birds of prey (nocturnal raptors for pellets and diurnal raptors for non-ingested remains) usually show a proportion of wings to legs similar to those at Grotte des Barasses II (Baales 1992; Bochenski et al. 1993, 1997, 1998, 1999, 2009; Bochenski and Tomek 1994, 1997; Mlikovsky 1996; Bochenski 1997; Laroulandie 2000, 2002; Lloveras et al. 2014a, b). Even though mammalian carnivores present the opposite pattern, with a predominance of legs over wings (Laroulandie 2000; Mallye et al. 2008; Rodríguez-Hidalgo et al. 2016), there are cases of mammalian carnivore accumulations where a higher presence of wings can be observed. This is the case with the den of foxes studied by Monchot and Gendron (2011). What seems clear is that this ratio is not usual for the ingested remains of diurnal raptors (Bochenski et al. 1997, 1998; Lloveras et al. 2014b) and, according to Ericson (1987), neither for hominins, who should present a higher proportion of leg elements (for their high meat content). Core to limb and

proximal to distal ratios do not provide further clues. The abundance of limb elements over those from the core is frequent among both diurnal and nocturnal raptors, as well as mammalian carnivores. However, the predominance of distal elements is not common, and only typical of Bonelli's eagle ingested remains (Lloveras et al. 2014b). Thus, anatomical representation does not provide helpful data to infer possible accumulators.

According to the degree of fragmentation on the site, the percentage of total elements preserved complete is low. Consistent with the categories marked by Bochenski (2005), this group corresponds to the pellets of diurnal birds of prey. Nonetheless, Laroulandie (2000) also highlights the intense fragmentation produced by mammalian carnivores such as genet, who probably should be included in the same group. According to Monchot and Gendron (2011), the percentage of bones broken by foxes is less pronounced (around 48% complete). Nonetheless, the fragmentation of the specimens could be more pronounced due to post-depositional processes, such as weathering. Therefore, this data should be considered with caution.

Carnivore gnawing can be recognized at Grotte des Barasses II. This could be related to mammalian carnivore intervention on the assemblage, although other predator inputs could not be discarded. The reference framework of avian specimens altered by mammalian carnivores is limited and not in-depth. With respect to leporid remains, more literature exists (e.g., Payne and Munson 1985; Schmitt and Juell 1994; Hockett 1999; Mondini 2000; Hockett and Haws 2002; Cochard 2004; Lloveras et al. 2008, 2012, 2016; Sanchis 2012; Rodriguez-Hidalgo et al. 2013, 2015), but it should be considered that bird bones might act differently from leporid bones, due to their fragility and the thinner cortical tissue they have, which will influence the modifications to which the bones are subject. The percentage of bones with mechanical modifications at the site is far different from the percentage marked by most raptors, with the exception of the Egyptian vulture on its non-ingested remains (Lloveras et al. 2014a) and the Bonelli Eagle on its ingested remains (Lloveras et al. 2014b). It could also be compared with the percentage seen with foxes (Monchot and Gendron 2011), which can be responsible for 44% of damage on avian assemblages. Mallye et al. (2008) attempt an approximation to fox and badger burrow accumulations. However, it is not clear which elements were modified by the fox and badger. The percentage of modifications they observed was around 25%, similar to that at Grotte des Barasses II. Analogous percentages are shown on leporid accumulations produced by foxes, where mechanical modifications could vary from 1.7 to 32% (Hockett 1999; Mondini 2000; Hockett and Haws 2002; Cochard 2004; Lloveras et al. 2012; Sanchis 2012). Modifications caused by other predators, such as the lynx, are far different from the

percentages at Grotte des Barasses II (Lloveras et al. 2008; Rodriguez-Hidalgo et al. 2013, 2015, 2016). Mechanical modifications by lynxes are low (0.3–4%), as in the case of leporid assemblages produced by wildcats (0–1.2%). According to Laroulandie (2000), felids produce intense mechanical modifications on bones, but any percentage is currently available for avifaunal assemblages. Nonetheless, this predator cannot be totally discarded, as occasional inputs may have produced in some cases. On the basis of existing data, what we could say is that the pattern observed at Grotte des Barasses II seems to be closer to that from foxes and/or badgers, who are usually more persistent and cause wider damage on bones. Since opposite pits and punctures are present, although not frequent, at the site, their morphology precludes the possibility of birds of prey as a causative agent, as their modifications usually present irregular and triangular morphologies. In addition, the narrow and sharp morphology of most of the scores is related to cubs, who do not show dental erosion and have sharp teeth.

Moreover, the presence of small carnivores, and especially foxes, mustelids and wildcats is attested in both the upper and lower assemblages, and their activity at the site was attested on larger fauna, such as middle-sized ungulates, and also on a few leporid and a bird remains (Daujeard 2008; Le Pape 2012; Daujeard et al. 2014). So, it is highly probable that small carnivores have intervened on the whole avian assemblage. Foxes, which are the most abundant carnivore in the site and include some juveniles, may be the main culprit. Wildcat should be considered as another possible accumulator, as it is present in the assemblage. Nevertheless, and despite the limited comparative framework, the characteristics suggested by Lloveras et al. (2016) for leporid accumulations produced by wildcats do not fit with the patterns described at Grotte des Barasses II. Although mustelids (e.g., badger) can also consume prey like the ones at Grotte des Barasses II, they are prone to consume invertebrates (e.g., worms and beetles) when available. They can produce damage on bones if consuming mammals or birds, but, based on the published works, their modifications are usually in the form of scooping-out and gnawing marks similar to those produced by rodents on bone shafts (Young et al. 2015a, b), modifications that have not been observed in the studied sample. Thus, their action on avian specimens is doubtful; even so, it cannot be discarded, as they probably take part in macro-faunal assemblages. It should be taken into account that the neo-taphonomic studies on mustelid accumulations are usually related to macro-faunal remains (Young et al. 2015a, b). Only Mallye et al. (2008) attempt to perform small prey studies caused by badger, but no specific description of modifications exclusively produced by badger on avian or other small prey remains has been published up to now.

Digestive damage does not occur at high percentages in any assemblage, if compared with the current values of ingested remains from different predators (Bochenski 2005; Lloveras et al. 2014a, b), who usually present more than 50% of digested elements. Nonetheless, the presence of corroded remains indicates that at least part of the specimens was ingested. Nocturnal birds of prey, such as the eagle owl, would likely be the causative agent (Bochenski et al. 1993; Bochenski and Nekrasov 2001; Bochenski and Tomek 1994, 1997; Laroulandie 2000, 2002). Mammalian carnivores and diurnal birds of prey produce severe damage when ingesting bones, so this kind of intervention is questioned (Bochenski et al. 1997, 1998; Laroulandie 2000; Lloveras et al. 2014b, 2016). The potential nocturnal birds of prey that could prey on birds such as pigeons or partridges are the size of an eagle owl. Moreover, nocturnal raptors seem to account for at least part of the microfaunal specimens at the site (Daujeard et al. 2014; Foury et al. 2016). The ingested avifaunal remains recovered at the site could be understood as part of these accumulations.

In general terms, mammalian carnivores' activity is widely attested on macro-faunal remains of both the upper and the lower assemblages of Grotte des Barasses II. In the lower, anthropogenic activity seems more extensive than in the preceding assemblage, but carnivores, and especially small ones, are still important (Daujeard 2008; Daujeard et al. 2014). Considering avian specimens, possible human activity could be uniquely attested on one burnt remain. However, no fire structure has been observed up to date in the lower assemblage, where the burnt bone was found. The presence of a unique burnt bird specimen cannot be directly associated with human activities, since other external causes or post-depositional phenomena could have produced this scenario. This, added to the fact that no other anthropogenic damage was observed either on this bone or in the remainder of the bird specimens, precludes any intentional anthropogenic intervention on Grotte des Barasses II avifauna. Contact with non-preserved fire structures and/or cleaning activities could also explain the presence of this burnt bone (de France 2005, Stiner et al., 1995). Additionally, the presence of small Passeriformes in the assemblages, especially the lowest, is not usually associated with anthropogenic activities. Small passerines are rare in human accumulations, since small birds are much more laborious to capture and prepare for consumption due to their small size (Serjeantson 2009). It does not mean that they could not be consumed, but, as has been mentioned, no other bird bone shows traces of hominin activities. So, small passerines would be even less attractive to be processed. What is true is that the absence of birds processed by humans, added to the fact that humans do not impact greatly on larger fauna and the importance of carnivore damage, reinforce the short-term character of human occupations at the site.

Regarding the occupation frequencies and seasonality, the avian record of Grotte des Barasses II does not provide remarkable data. First, the results from avifaunal analyses only confirm the importance of carnivores in the accumulation. Second, the absence of seasonal indicators, such as the presence of immature individuals or long bones with medullary bone content, do not provide information about when the birds were brought into the cave. Only one bone corresponding to an immature individual has been found, but it does not have taxonomic attribution and, therefore, it is of little use. Unfortunately, these absences only imply that predators did not hunt immature individuals, but they could have been present in the region. Additionally, the low number of specimens recovered does not help to provide a true profile of the species represented in the environment. Nonetheless, some species at Grotte des Barasses II provide interesting ecological data. The presence of the willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*) and rock ptarmigan (*Lagopus mutus*)—the latter only in the lower assemblage—are indicative of a cold and rigorous environment, which is consistent with previous micro-faunal studies that point to severe conditions for the lower assemblage (Foury et al. 2016).

Overall, in the nearby area of Grotte des Barasses II, other contemporaneous archaeological sites show similar conditions. This is the case at Abri des Pêcheurs, which is less than 30 km away. As at Grotte des Barasses II, the site has been interpreted as having hominin bivouac occupations alternated with carnivores. Ibex is the main taxon at the site, sometimes representing anthropogenic activity. Nonetheless, carnivores' (wolves) activity is even higher (Daujeard 2008; Moncel et al. 2010). Concerning avifaunal remains, Abri des Pêcheurs has been interpreted as a mixed contribution of both mammalian carnivores and raptors (Rufà et al. 2016a). There are some notable differences between the sites. Concerning anatomical representation, both sites have a predominance of wing over leg elements but, in the case of the Grotte des Barasses II upper assemblage, this ratio is even more pronounced (Table 5). The fragmentation is also more intense in comparison with the values at Sector 2 of Pêcheurs. The same is true of carnivore damage. Mechanical modifications are even more pronounced and the percentage of digested specimens is quite low when compared to Pêcheurs. This could indicate a higher incidence of mammalian carnivores in the assemblage rather than nocturnal raptors' activity, and reinforces the previous statements for the avian assemblages at Grotte des Barasses II. So, even though the present study presents a mixed origin for avian specimens at Grotte des Barasses II, the proportion of each agent's intercession is different. Mammalian carnivore activities—probably from foxes, wildcats and mustelids—seem to predominate, while nocturnal raptors would present sporadic interventions.

Despite the importance of carnivores at Grotte des Barasses II and Abri des Pêcheurs, there are sites in the Rhône Valley with evidence on at least a few remains of avian processing by humans (Mourer-Chauviré 1972; Guennouni 2001; Hardy et al. 2013; Romandini et al. 2014). This can be used as an example of the diversity of Neanderthal behavior. The question that emerges is why hominins do not use avian resources at Grotte des Barasses II, if other examples exist in the region. In our opinion, the fact that something was possible does not always imply that it must have happened—i.e., factors such as environmental availability, group member characteristics, as well as the type of occupation and its duration may influence the taxonomic profile at archaeological sites (e.g., Brugal 2000; Morin 2012; Blasco et al. 2013; Laroulandie et al. 2016). Thus, if the human occupation was short-term, the archaeological record could not express some specific circumstances, such as the occasional bird procurement. Grotte des Barasses II seems to be the result of several short occupations when humans entered sporadically to exploit the carcasses they captured in the nearby area. Hydrographic basins in the Rhône valley are not a barrier to human movements—these basins seem to have been easily penetrable during the Middle Paleolithic period, a circumstance that favored movement throughout the territory, as demonstrated by fauna and raw material procurements (Daujeard et al. 2012).

	Grotte des Barasses II		Abri des Pêcheurs			
	Upper	Lower	S1	S2	S3	S4
Total NR	33	249	126	36	191	374
Wing/leg	w>l	w>l	w>l	w≈l	w≈l	w≈l
Core/limb	c<l	c<l	c<l	c<l	c<l	c<l
Proximal/distal	p<d	p≈d	p>d	p>d	p>d	p>d
Completeness (%)	21.2	21.3	38.1	19.4	31.4	38.8
Mechanical modifications (%)	27.3	30.1	11.9	11.1	9.4	9.4
Digestion (%)	6.1	9.2	27.8	16.7	22.0	24.6

Table 5. General characteristics of Grotte des Barasses II and Abri des Pêcheurs assemblages. *W* wing, *l* leg, *c* core, *li* limb, *p* proximal, *d* distal, > bigger than, <smaller than, ≈ nearly equal than

Conclusions

The Grotte des Barasses II avian accumulation seems to be the result of a mixed contribution, in which various mammalian carnivores and nocturnal raptors took part. On the one hand, carnivores such as the red fox are important and may be considered as the main culprit given the abundance of bones from this taxon, as well as the number of remains that could have been altered by them. The presence of juveniles and sharp and narrow scores on bones indicates the existence of cubs at the site, pointing to the use of the cavity as a den. Same considerations could be made to a lesser extent to wildcats,

which are present in the cave and could also have been involved in some episode of bird bone modification. The possible intervention of mustelids on bird remains was not ruled out, although the modifications they could produce are not well defined for small prey accumulations.

On the other hand, the existence of slight digestive damage on a small portion of the remains suggests the presence of nocturnal birds of prey, such as the eagle owl, which might occasionally have consumed their prey in the cave. Their presence seems even more sporadic than that of mammalian carnivores. Human-induced damage on avian specimens has been dismissed, at least at this stage of the research, because the unique specimen that may be related to hominid activities could be the consequence of accidental or natural processes linked to fire. The patterns inferred from bird bone assemblages are consistent with the preliminary interpretation of the site, which argues that carnivore inputs play a main role in the accumulation. Despite the marked sporadic character of the human occupation, anthropic damages have been observed on some macro-faunal remains, mostly in the lower unit (Daujeard 2008; Daujeard et al. 2014). It is expected that the studies still in progress about other aspects of the site would provide new evidence to infer human occupation of the site.

Acknowledgements

The fieldworks were supported by the French Ministry of Culture and Communication (Regional Office of Archaeology Rhône-Alpes) and the Ardèche Department. This research is part of the collective research program (PCR) “Espaces et subsistance au Paléolithique Moyen dans le Massif central” funded by the Ministry of Culture and Communication, the Région Aquitaine and local authorities of Haute-Loire and Ardèche. We would like to express our gratitude to Marie-Hélène Moncel and Jean-Paul Raynal for allowing us to collaborate in their collective research project. Anna Rufà is a beneficiary of a pre-doctoral grant FPU (FPU12/00238), financially supported by the Spanish Ministry of Culture, Science and Sports. This work has also been developed within the framework of the Spanish MICINN projects CGL2015-68604-P and HAR2016-76760-C3-1-P, the Generalitat de Catalunya-AGAUR projects 2014 SGR 900 and 2014/100573, and the SéNeCa Foundation project 19434/PI/14. Also we want to acknowledge Núria Ibáñez and Lluís García for their help with the identification of some of the avian specimens.

References

Andrews P (1990) *Owls, caves and fossils*. University of Chicago Press, London

Baales M (1992) Accumulations of bones of lagopus in Late Pleistocene sediments. Are they caused by man or animals? *Cranium* 9:17–22

Behrensmeier AK (1978) Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4:150–162

Behrensmeier AK, Stayton CT, Chapman RE (2003) Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology* 29:52–70

Blasco R, Fernández Peris J (2009) Middle Pleistocene bird consumption at level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *J Archaeol Sci* 36: 2213–2223

Blasco R, Fernández Peris J (2012) Small and large game: human use of diverse faunal resources at level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *CR Palevol* 11:265–282 B

Blasco R, Blain H-A, Rosell J, Díez JC, Huguet R, Rodríguez J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E (2011) Earliest evidence for human consumption of tortoises in the European Early Pleistocene from Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain. *J Hum Evol* 61:503–509

Blasco R, Rosell J, Fernández Peris J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E (2013) Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat Sci Rev* 70:124–144

Blasco R, Finlayson C, Rosell J, Marco AS, Finlayson S, Finlayson G, Negro JJ, Pacheco FG, Vidal JR (2014) The earliest pigeon fanciers. *Sci Rep* 4:5971

Blasco R, Rosell J, Rufà A, Sánchez Marco A, Finlayson C (2016) Pigeons and choughs, a usual resource for the Neanderthals in Gibraltar. *Quat Int* 421:62–77

Bochenski ZM (1997) Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by snowy owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. *Acta Zool Cracoviensia* 40:279–292

Bochenski ZM (2005) Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O'Connor T (ed) *Biosphere to lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy*. OxbowBooks, Oxford, pp 31–45

Bochenski ZM, Nekrasov AE (2001) The taphonomy of sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zool Cracoviensia* 44:279–292

Bochenski ZM, Tomek T (1994) Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the long-eared owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zool Cracoviensia* 37:177–190

-
- Bochenski ZM, Tomek T (1997) Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *Int J Osteoarchaeol* 7:372–387
- Bochenski ZM, Tomek T (2009) A key for the identification of domestic bird bones in Europe: preliminary determination. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Krakow
- Bochenski ZM, Tornberg R (2003) Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the gyrfalcon *Falco rusticolus*. *J Archaeol Sci* 30:1665–1671
- Bochenski ZM, Boev Z, Mitev I, Tomek T (1993) Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the tawny owl (*Strix aluco*) and the eagle owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zool Cracoviensia* 3:313–328
- Bochenski ZM, Korovin V, Nekrasov AE, Tomek T (1997) Fragmentation of bird bones in food remains of imperial eagles (*Aquila heliaca*). *Int J Osteoarchaeol* 7:165–171
- Bochenski ZM, Huhtala K, Jussila P, Pulliainen E, Tornberg R, Tunkkari PS (1998) Damage to bird bones in pellets of gyrfalcon *Falco rusticolus*. *J Archaeol Sci* 25:425–433
- Bochenski ZM, Huhtala K, Sulkava S, Tornberg R (1999) Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8:31–39
- Bochenski ZM, Tomek T, Tornberg R, Wertz K (2009) Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla*, with comments on the punctures made by the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *J Archaeol Sci* 36: 122–129
- Bovy KM (2002) Differential avian skeletal part distribution: explaining the abundance of wings. *J Archaeol Sci* 29:965–978
- Bovy KM (2012) Why so many wings? A re-examination of avian skeletal part representation in the south-central Northwest Coast. USA *J Archaeol Sci* 39:2049–2059
- Brain CK (1981) The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. The University of Chicago Press, Chicago/London
- Bramwell D, Yalden DW, Yalden PE (1987) Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *J Archaeol Sci* 14:195–200
- Broughton JM, Mullins D, Ekker T (2007) Avian resource depression or intertaxonomic variation in bone density? A test with San Francisco Bay avifaunas. *J Archaeol Sci* 34:374–391
-

Brugal J-P (2000) Comments on M.C. Stiner et al.'s "The tortoise and the hare: small game use, the broad spectrumrevolution and Palaeolithic demography". *Curr Anthropol* 41:62–63

Cochard D (2004) Les Léporidés dans la subsistence paléolithique du Sud de la France. Université Bordeaux I, Dissertation

Cochard D, Brugal JP, Morin E, Meignen L (2012) Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quat Int* 264:32–51

Cohen A, Serjeantson D (1996) A manual for the identification of bird bones from archaeological sites. Archeotype Publications Ltd, London, Revised version.

Cortes-Sanchez M, Morales-Muñiz A, Simón-Vallejo MD, Lozano-Francisco MC, Vera-Peláez JL, Finlayson C, Rodríguez-Vidal J, Delgado-Huertas A, Jiménez-Espejo FK, Martínez-Ruiz F, Martínez-Aguirre MA, Pascual-Granged AJ, Berguedà-Zapata MM, Gibaja-Bao JF, Riquelme-Cantal JA, López-Sáez JA, Rodrigo-Gámiz M, Sakai S, Sugisaki S, Finlayson G, Fa DA, Bicho NF (2011) Earliest known use of marine resources by Neanderthals. *PLoS One* 6(9):e24026

Cruz I (2005) La representación de partes esqueléticas de aves. *Patrones naturales e interpretación arqueológica Archaeofauna* 14:69–81

Cruz I (2008) Avian and mammalian bone taphonomy in southern continental Patagonia: a comparative approach. *Quat Int* 180:30–37

Daujeard C (2008) Exploitation du milieu animal par les Néandertaliens dans le Sud-Est de la France. *British Archaeological Reports International Series*, S1867. Archaeopress, Oxford

Daujeard C, Fernandes P, Guadelli JL, Moncel MH, Santagata C, Raynal JP (2012) Neanderthal subsistence strategies in Southeastern France between the plains of the Rhone Valley and the mid-mountains of the Massif Central (MIS 7 toMIS 3). *Quat Int* 252:32–47

Daujeard C, Moncel M-H, Raynal J-P, Argant A, Béarez P, Blasco R, Brochard S, Courty M-A, Crégut-Bonnoure É, Delvigne V, Desclaux E, Fernandes P, Foury Y, Gallotti R, Lafarge A, Lateur N, Le Pape J-M,Manzano A, Piboule M, Rufà A, Roger T, Rué M, Tallet P (2014) La Grotte des Barasses II. Balazuc (Ardèche). Rapport de synthèse 2011–2013. Service Régional d'Archéologie de Rhône-Alpes, Lyon

DeFrance SD (2005) Late Pleistocene marine birds from southern Peru: distinguishing human capture from El Niño-induced windfall. *J Archaeol Sci* 32:1131–1146

Dirrigl FJ (2001) Bone mineral density of wild Turkey (*Meleagris gallopavo*) skeletal elements and its effect on differential survivorship. *J Archaeol Sci* 28:817–832

Erbersdobler K (1968) Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender mittelgrosser Hühnervögel. Universität München, Dissertation

Ericson GP (1987) Interpretations of archaeological bird remains: a taphonomic approach. *J Archaeol Sci* 14:65–75

Finlayson C, Brown K, Blasco R, Rosell J, Negro JJ, Bortolotti GR, Finlayson G, Sánchez Marco A, Pacheco FG, Rodríguez-Vidal J, Carrión JS, Fa DA, Rodríguez Llanes JM (2012) Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS One* 7. doi:10.1371/journal.pone.0045927

Fiore I, Gala M, Romandini M, Cocca E, Tagliacozzo A, Peresani M (2016) From feathers to food: reconstructing the complete exploitation of avifaunal resources by Neanderthals at Grotta di Fumane, unit A9. *Quat Int* 421:134–153

Fiorenza L, Benazzi S, Henry AG, Salazar-García DC, Blasco R, Picin A, Wroe SW, Kullmer O (2015) To meat or not to meat? New perspectives on Neanderthal ecology. *Yearb Phys Anthropol* 156:43–71

Foury Y, Desclaux E, Daujeard C, DeFleur A, Moncel M-H, Raynal J-P (2016) Évolution des faunes de rongeurs en moyenne vallée du Rhône (rive droite, Ardèche, France) au cours du Pléistocène Moyen final et du Pléistocène Supérieur ancien, du MIS 6 au MIS 4. *Quaternaire* 27:55–79

Gala M., Raynal JP, Tagliacozzo A (2005) Bird remains from Baume Vallée (Haute Loire, France): preliminary results <halshs- 00004131>

Gaudzinski-Windheuser S, Roebroeks W (2011) On Neanderthal subsistence in last interglacial forested environments in Northern Europe. In: Conard NJ, Richter J (eds) *Neanderthal Lifeways. Subsistence and Technology*. Springer, New York, pp 61–71

Griesbach EK (1972) Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen - Und Mitteleuropäischer kleinerer Hühnervögel. Universität München, Dissertation

Guennouni MK (2001) Les lapins du Pleistocene Moyen et Superieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe mediterrannée: Terra Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, La Grotte du Lazaret, La Grotte duBoquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude

paléontologique, archéozoologique et taphonomique. Dissertation, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris

Hardy BL, Moncel MH (2011) Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago. *PLoS One* 6. doi:10.1371/journal.pone.0023768

Hardy K, Buckley S, Collins MJ, Estalrich A, Brothwell D, Copeland L, García-Tabernero A, García-Vargas S, De la Rasilla M, Lazuela Fox C, Huguet R, Bastir M, Santamaría D, Madella M, Wilson J, Fernández Cortés A, Rosas A (2012) Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften* 99(8):617–626

Hardy BL, Moncel MH, Daujeard C, Fernandes P, Béarez P, Desclaux E, Chacón Navarro MG, Puaud S, Gallotti R (2013) Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quat Sci Rev* 82:23–40

Hargrave LL (1970) Mexican macaws. Comparative osteology and survey of remains from the southwest. *Anthropol Pap Univ Arizona* 20:1–67

Henry AG, Brooks AS, Piperno DR (2011) Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *PNAS* 108(2):486–491

Higgins J (1999) Túnel: a case study of avian zooarchaeology and taphonomy. *J Archaeol Sci* 26:1449–1457

Hockett BS (1999) Taphonomy of carnivore-accumulated rabbit bone assemblage from Picareiro Cave, central Portugal. *J Iber Archaeol* 1:225–230

Hockett B, Haws JA (2002) Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *J Archaeol Method Theory* 9:269–302

Hockett BS, Haws JA (2009) Continuity in animal resource diversity in the Late Pleistocene human diet of Central Portugal. *Before Farming* 2009:1–14

Krief S, Daujeard C, Moncel M-H, Lamon N, Reynolds V (2015) Flavouring food: the contribution of chimpanzee behaviour to the understanding of Neanderthal calculus composition and plant use in Neanderthal diets. *Antiquity* 89:464–471

Laroulandie V (2000) Taphonomie et archéologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège). Université Bordeaux I, Dissertation

Laroulandie V (2001) Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux: apport de l'expérimentation. In: Ortega I, Frère Sautot MC (eds) Bourguignon L. Préhistoire et Approche Expérimentale, Montagnac, pp 97–101

Laroulandie V (2002) Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of *Peregrine falcon*, *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. *Acta Zool Cracoviensia* 45:331–339

Laroulandie V (2005) Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction. In: O'Connor T (ed) Biosphere to lithosphere. *New Studies in Vertebrate Taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, pp 25–30

Laroulandie V (2010) Birds in Archaeology. In: Prummel W, Zeiler JT, Brinkhuizen DC (eds.), *Birds in Archaeology*. Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Bird Working Group in Groningen (23.8–27.8.2008). Barkhuis, Groningen University Library, Groningen, pp. 219–232

Laroulandie V, Lefèvre C (2014) The use of avian resources by the forgotten slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). *Int J Osteoarchaeol* 24:407–416

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 *Quat Int* 421:116–133

Le Pape JM (2012) Etude archéozoologique et taphonomique de la faune du site paléolithique moyen de la grotte des Barasses II (Balazuc, Ardèche). Master Dissertation, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris

Lefèvre C, Laroulandie V (2014) Avian skeletal part representation: a case study from offing 2, a hunter-gatherer-fisher site in the Strait of Magellan (Chile). *Int J Osteoarchaeol* 24:256–264

Lefèvre C, Pasquet E (1994) Les modifications post-mortem chez les oiseaux: l'exemple de l'avifaune holocène de Patagonie australe. *Artefacts* 9:217–229

Livingston SD (1989) The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *J Archaeol Sci* 16:537–547

Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J (2008) Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *J Archaeol Sci* 35:1–13

Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J, Zilhao J (2011) Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean leporid accumulations from Gruta do Caldeirao (Tomar, Portugal). *J Archaeol Sci* 38:2434–2449

- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J (2012) Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *Int J Osteoarchaeol* 22:577–590
- Lloveras L, Nadal J, Moreno-García M, Thomas R, Anglada J, Baucells J, Martorell C, Vilasís D (2014a) The role of the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator from North-eastern Iberia. *J Archaeol Sci* 44:76–90
- Lloveras L, Thomas R, Lourenço R, Caro J, Dias A (2014b) Understanding the taphonomic signature of Bonelli's eagle (*Aquila fasciata*). *J Archaeol Sci* 49:455–471
- Lloveras L, Thomas R, Cosso A, Pinyol C, Nadal J (2016) When wildcats feed on rabbits: an experimental study to understand the taphonomic signature of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). *Archaeol Anthropol Sci*. doi:10.1007/s12520-016-0364-6
- Lyman RL (1994) Vertebrate taphonomy. Cambridge University Press, New York
- Mallye JB, Cochard D, Laroulandie V (2008) Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Ann Paleontol* 94:187–208
- Martínez Valle R, Guillem Calatayud PM, Villaverde Bonilla V (2016) Bird consumption in the final stage of Cova Negra (Xàtiva, Valencia). *Quat Int* 421:85–102
- Mlíkovský J (1996) New data on the food of the white-tailed sea eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal. *Buteo* 8:115–118
- Moncel MH, Debard É, Desclaux E, Dubois HM, Lamarque F, Patou-Mathis M, Vilette P (2002) Le cadre de vie des hommes du Paléolithique moyen (stades isotopiques 6 et 5) dans le site de Payre (Rampon, Ardèche): d'une grotte à un abri sous roche effondré. *Bulletin la Société Préhistorique Française* 99:249–273
- Moncel M-H, Daujeard C, Cregut-Bonnoure É, Boulbes N, Puaud S, Debard É, Bailon S, Desclaux E, Escude É, Roger T, Dubar M (2010) Nouvelles données sur les occupations humaines du début du Pléistocène Supérieur de la moyenne vallée du Rhône (France). Les sites de l'Abri des Pêcheurs, de la Baume Flandin, de l'Abri du Maras et de la Grotte du Figuier (Ardèche). *Quaternaire* 4:385–411
- Monchot H, Gendron D (2011) Les restes osseux d'une tanière de renard en milieu périglaciaire (Île Digges, rive sud du Detroit d'Hudson, Canada). In: Laroulandie V, Mallye J-B, Denys C (eds.) *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Archaeopress, BAR International Series 2269, Oxford, pp 65–76
- Mondini M (2000) Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicaciones arqueológicas *Archaeofauna* 9:151–164

- Morin E (2012) Reassessing Paleolithic subsistence. The Neandertal and modern human foragers of Saint-Césaire. Cambridge University Press, New York
- Morin E, Laroulandie V (2012) Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals PLoS One:7. doi:10.1371/journal.pone.0032856
- Mourer-Chauviré C (1972) Les oiseaux du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunés, Hérault). Études quaternaires 1:271–288
- Negro JJ, Blasco R, Rosell J, Finlayson C (2016) Potential exploitation of avian resources by fossil hominins : an overview from ethnographic and historical data. Quat Int 421:6–11
- Oliver JS, Graham RW (1994) A catastrophic kill of ice-trapped coots; time-averaged versus scavenger-specific disarticulation patterns. Paleobiology 20:229–244
- Payne S, Munson PJ (1985) Ruby and howmany squirrels? The destruction of bones by dogs. In: Fieller NRJ, Gilbertson DD, Ralph NGA (eds) Palaeoecological investigations. Research design, methods and date analysis, Symposium of the association for environmental archaeology, vol 266. BAR International Series, Oxford, pp 31–39
- Peresani M, Fiore I, Gala M, Romandini M, Tagliacozzo A (2011) Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. PNAS 108:3888–3893
- Radovčić D, Sršen AO, Radovčić J, Frayer DW (2015) Evidence for Neandertal jewelry: modified white-tailed eagle claws at Krapina. PLoS One 10:e0119802
- Ramos-Muñoz J, Cantillo-Duarte JJ, Bernal-Casasola D, Barrena-Tocino A, Domínguez-Bella S, Vijande-Vila E, Clemente-Conte I, Gutiérrez-Zugasti I, Soriguer-Escofet M, Almisas-Cruz S (2016) Early use of marine resources by Middle/Upper Pleistocene human societies: the case of Benzu rockshelter (northern Africa). Quat Int 407:6–15
- Richard M, Falguères C, Pons-Branchu E, Bahain JJ, Voinchet P, Lebon M, Valladas H, Dolo JM, Puaud S, Rué M, Daujeard C, Moncel MH, Raynal JP (2015) Contribution of ESR/U-series dating to the chronology of late Middle Palaeolithic sites in the middle Rhône valley, southeastern France. Quat Geochronol 30:529–534
- Rodríguez-Hidalgo A, Lloveras L, Moreno-García M, Saladié P, Canals A, Nadal J (2013) Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian lynx (*Lynx pardinus*). J Archaeol Sci 40:3031–3045
- Rodríguez-Hidalgo A, Saladié P, Marín J, Canals A (2015) Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian lynx. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 418:1–11

Rodríguez-Hidalgo A, Saladié P, Marín J, Canals A (2016) Bird-bone modifications by Iberian lynx: a taphonomic analysis of non-ingested red-legged partridge remains. *Quat Int* 421:228–238

Roger T (2004) *L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne: Orgnac 3, Lazaret (France), Caverna delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie)*. Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie. Dissertation, Institut de Paléontologie Humaine, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris

Romandini M, Peresani M, Laroulandie V, Metz L, Pastoors A, Vaquero M, Slimak L (2014) Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS One* 9. doi:10.1371/journal.pone.0101278

Romandini M, Fiore I, Gala M, Cestari M, Guida G, Tagliacozzo A, Peresani M (2016) Neanderthal scraping and manual handling of raptors wing bones: evidence from Fumane Cave. Experimental activities and comparison. *Quat Int* 421:154–172

Rufà A, Blasco R, Roger T, Moncel M-H (2016a) What is the taphonomic agent responsible for the avian accumulation? An approach from the Middle and early Late Pleistocene assemblages from Payre and Abri des Pêcheurs (Ardèche, France). *Quat Int* 421:103–115

Rufà A, Blasco R, Rivals F, Rosell J (2016b) Who eats whom? Taphonomic analysis of the avian record from the Middle Paleolithic site of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quat Int* 421:46–61

Salazar-García DC, Power RC, Sanchis A, Villaverde V, Walker MJ, Henry AG (2013) Neanderthal diets in central and southeastern Mediterranean Iberia. *Quat Int* 318:3–18

Sanchis A (2012) *Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica*, Serie de trabajos varios 113. Servicio de investigación prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia. Diputación de Valencia, Valencia

Schmitt DN, Juell KE (1994) Toward the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. *J Archaeol Sci* 21:249–262

Serjeantson D (2009) *Birds*. Cambridge University Press, New York

Steadman DW, Plourde A, Burley DV (2002) Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga, South Pacific. *J Archaeol Sci* 29:571–584

Stiner MC (2001) Thirty years on the “broad spectrum revolution” and Paleolithic demography. *PNAS* 98:6993–6996

Stiner M, Kuhn S, Weiner S, Bar-Yosef O (1995) Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *J Archaeol Sci* 22:223–237

Stringer CB, Finlayson JC, Barton RNE, Fernández-Jalvo Y, Cáceres I, Sabin RC, Rhodes EJ, Carrant P, Rodríguez-Vidal J, Giles-Pacheco F, Riquelme-Cantal J (2008) Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *PNAS* 105:14319–14324

Tomek T, Bochenski ZM (2000) The comparative osteology of European corvids (*Aves: Corvidae*), with a key to the identification of their skeletal elements. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Kraków

Woelfle E (1967) Vergleichend morphologische Untersuchungen an Eizelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. Universität München, Dissertation

Young A, Márquez-Grant N, Stillman R, Smith MJ, Korstjens AH (2015a) An investigation of red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasianbadgers (*Meles meles*) scavenging, scattering, and removal of deer remains: forensic implications and applications. *J Forensic Sci* 60:39–55

Young A, Stillman R, Smith MJ, Korstjens AH (2015b) Scavenger species-typical alteration to bone: using bite mark dimensions to identify scavengers. *J Forensic Sci* 60:1426–1435

Zaatari SE, Grine FE, Ungar PS, Hublin J-J (2016) Neandertal versus modern human dietary responses to climatic fluctuations. *PLoS One* 11(4):e0153277. doi:10.1371/journal.pone.0153277

7. COVA DE LES TEIXONERES

7.1 PAPER 3: Rufà et al., 2014

Leporids as a potential resource for predators (hominins, mammalian carnivores, raptors): an example of mixed contribution from level III of Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain)

Les léporidés, une ressource potentielle pour les prédateurs (hominidés, mammifères carnivores, rapaces): un exemple de contribution mixte dans le niveau III de la grotte de Teixoneres (MIS 3, Barcelone, Espagne)

Anna Rufà^{a,b,*}

Ruth Blasco^c

Florent Rivals^{a,b,d}

Jordi Rosell^{a,b}

^a IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^b Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

^c The Gibraltar Museum, 18-20 Bomb House Lane, Gibraltar

^d ICREA, Barcelona, Spain

*Corresponding author. Tel.: +34607982042. E-mail address: arufa@iphes.cat (A. Rufà).

Comptes Rendus Palevol (2014), vol. 13, 665-680

Abstract

Apart from humans, other predators can take part in creating accumulations, by generating waste materials that may have been mixed with those produced by hominids and leading to the formation of palimpsests. This is especially discussed in the case of Middle Paleolithic leporid assemblages, to which carnivores have frequently contributed. Level III of Teixoneres Cave (MIS 3) is a sample that can be used to address the origin of leporid assemblages in archaeological contexts. Applying an archaeozoological and taphonomical methodology has made it possible to state that the assemblage of leporids in the site has been generated by a mix of contributions, in which small mammal carnivores and nocturnal raptors seem to play an important role, together to occasional hominid inputs. The aim of this paper is to present new data about Neanderthal activities in this site and support the notion related to short-term human occupations in the cave.

Keywords: rabbits, Neanderthals, mammal carnivores, nocturnal raptors, palimpsest, Middle Paleolithic, Teixoneres Cave.

Résumé

En plus des hominidés, d'autres prédateurs peuvent prendre part à la formation d'accumulations en générant des déchets qui se mélangent à ceux produits par les hominidés, conduisant à la formation de palimpsestes. Ceci est fréquemment discuté dans le cas d'assemblages de leporidés du Paléolithique moyen, auxquels les carnivores ont souvent contribué. Le niveau III de la grotte de Teixoneres (MIS 3) est un échantillon qui peut être utilisé pour comprendre l'origine des assemblages de leporidés dans des contextes archéologiques. L'application d'une méthodologie archéozoologique et taphonomique a permis d'affirmer que l'assemblage de léporidés dans le site a été généré par différents agents, parmi lesquels les petits mammifères carnivores et les rapaces nocturnes semblent jouer un rôle important, ainsi que quelques visites occasionnelles de groupes humains. Le but de cet article est de présenter de nouvelles données sur les activités des Néandertalien dans ce site et de contribuer à l'hypothèse liée à des occupations humaines de courte durée dans la grotte.

Mots clés: lapins, Neandertal, mammifères carnivores, rapaces nocturnes, palimpseste, Paléolithique moyen, Grotte de Teixoneres.

1. Introduction

Taphonomic evidence shows that caves were used both by hominins and carnivores during the Pleistocene, and, in some cases, human and carnivore occupations alternated (e.g., Binford, 1981; Blasco Sancho, 1995; Brugal and Fosse, 2004; Domínguez Rodrigo et al., 2007; Rosell and Blasco, 2009; Stiner, 1994; Yravedra, 2011). This phenomenon produces overlapped assemblages that, when associated with low sedimentation rates, generate palimpsests that are difficult to tackle archaeologically.

In the case of small mammals, such as rabbits, this phenomenon is especially critical. The presence of these animals in a cave can be related to multiple factors, such as natural accumulations and inputs from hominins or carnivores (mammals and raptors).

The anthropic origin corresponds to human strategies for acquiring, processing and consuming animals. By contrast, a non-anthropic origin might be associated with carnivore predation or mortality in a generic sense (Callou, 2003; Sanchis, 2012). The other contribution, less common and with a lower impact, could occur without any predator activity. Rabbits, because of their fossorial behavior and reduced mobility, tend to create colonies and dig burrows (tunnel systems) in sandy archaeological sediments. In these environments, they may become trapped and die, facilitating the preservation of anatomically connected skeletal remains (Stahl, 1996). Predator activity is, however, the most significant cause of death in rabbits (e.g., Delibes and Hiraldo, 1981). Because of their high reproductive rates and their fast adaptation, rabbits have been abundantly present in different biotopes found on the Iberian Peninsula. This has led to their importance in the food chain of a wide variety of predators –several diurnal and nocturnal raptors as well as mammal carnivore species. This is why some studies have focused on distinguishing the agent generating leporid accumulations, such as nocturnal raptors (e.g., Cochard, 2004a, 2004b; Guillem and Martínez Valle, 1991; Lloveras et al., 2009a, 2012a; Martínez Valle, 1996; Sanchis 1999, 2000, 2001; Yravedra, 2004, 2006), diurnal raptors (Hockett, 1993, 1995, 1996; Lloveras et al., 2008a), wolves and dogs (Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994), the Iberian lynx (Lloveras et al., 2008b; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013), foxes (e.g. Cochard, 2004a, 2004c; Hockett, 1999; Hockett and Haws, 2002; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Lloveras et al., 2012b; Mondini, 2000; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Sanchis and Pascual, 2011) and hominins (e.g., Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Cochard et al., 2012; Hawkes et al., 2001; Landt, 2004, 2007; Lloveras et al., 2009b; Lupo and Schmitt, 2002; Pérez Ripoll, 1991, 1993, 2001, 2002, 2004; Sanchis, 2012; Sanchis and Fernández Peris, 2008; Steadman et al., 2002). Although most of these

studies focused on ingested remains, the recent interest in non-ingested carnivore waste tends to fill the gap in that respect.

This growing body of actualistically-based research into small carnivores as taphonomic agents is indirectly related to the two main schools of thought that emerged after the debate about the capabilities of pre-Modern Humans that took place during the 90s: for one, these hominids were versatile enough to adapt to their environment (e.g., Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Cochard et al., 2012; Finlayson et al., 2012; Hardy et al., 2013; Henry et al., 2011; Morin and Laroulandie, 2012; Persani et al., 2011; Salazar-García et al., 2013); for the other, they are not efficient enough to face new conditions (e.g. Brown et al., 2011; Fa et al., 2013; Wynn and Coolidge, 2004). This is closely related to the general belief that Neanderthals specialized in big game, at least in some areas (e.g., Balter and Simon, 2006; Bocherens and Drucker, 2006; Gaudzinsky et al., 2011; Richards and Trinkaus, 2009; O'Connell, 2006). Some studies carried out during recent decades counter this argument with evidence of the use and consumption of small animals in the Mediterranean region that goes back to the Middle and early Late Pleistocene (e.g., Blasco, 2011; Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Brown et al., 2011; Cochard et al., 2012; Finlayson et al., 2012; Hardy and Moncel, 2011; Klein and Scott, 1986; Peresani et al., 2011; Stiner, 2001, 2005). This even goes back as far as the Early Pleistocene of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain), with two cut-marks on the mid-shaft of one leporid radius at TE12a (Blasco et al., 2011; Huguet, 2007; Huguet et al., 2013). In the Iberian Peninsula, apart from Bolomor Cave (MIS 9-5e) and Gibraltar sites (MIS 3) (Blasco, 2008, 2011; Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Brown et al., 2011; Finlayson et al., 2012), there are Middle Paleolithic other archaeological localities with evidence of human consumption of small animals, although this evidence is scarce and the authors argue that these localities do not present systematic consumption. This is the case of Cova Negra (MIS 5e-3) (Martínez Valle, 1996; Pérez Ripoll, 1977; Sanchis, 2012), Cova Beneito (MIS 3) (Martínez Valle, 1996) or El Salt (MIS 3) (Galván and Hernández, 2013), among others.

Teixoneres Cave is presented as a new example of a Middle Paleolithic site where the presence of leporids is continues along the sequence. Human and carnivore activity on larger fauna has been confirmed at the site (Rosell et al., 2008, 2010a, 2010b). It is suggested that something similar is true for leporid remains, but this has not yet been proven. Level III (MIS 3) is particularly relevant because human activity seems to be more intensive, as well as the presence of leporid bones. For this reason, various different objectives have been proposed, with the aim of knowing what happened to leporids from

this specific archaeological level. The main proposal is to figure out which accumulator agents were consuming the leporid remains. In the case of human activity, it is also important to corroborate human consumption of this prey at the site and, as far as possible, infer from this Neanderthal diet and subsistence strategies in the Middle Paleolithic.

2. Materials and methods

2.1. Teixoneres Cave

Teixoneres cave (Moià, Barcelona) is an archaeological site located in the Northeast of the Iberian Peninsula, at 785 m above sea level (Fig.1). Within a karstic system drained by the Torrent del Mal, it is composed of three chambers (X, Y and Z), forming a “U” shape made up of 30 m diameter circles. The main access is through chamber X, and there is a second small entrance in chamber Z. It was discovered to be an archaeological site in the 1940s and was excavated by several different teams, until an interdisciplinary research team from IPHES was put in charge of the excavation, applying extension method of fieldwork that concerns the whole surface of the site.

The site is composed of ten archaeo-paleontological levels (Fig. 1), which are simultaneously divided in 15 sublevels. They include two speleothems that compose levels I and IV, respectively. The upper levels (from I to IV) have been dated by uranium-thorium techniques to the range from ca.14-16 Ky (for level I) to ca. 100 Ky¹ (for level IV) (Tissoux et al., 2006). This was also confirmed by biostratigraphy (López-García et al., 2012). In turn, these archaeological levels are divided into five formation phases (Rosell et al., 2010a). The second phase is where level III is located. Level III is composed of two different sublevels (IIIa and IIIb) basically distinguished by:

- IIIb contains a higher proportion of reddish clays, while IIIa contains more light brown silts;
- falling of limestone blocks in the whole site surface at IIIa base, especially on the main entrance;
- archaeological record density increases at IIIb, where anthropic activity is enhanced.

The sediment comes from allochthonous coluvial clays and silts, introduced in the cave at least through two ways: the main entrance and a chimney located at the northeast side of

¹ Recent datings were carried out in the site, proposing a chronology of >51,000 to 40,610 14C BP for unit III, and a range from 40,800 to 30,780 14C BP for unit II (see Talamo et al., 2016).

the cave. Those sediments imbricate at the centre of main gallery. An autochthonous component formed by limestone blocks falling from the walls and the roof of the cave is present. In addition to this, no rounded-angle gravel accumulations indicating the presence of low-flow water streams and/or channels were detected. Palaeoecological studies of the site confirm that climate conditions for level III were propitious, with warm temperatures and high humidity, typical of semi-open landscapes with patches of forest (López-García et al., 2012).

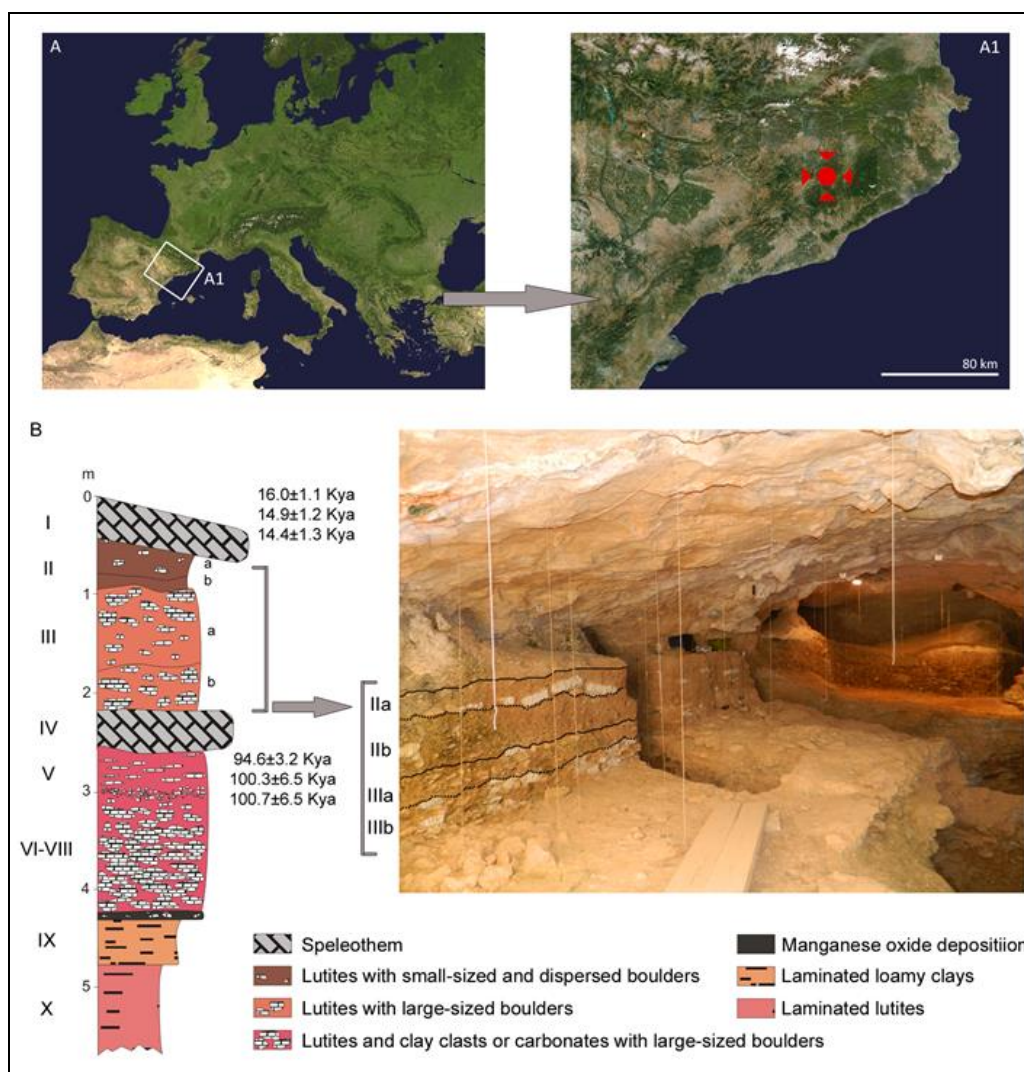


Fig. 1. Situation of Teixoneres Cave (A, A1) and the image of the cave with its stratigraphical profile (B).

Fig. 1. Position géographique de la grotte de Teixoneres (A, A1) et photographie de la grotte avec la coupe stratigraphique (B).

A wide diversity of taxa has been identified at this site. These include carnivores such as *Ursus spelaeus*, *Crocota crocuta*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Lynx spelaea* and *Meles meles*; but also a vast range of herbivores, such as *Stephanorhinus hemitoechus*, *Equus ferus*, *Equus hydruntinus*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Bos primigenius* and caprids. Small

animals (Erinaceridae, tortoises, birds and leporids – *Oryctolagus cuniculus* and *Lepus* sp.-) are also present in the site. Although *Lynx spelaea* is recovered at the Formation Phase 2 (levels II-III), up to now, this taxon was only found at level II and no lynx remains from level III were recovered. On the other hand, human activity has been confirmed by the presence of cut-marks and fresh fractures on macro-faunal remains (especially ungulates), burned bones and Mousterian lithic tools, together to the presence of hearths, mainly located at the entrance of the cave. In spite of this evidence, the regular use of the cave by carnivores (mainly hyenas and cave bears, as well as other small carnivores) seems to have been the main dynamic; nevertheless, it seems to be occasionally broken by short-term Neanderthal occupations (Rosell et al., 2010a, 2010b).

2.2. Methodology

Despite a distinction among different sublevels exists for level III, the sample presented here was analyzed and processed as a unique pack, since part of leporid assemblage came from some areas of the cave where the sublevel differentiation is not clear. It is expected to deepen research on archaeo-stratigraphy to get further results on that field.

Leporid remains were recovered from the excavation field work using the 3-D location system and, in addition, sediment was water-screened on a superimposed mesh from 5 to 0.5 mm, to avoid possible biases of smaller remains. The remains were identified both anatomically and taxonomically in order to distinguish the different leporid taxa (Callou, 1997; De Marfà, 2009).

The age profile was deduced by considering the degree of ossification and of fusion of the epiphyses of long bones. Three categories were established (Cochard, 2004a; Jones, 2006; Sanchis, 2012): infantile (<3 months), juvenile (3/5-9 months) and adults (>9 months). To reach an approximation to the sex-ratio in the assemblage, a scatter plot was used, taking into account the distal and trochlear breadth of the humerus (Jones, 2006).

All the remains were quantified in order to calculate the Number of Identified Specimens (NISP), the Minimum Number of Elements (MNE), the Minimum Number of Individuals (MNI) and Minimal Anatomical Unit (MAU) and their frequencies (Brain, 1981; Lyman, 1994). For the MNE, the age profile and the portion and face of each bone (Schmidt, 1972), epiphysis and diaphysis included, were taken into consideration (Rosell, 2001). Laterality of the bones was also used for the MNI. The survival rate was gauged from the ratio of elements recovered to elements expected.

Differential conservation in relation to bone density was evaluated by using the bivariate *Pearson's r* correlation; taking into account the data provided by Pavao and Stahl (1999)

for *Oryctolagus cuniculus*. *Lepus* sp. was excluded from this calculation, due to its limited representation.

An Olympus SZ11 Stereo Microscope with zoom up to 110 was used for analyzing modifications to the surfaces of bones. Fragmentation was evaluated to compare it with that produced by different agents. Green and dry bone fractures have been established by following the criteria given by Sanchis (2012) and Cochard et al., (2012). Green fractures have curved and/or spiral form with oblique angles and smooth edges; while dry fractures present transversal forms with straight rough edges.

Mechanical modifications by carnivores on bone surfaces were observed, such as tooth-marks (pits, punctures and scores). The distribution, orientation and dimensions of these modifications were recorded. Other damage produced during consumption (notches, crenulated edges or pitting) were also taken into consideration. Digested bones were documented as chemical alterations, and 5 degrees of corrosion were distinguished, from 0 to 4 (Andrews, 1990): (0) no-corrosion; (1) light corrosion with small holes and slightly rounded edges; (2) moderate corrosion where pitting effect increases and bone destruction begins with fissures and rounded edges; (3) strong corrosion affecting the whole bone with important destruction of tissues; (4) extreme corrosion affecting the bone structure that hinders its identification. Tooth-marks were also compared with those generated by humans mentioned by Landt (2007), Pérez Ripoll (2004), Sanchis (2012) and Sanchis et al., (2011). Those modifications are typically shallow in cross-section and ovoid/irregular in plain view (pits); or elongated with rounded cross-section that occasionally shows internal crushing (scores), often associated with other damages (Landt, 2007).

Cut-marks (Shipman, 1981; Shipman and Rose, 1983), bone breakage (Sanchis, 2012; Cochard et al., 2012) and burned bones were listed as anthropic modifications to bone surfaces. The distribution, orientation and dimensions of cut-marks were taken into consideration. Five degrees of coloration (0 to 5) were used for classifying burned bones (Stiner et al., 1995), where 0 is no burnt (no coloration) and 5 calcined (white).

3. Results

Level III of Teixoneres Cave provided 3964 leporid remains. The MNE is 1512, and the majority of elements are well represented. Of these, radii (78) humeri (77), femora (73), calcanea (70) are best represented. A MNI of 49 were morphologically attributed to the species *Oryctolagus cuniculus*, considering radius, calcaneus and tibia; and just one from genus *Lepus*, established by tibia. Although the sample includes both genera rabbits seem to be the highly represented taxon. In spite of this, we prefer to use the term leporid or

lagomorph from here, as more caution is needed when classifying diaphyseal long bone fragments (without ends) at taxonomical level.

Adults seem to predominate in the assemblage (76%), while the percentages of juveniles (6%) and infants (18%) identified are lower. Following Jone's (2006) criteria for distinguishing sex-ratio profiles in the assemblage, the data presented in a scatter plot seem to be dispersed homogeneously and it is not possible to distinguish two clear groups, implying that neither sex predominates (Fig. 2).

MNI=49	NISP	MNE	% MAU <i>O. cuniculus</i>
Cranium	110	20	-
Mandible	132	50	51.02
Incisive	164	149	-
Molar/premolar	270	243	-
Vertebra	156	109	5.3
Rib	177	132	11.2
Scapula	109	38	38.78
Coxal	120	53	54.08
Humerus	130	77	78.57
Femur	190	73	74.49
Radius	113	78	79.59
Ulna	131	66	67.35
Tibia	286	67	68.37
Metacarpus	149	127	32.40
Metatarsus	250	213	54.34
Astragalus	25	24	24.49
Calcaneus	81	70	71.43
Tarsal	2	2	2.04
Phalanx	315	307	12.05
Long	971	-	-
Flat	64	-	-
Articular	7	-	-
Indet.	6	-	-

Table 1. NISP, MNE, MNI and %MAU of Teixoneres level III assemblage. NISP: number of Identified Specimens; MNE: Minimum Number of Elements; MNI: Minimum Number of Individuals; MAU: Minimal Anatomical Unit. Six remains (NISP and MNE) have been excluded because they have been morphologically attributed to *Lepus* sp. Isolated teeth has been excluded from the total MNE counting.

Tableau 1. NR, NME, NMI et %MAU de l'assemblage du niveau III de la grotte de Teixoneres. Six restes (NR et NME) ont été écartés pour leur attribution morphologique à *Lepus* sp. Les dents isolées n'ont pas été considérées pour recompter le NME total.

The % MAU was calculated, to evaluate the anatomical representation of the assemblage. This shows which elements were absent as a percentage of what one would have expected to find. According to this, the skeletal representation is biased. The best represented

elements are those from the proximal appendicular skeleton, of which the radius (79.59%) and humerus (78.57%) have the highest values. The femur and calcaneus are also well represented (74.49% and 71.43%, respectively), whereas carpal/tarsal bones and vertebrae are under-represented. Despite that, there are no significant differences in representation between the anterior and posterior limbs, while the bones of the axial and cranial skeleton are under-represented. According to Pavao and Stahl's (1999) criteria, a differential conservation index shows that the biases away from some parts of the anatomy are not due to bones being lost because of their low density (Pearson $r = 0.22$). The biases should therefore be caused by other biological agents unrelated to bone density (Table 1).

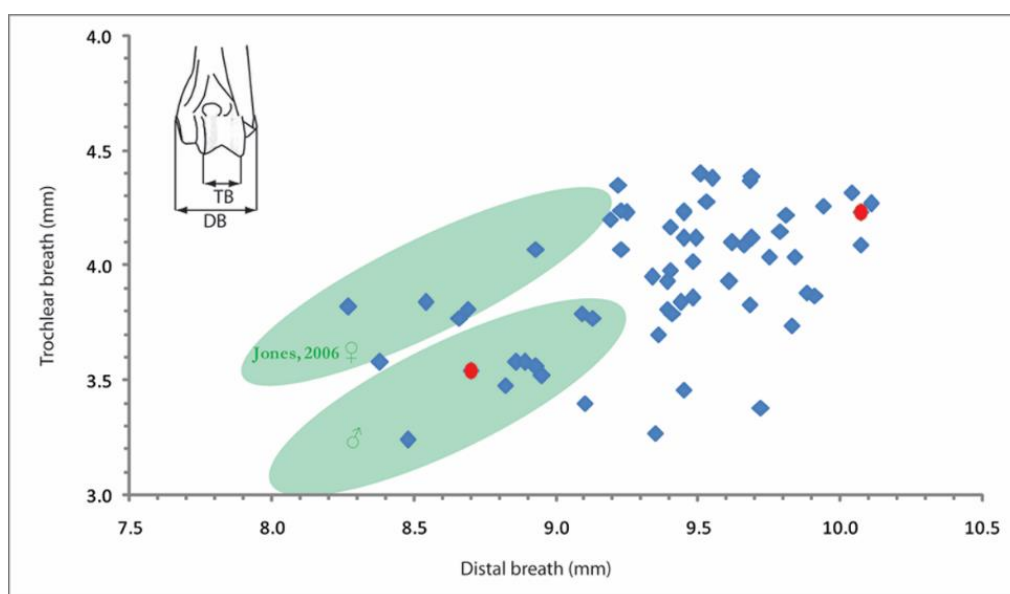


Fig. 2. Scatter plot showing the sex-ratio of rabbits at level III of Teixoneres Cave, considering the total breadth and the trochlear measurements of distal humeri. Jones' data (2006) was considered as a reference. Rounded points refer to remains with direct evidence of human processing. TB: trochlear breadth; DB: distal breadth.

Fig. 2. Diagramme de dispersion indiquant la sex-ratio des lapins du niveau III de la grotte de Teixoneres, considérant le diamètre transversal total et le diamètre de la trochlée de la partie distale de l'humérus. Les données de Jones (2006) sont utilisées comme référence. Les ronds se réfèrent aux restes osseux avec une évidence directe d'activité humaine. TB: diamètre transversal de la trochlée. DB: diamètre transversal total.

A high degree of fragmentation is observed; only 13.75% of the remains were recovered complete. For the long bones (stylopodials and zeugopodials) the fragmentation is even more obvious, with less than 4% of bones complete for each category. Of the fragmented bones, shaft fragments predominate for long bones (>53% of representation in each category). Only the humeri present different tendencies, with a higher presence of distal epiphysis (51.91% of humeri fragments).

Taking the assemblage as a whole, 1974 bone fracture planes were analyzed. Most of them (97.11%) were attributed to fresh breakage, presenting curved shaped fractures, oblique angles and smooth edges (Sanchis, 2012). Ten long bone shaft cylinders were also identified in the assemblage (0.3% of the assemblage), including femur (NR=5), tibia (NISP=2), radius (NISP=2) and an undetermined long bone. None of them exceed 50% of total bone length, being 2 femora, 1 tibia and 1 undetermined bone less than 25% of the total shaft length. All the shaft cylinders measure less than 40 mm long, and 3 of them have alterations caused by digestion.

A total of 640 leporid remains present modifications produced by carnivores (16.15%). Most of them (51.92% of the modified remains and 9.21% of the total remains) were caused by digestion. Of the digested bones, there is a predominance of those that have been slightly digested (85.21% of digested bones) with rounded edges, showing early stages of tissue loss. Water effect was ruled out on these bones because no homogeneous polish/rounded surfaces and micro-striations were detected (Bromage, 1984). Grade 3-4 corrosion is also present and, even at low proportions, it especially affects calcanea.

Mechanical modifications are present on 8.53% of all the remains in the assemblage. Of these, tooth-marks predominate: 3.15% are pits/punctures and 1.61% scores (Fig. 3). Notches or crenulated edges are also represented in lower proportions. Of the mechanical alterations, 37.01% are located on the diaphyses of long bones. Flat bones have also been affected, containing 31.64% of the tooth-marks in the assemblage. In this respect, the mandibles and pelvis were most affected, with around 23% of each type of bone showing mechanical modifications.

Anthropic damage is present on 2.14% of the assemblage (Table 2 and Table 3). It was mainly detected by the presence of cut-marks (0.76%), and thermo-alterations on bones (0.91%); nevertheless, other modifications, such as tooth-marks and breakage (0.48%) might be also attributed to human action because of its shallow and irregular morphology and its association with flexion fractures and crenulated edges (Landt, 2007; Sanchis, 2012; Sanchis et al., 2011).

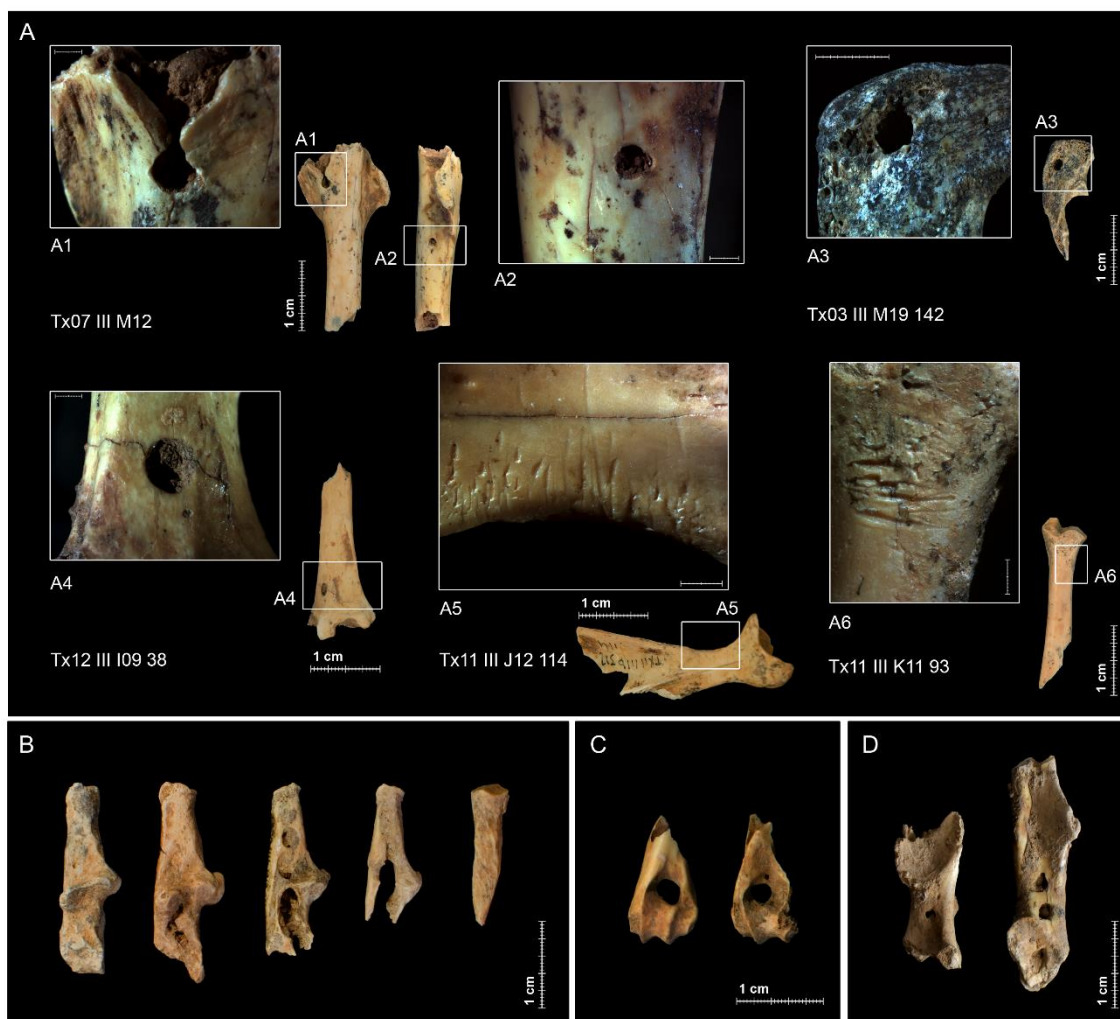


Fig. 3. Carnivore modifications observed at Teixoneres level III. Punctures (A1, A2, A3, A4, D) and scores (A5, A6) are shown in the images, considering their disposition on bones surface. Corrosion produced by digestion is also present in different grades (B, C). A1 & A2: left femur; A3: right ulna; A4: right tibia; A5: left scapula; A6: right radius; B: calcanea; C: humeri; D: pelvis.

Fig. 3. Modifications réalisées par les carnivores sur l'assemblage du niveau III de la grotte de Teixoneres. Enfoncements (A1, A2, A3, A4, D) et sillons (A5, A6) sont indiqués en relation à leur position sur l'os. La corrosion liée à la digestion de l'os est représentée par différents degrés (B, C). A1 & A2: fémur gauche; A3: ulna droite; A4: tibia droit; A5: scapula gauche; A6: radius droit; B: calcanéum; C: humérus; D: coxaux.

Cut-marks have been identified on tibia (NISP=7) and metatarsus (NISP=8), which together represent 50% of the remains having this type of modification (Fig. 4). Other unidentified long bones also have cut-marks on them (NISP=2), as do the pelvis (NISP=2), femur (NISP=3) and scapula (NISP=3), among others. Incisions seem to predominate, associated with skinning, disarticulation and defleshing. Skinning and defleshing are better represented (Table 2). Human breakage produced on bones by bending or tooth pressure was detected associated with notches and human tooth-marks (Landt, 2007).

Activity	Skeletal element	No. remains	No. Striations by group	Type	Location	Orientation
Skinning	Nasal	1	1	Incisions	Dorsal	obl.
	Metacarpal IV	1	1	Incisions	Diaphysis	tr.
	Metatarsal II	4	1-30	Incisions- scrapes	Proximal end Diaphysis	obl. obl.-tr.
	Metatarsal III	3	1-7	Incisions- scrapes	Proximal end Diaphysis	obl. obl.-tr.
	Metatarsal V	1	4	Incisions	Diaphysis	obl.
Disarticulation	Pelvis	1	3	Incisions	Acetabulum	obl.
	Ulna	1	3	Incisions	Proximal end	tr.
Defleshing	Pelvis	1	34	Incisions	Ischium/pubis	obl.-long.-tr.
	Scapula	3	1-4	Incisions	Proximal end	obl.-tr.
	Femur	3	1-2	Incisions	Proximal end	tr.
					Diaphysis	obl.-tr.
	Humerus	1	1	Incisions	Distal end	obl.
	Radius	1	1-4	Incisions	Diaphysis	obl.
	Tibia	7	1-5	Incisions	Proximal end	obl.
Distal end Diaphysis						
Long indet.	2	1	Incisions	Diaphysis	obl.	

Table 2. Leporid bones with cut-marks at level III of Teixoneres Cave. Obl.: oblique; long.: longitudinal; tr.: transversal.

Tableau 2. Ossements de léporidés avec des marques de découpe dans le niveau III de la grotte de Teixoneres.

With respect to burned bones (Fig. 5), these represent a significant part of those remains showing direct evidence of processing by hominins. They are in small fragments which are less than 2 cm long. Most of them (NISP=22) are parts of long bones that could not be identified because the fragments are too small (Table 3). No burnt ends have been found in the assemblage. Grade 2 and double colorations predominate on the burned bones, being found in high proportions (on 33.33% and 25% of the burned bones, respectively). The differential burning grade is significant enough to determine anthropic consumption.

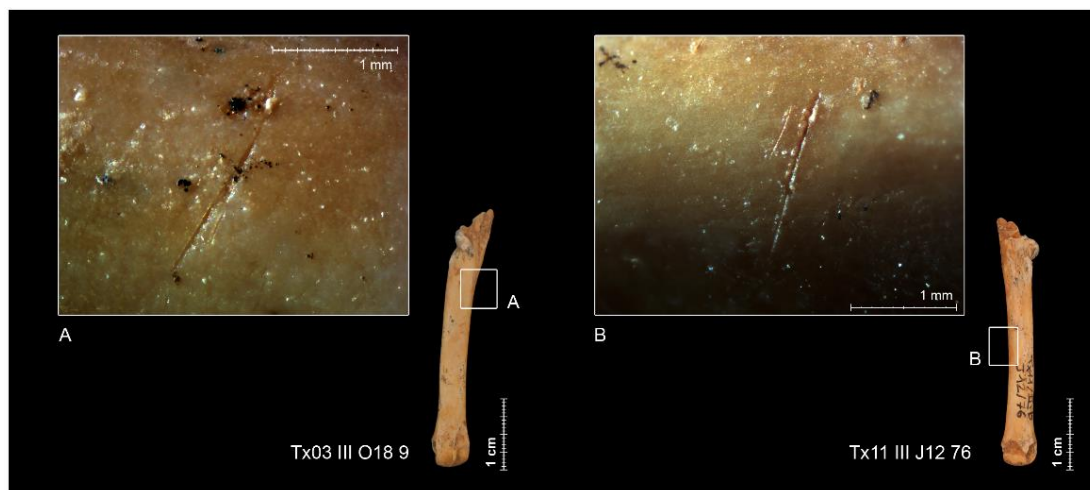


Fig. 4. Anthropomorphic cut-marks on metatarsal remains from Teixoneres level III (A, B), and their situation on bones surface.

Fig. 4. Marques de découpe anthropiques sur des métatarses du niveau III de la grotte de Teixoneres (A, B), et leur position sur la surface de l'os.

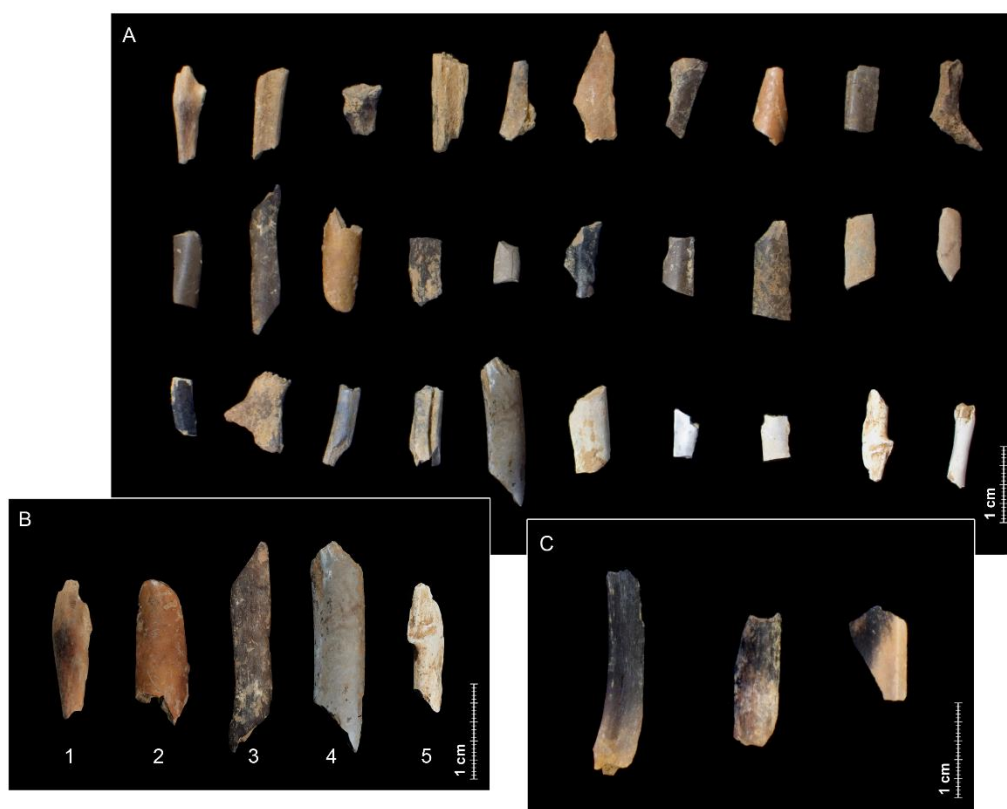


Fig. 5. Burning damage at Teixoneres level III (A). Some examples of different grades of coloration are shown (B) taking into account Stiner et al. (1995). Double colorations are also present in the site (C).

Fig. 5. Traces de combustion sur les os du niveau III de la grotte de Teixoneres (A). Quelques exemples de différents degrés de coloration (B) selon Stiner et al. (1995). Les doubles colorations sont aussi présentes dans l'assemblage (C).

Skeletal element	Anthropogenic modifications										Carnivore modifications								
	Cut-marks (%)	Thermo-alterations									Human tooth-marks (%)	Pits/punctures (%)	Scores (%)	Digested bones					
		G1	G2	G3	G4	G5	G 2-3	G 2/3	G 3-4	Total (%)				G1	G2	G3	G4	Total (%)	
Cranium	1 (0.9)													5		1			6 (5.5)
Mandible													4 (3.0)						13 (9.8)
Teeth														22		3			25 (5.8)
Vertebra													4 (2.6)	2 (1.3)		1			15 (9.6)
Rib							2			2 (1.2)			2 (1.1)	2 (1.1)				11 (6.2)	
Scapula	3 (2.8)			1						1 (0.9)			5 (4.6)	2 (1.8)		2	1	16 (14.7)	
Pelvis	2 (1.7)						1			1 (0.8)			9 (7.3)	2 (1.7)		3		21 (17.4)	
Humerus	1 (0.8)										1 (0.8)		16 (12.2)	5 (3.8)		2		26 (19.8)	
Femur	3 (1.6)			1						1 (0.5)			6 (3.1)	4 (2.1)		2	1	23 (12.0)	
Radius	1 (0.9)			1				1		2 (1.8)	1 (0.9)		2 (1.8)	7 (6.2)			1	9 (8.0)	
Ulna	1 (0.8)	1				1				2 (1.5)			10 (7.6)	4 (3.1)		7	1	39 (20.8)	
Tibia	7 (2.4)			1	1	1				3 (1.0)			8 (2.8)	7 (2.4)		2		20 (7.0)	
Metacarpus	1 (0.7)												5 (3.4)	3 (2.0)				5 (3.4)	
Metatarsus	8 (3.2)										1 (0.4)		15 (6.0)	11 (4.4)		1		15 (6.0)	
Astragalus															2		1	3 (12.0)	
Calcaneus													11 (13.6)	1 (1.2)		6	9	1	37 (45.7)
Phalanx						1				1 (0.3)	2 (0.6)		24 (7.6)	2 (0.6)				22 (7.0)	
Long bones	2 (0.2)		12	4	2	1	2		1	22 (2.3)	2 (0.2)		3 (0.3)	8 (0.8)		5	1	50 (5.1)	
Flat bones						1				1 (1.3)					5	2		7 (10.9)	
Irregular bones															2			2 (28.6)	
Total specimens	30 (0.76)	1	12	7	4	3	7	1	1	36 (0.9)	7 (0.18)*		125 (3.15)	64 (1.61)	311	37	15	1	365 (9.2)

Table 3. Values and (percentages) of the modifications produced by both hominids and carnivores, by anatomical elements. *The values referred to human tooth-marks only consider pits and scores. Notches and anthropogenic breakage are not represented. "G" refers to different thermo-alteration grades for anthropic modifications (Stiner et al., 1995), and digestive grades for carnivore modifications (Andrews, 1990).

Tableau 3. Valeurs et (pourcentages) des modifications produites par les hominidés et les carnivores, par élément anatomique. *Les valeurs qui concernent les traces des dents seulement prennent en considération les enfoncements et les sillons. Les encoches et la fracturation d'origine anthropique ne sont pas représentées. "G" se réfère à différents grades de crémation dans les modifications anthropiques (Stiner et al., 1995), et aux grades de corrosion digestive pour les modifications des carnivores (Andrews, 1990).

4. Discussion

The leporid remains from level III of Teixoneres Cave seem to agree with the interpretation suggested in previous works (Rosell et al., 2010a, 2010b), where it was interpreted as a carnivores' den where hominins were occasionally active. The data presented here support the main hypothesis that both human and carnivores consumed leporid remains, forming a palimpsest. This seems to be confirmed by the presence of modifications to bone surfaces made by both of them. The possibility that leporids entered the site naturally is rejected due to the low proportion of complete bones, and also because no bones were found in anatomical connection. Additionally, no burrows were identified during the fieldwork.

To get accurate interpretations, taphonomical data obtained from level III were compared with other studies of accumulations produced by various known predators. Although previous studies proved the presence of hyena in the site, it is highly unlikely that this carnivore intervened on leporid remains. Even if it were the case, its powerful mandibles should destroy the bones and digestive corrosions must be more severe than the ones detected. *Meles meles* was also excluded despite it being present in the site since (a) no studies exist about leporid accumulations exclusively produced by badger. Only one study is published (Mallye et al., 2008), but fox also intervened on the remains and there is no clear distinction of who produce each modification. And, (b) badgers tend to produce scores similar to gnawing and clearly distinctive, with wide grooves of variable length, flat bottoms and parallel between. On this basis, we used different criteria to distinguish between other potential predators (Table 4):

- anatomical representation;
- fragmentation;
- digestive alterations;
- mechanical modifications produced by carnivores or hominins.

The age of the prey has been dismissed as not being a reliable criterion for distinguishing predators, because there is each species does not show an exclusive behavior pattern and there is wide intra-specific variability, conditioned by ecological circumstances (Cochard, 2004a; Sanchis, 2012).

	<i>Bubo bubo</i>	<i>Tyto alba</i>	<i>Aquila chrysaetos/ adaberti</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Canis latrans/ familiaris</i>	<i>Lynx pardinus</i>	<i>Homo</i>	Level III Teixoneres
Age	Variable	Immature	Variable	Variable	-	-	Variable/ <85% adults	76% adults
<i>Anatomical representation</i>								
Girdles	Under-repr.	-	Coxal pred.	Coxal >90%	-	50-60%	<60%	Coxal>scapula
Appendicular	Post.>ant.	Ant.>post.	Post. (50-100%) >ant.	Ant.≈post. (40%)	Ant.≈post.	Ant.≈post. (50-60%)	Ant.≈post. (50%)	Ant.≈post. (>70%)
Axial	Under-repr.	Present	Present	Under-repr.	Present	Under-repr.	Under-repr.	Under-repr.
Craneal	Under-repr.	-	Under-repr.	Under-repr.	-	Maxillar and mandible (>64%)	Mandible (>60%)	Under-repr.
<i>Fragmentation</i>								
Complete	45-75%	0.72%	c.65% non-ingested 27.9% ingested	Moderate (c.50%)	7%	20% ingested 70% non-ing	Low (<20%)	13.75%
Shaft cylinders Length	<1.5% -	Scarce <55 mm	<1.5% -	<1.5% -	Scarce <10 mm	<2.6% -	>5% >40 mm	0.3% <40 mm
<i>Digestion</i>								
% digested	>50%	-	<1%	11-35%	100%	96.9%	-	9.21%
Light	>38%	X	15-20%	<10%		15%	-	85.21%
Moderate	15-20%	X	45-50%	20-30%		20-23%	-	10.14%
Strong	5-17%	-	25-30%	>40%	X	40-50%	-	4.11%
Extreme	<1%	-	<6%	20-30%	X	18-22%	-	0.27%
Mechanical modifications	<3%	0.8-1.4%	<0.5%	1.7-32%	-	0.26-0.9%	-	8.45%

Table 4. Comparative table of assemblages produced by different carnivores and the assemblage observed at level III of Teixoneres Cave. *Bubo bubo*: Cochard, 2004a, 2004b; Guennouni, 2000; Guillem and Martínez Valle, 1991; Lloveras et al., 2009, 2012a; Martínez Valle, 1996; Sanchis, 1999, 2000, 2001; Yravedra, 2004, 2006. *Tyto alba*: Hockett, 1991, 1995. *Aquila*: Cruz-Urbe and Klein, 1998; Hockett, 1993, 1995, 1996; Lloveras et al., 2008a; Martínez Valle, 1996; Schmitt, 1995. *Vulpes vulpes*: Cochard, 2004a, 2004c; Hockett, 1999; Hockett and Haws, 2002; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Lloveras et al., 2012b; Mondini, 2000; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Sanchis and Pascual, 2011. *Canis*: Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994. *Lynx pardinus*: Lloveras et al., 2008b; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013. *Homo*: Blasco, 2011; Cochard, 2004a; Sanchis, 2012. Percentages reflect the representation of each item. Ant.: anterior; Post.: posterior; Under-repr.: under-represented. Tableau 4. Tableau comparatif des assemblages produits par différents carnivores et de l'assemblage du niveau III de la grotte de Teixoneres. Les pourcentages reflètent la représentation de chaque reste. Ant: antérieur; Post: postérieur; Under-repr: sous-représenté.

With respect to the anatomical profile, the proportions presented for level III seem to be closer to accumulations produced by mammal carnivores, such as fox (Cochard, 2004a, 2004b; Hockett, 1999; Hockett and Haws, 2002; Lloveras et al., 2012b; Mondini, 2000; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Sanchis and Pascual, 2011) or lynx (Lloveras et al., 2008b). However, accumulations generated by hominins can also present similar proportions (Blasco, 2011; Blasco et al., 2013; Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012) and for this reason, the skeletal representation cannot be used as the unique criterion for distinguishing predators in one assemblage.

The under-representation of cranium fragments might be explained as a result of bone density, but this is not an explanation for the bias found in vertebrae. This bias can be caused by mastication of these bones during human consumption, as Landt (2004) recorded using data from Bofi in Central Africa, but could also be due to the presence of mammal carnivores, such as foxes, who commonly eat bones while consuming prey and then defecate elsewhere (Cochard, 2004a; Sanchis, 2012). Other authors observed differences in skeletal profiles based on the functionality of the site (Charles and Jacobi, 1994; García-Argüelles et al., 2004). For example, in localities where the skinning of lagomorphs as a regular activity, the anatomical representation consists mainly of distal appendicular elements, such as patellas and caudal vertebrae. The limited presence of acropodials in level III of Teixoneres might indicate that it is not an area where animals were skinned, but was rather focused on the consumption of carcasses. Additionally, burning should be taken into account as having potentially destroyed remains at level III of Teixoneres, and it is possible that some of the smallest leporid remains recovered from the mesh are mixed with the micro-faunal remains still in process of identification.

Regarding the fragmentation of the assemblage, data from Teixoneres level III is extremely fragmented, unlike the patterns established for raptors and closer to the values produced by lynx (Lloveras et al., 2008b), wolves (Schmitt and Juell, 1994) and humans (Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012). Although assemblages produced by foxes normally present moderate degrees of fragmentation (Cochard, 2004a, 2004c; Sanchis, 1999, 2000); there is considerable variability (Lloveras et al., 2012b; Sanchis, 1999, 2000), which is conditioned by the functionality of the place where the remains were found (Cochard 2004b, 2007; Sanchis, 2000). We therefore cannot dismiss this small carnivore as a possible accumulator.

The presence of shaft cylinders has also been considered and discussed. These elements are usually associated with accumulation by humans, especially when they are present in large numbers (e.g., Allué et al, 2010; Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012; Sanchis, 2012).

However, carnivores can also produce this morphotype, although in very low proportions (e.g., Cochard, 2004a; Hockett, 1991; Lloveras et al., 2008a; Sanchis, 2012; Schmitt and Juell, 1994). Shaft cylinders found in natural deposits are typically short (Brugal, 2006), while they are usually larger in human context. This can be used to distinguish them. The dimensions of shaft cylinders found at level III of Teixoneres (<40 mm), which never overate the 50% of the total bone length, together with the presence of digestive corrosion on some of these bones and their limited presence, suggest that carnivores may possibly have been the agents responsible for these modifications. However, the percentages of digested bones are low compared with those produced by mammal carnivores. Although there are some cases of strong or extreme corrosion in the assemblage (grades 3-4), the pattern fits well with the traces of digestion originated by *Bubo bubo* (Table 4). Nonetheless, the possibility that they were contributed by other agents, such as imperial eagle, or mammal carnivores, cannot be discarded. The percentages of bones that have been slightly digested are, however, higher than those normally produced by these nocturnal raptors (*B. bubo*) (Cochard 2004a, 2004b; Lloveras et al, 2009a, 2012a; Martínez Valle, 1996; Sanchis, 1999, 2000, 2001). This may be due to a mixture of accumulations from various agents. It is also important to emphasize the case of calcanea, which are the element most closely associated with modification by strong corrosion. For these bones, the values are similar to those from other sites, such as the Arbreda Cave, where the accumulation was attributed to a mammal carnivore, such as lynx, fox or wildcat (Lloveras et al., 2010).

Mechanical modifications to the surfaces of bones are evidenced in similar percentages as those for foxes. Sanchis (2012) and Sanchis and Pascual (2011) carried out a study in Sitjar Baix, where mechanical modifications oscillated between 3.18 and 9.17% range. These values are like those obtained from level III of Teixoneres. Considering the data available to date, there are no other predators that produce similar values of tooth-marks on bone surfaces. Nevertheless, only a few studies have been published for other mammal carnivores and more studies should be carried out to improve this data.

In spite of the significant contribution by carnivores (mammals and raptors) to the leporid assemblage, the analysis of Teixoneres level III provides enough evidence to confirm the butchering and consumption of rabbit remains at the site by groups of humans. This is supported by the presence of:

- cut-marks on limb bones, pelvic girdles and crania;
- burned bones;
- anthropogenic breakage caused by bending and pressure.

Nevertheless, it must be taken into account that burns on bones could reflect other types of intentional activities, such as cleaning activities intended to remove waste, or could be the result of unintended processes, such as accidental cremation. It could even be a consequence of post-depositional damage, for example, thermal alteration by hearths built in the same place where bone fragments are shallowly buried. In the case of Teixoneres, no differential burning patterns have been found, so it is possible that part of the burning might be the result of non-nutritive episodes that occurred following consumption. Although the proportion of bones recorded at level III has shown direct evidence of human consumption is not high, it is important to emphasize that, because of their size, small animals do not present as many direct modifications to bone surfaces as larger ones. They can be processed using only the teeth and hands without any tools, which often makes it difficult to distinguish these modifications from those caused by other predators. Other factors must therefore be taken into account in order to establish whether humans had a significant impact on the remains or not. Nevertheless, and despite tooth-marks associated to human activities were detected on a small proportion, they have always been associated to bending and breakage. It cannot be possible to associate them with other activities, and the clearly high carnivore activity makes to dismiss the possible idea of higher role of hominids on leporid remains. To this end, the Teixoneres assemblage has been compared with other archaeological accumulations (Table 5).

The values presented for level III of Teixoneres are close to those presented at level 4 of Canalettes (Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012), in terms of cut-marks or burned bones. The difference lies in the large number of shaft cylinders - which are associated with human consumption - that were observed at this French site (Rufà, 2013; Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012). The low numbers of digested bones in Canalettes is also significant when comparing it with Teixoneres, where the proportion is higher. The case of level IV of Bolomor Cave is comparable (Blasco, 2011; Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Sanchis, 2012). This site, like level III of Teixoneres, presents low rates of cut-marks on bones. Digested bones are only incidentally present in the Bolomor assemblage and there is a high number of thermal alterations, confirming the anthropic nature of the contribution. Level 4 of Abri du Maras can also be compared with Teixoneres level III. It presents very few lagomorph remains with butchery marks (NISP=2) and there is no evidence of burned bones, although leporid hair found on stone tools was proposed to demonstrate that they had been processed there (Hardy et al., 2013). Other analyses carried out of use-wear on stone tools provide evidence of small animal consumption at archaeological sites where there are no cut-marks on the remains. The Middle Palaeolithic of Payre (Ardèche, France) is a case in point (Hardy and Moncel, 2011). Another example

to compare it with is the Mousterian assemblage of Gruta do Caldeirão, Tomar, Portugal (Lloveras et al., 2011), which also contains few bones with cut-marks and no evidence of burning. It presents a comparable percentage of digested bones to level III of Teixoneres and the origin of its accumulation seems to be similar to that of Teixoneres level III. Most of these examples show that, despite the fact that direct evidences are scarce and - in some cases - mixed up with carnivore activity, Neanderthals could access a wide spectrum of prey, including leporids (Table 5).

Although the data from Teixoneres seems to indicate a low level of human activity at the site, it exists. Comparing with other Mousterian levels in the region such as level I of Arbreda Cave, Teixoneres level III shows a higher proportion of anthropogenic activity. Contrary to Arbreda, where mammal carnivore activity clearly predominated (Lloveras et al., 2010), Teixoneres level III seems to have more assortment in its accumulation.

Data from macromammals at Teixoneres level III also suggests that both humans and carnivores used the cave and performed actions linked to their consumption sequences (Rosell et al., 2010a, 2010b). In the case of hominins, the final phases of the butchery sequence took place in the cave. This has been determined from cut-marks related mainly to defleshing, although evidence of skinning and disarticulation have also been detected, as well as intentional bone breakage associated with marrow extraction. Thermal alterations are important, specifically those associated with double colorations, which suggest that bones were roasted when they still had meat adhering to them (Rosell et al., 2012).

In addition to this, the analysis of the rabbit assemblage could be linked to an occupational pattern and provide information about it. In the case of level III, it should be taken into account that leporids are just one group among a wide variety of species present at the site. This diversity may be a consequence of the hominins having better control and knowledge of the territory, which would indicate a pattern of long-term occupancy or a succession of short occupations where encounter rates play an important role (Blasco et al., 2013; Jones, 1983; Martínez, 2009).

Capítulo 7. Cova de les Teixoneres

	Canalettes 4	Bolomor IV	Abri du Maras 4	Caldeirão (Mousterian)	Arbreda I	Teixoneres III
Reference	<i>Cochard et al., 2012</i>	<i>Blasco, 2011; Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Sanchis, 2012</i>	<i>Hardy et al., 2013</i>	<i>Lloveras et al., 2011</i>	<i>Lloveras et al., 2010</i>	<i>Present work</i>
Anatomical representation	ant.≈post.	ant.≈post.	-	ant.<post.	ant.<post.	ant.≈post.
% complete	Low	Low	-	37,4%	43,4%	13,75%
Shaft cylinders	151 cylinders (39.4%)	71 cylinders (56.8%)	-	9 cylinders (5.5%)	12 cylinders (0.5%)	10 cylinders (0.3%)
Digestions	-	2,13%	-	25,4%	32,4%	9,21%
Mechanical modifications	0,7% (digestions included)	Scarce	-	2,1%	2,53%	8,45%
Anthropic modifications	1% cutmarks 0.4% burnt 0.1% tooth-marks	0.8% cut-marks 8.39% burnt 3.9% tooth-marks	2 remains with cut-marks (40%)	0.08% burnt	0,5% burnt	0.76% cut-marks 0.91% burnt 0.48% tooth-marks/breakage
Agent	Anthropic (principal)/mammal carnivore (sporadic)	Anthropic (principal)/mammal carnivore (scavenger)	Anthropic	Nocturnal raptor/mammal carnivore/anthropic	Mammal carnivore	Mammal carnivore/nocturnal raptor/anthropic

Table 5. Comparison of different archaeological assemblages to results obtained at Teixoneres level III. Ant.: anterior; post.: posterior; "X": presence; "-": no data.

Tableau 5. Comparaison de différents assemblages archéologiques avec les résultats obtenus pour le niveau III de la grotte de Teixoneres. Ant.: antérieur; post.: postérieur; "X": présence; "-": pas de données.

The age and sex-ratio profiles of leporid population proposed by Jones (2006) and applied by Cochard et al. (2012) and Blasco et al. (2013) can be of assistance in determining the procurement system, which may have been related to knowledge of environment and, indirectly, to occupational pattern. These authors assume that an assemblage with high proportions of females (and, in many cases, infant leporids) might be linked to trapping near the burrows and, consequently, a good knowledge of the landscape. In contrast, higher or equal numbers of adult males might commonly be associated with individual acquisition of prey, more closely linked to encounter rates, and occurring opportunistically. In that respect, Teixoneres patterns seem to be related to individual acquisition of prey, because no sex profile predominates (Fig. 2). This pattern is similar to that observed at levels XI and XVII of the Bolomor Cave and TD10-1 of Gran Dolina (Blasco et al., 2013) and differs from the data presented at Bolomor IV (Blasco et al., 2013) and Canalettes 4 (Cochard et al., 2012). Nevertheless, these results should be taken as an approximation, because most of the lagomorph remains recovered at level III of Teixoneres were brought there by small mammal carnivores, or probably, *B. bubo*.

Regardless, the high levels of carnivore activity observed not only on leporid remains but also on ungulate remains (Rosell et al., 2010a, 2010b) reinforce the idea of successive short-term human occupations forming palimpsests (Sánchez-Hernández, 2013; Sánchez-Hernández et al., 2014). This is concluded from the facts that, firstly, there is no evidence of interaction between hominids and carnivores and, secondly there are very few bones with hominid and carnivore alterations on the same surface, so any overlapping appears to have been occasional.

Eagle owl and fox activity, and possibly the activity of other mammals (such as lynx or wolf) are strongly associated with situations of alternated occupation of the cave with hominins. Additionally, the taphonomic study, linked to the occupational patterns and the presence of a high diversity of taxa that were consumed by hominins at the site -not only ungulates, but also leporids and other small prey- allows us to confirm that there was a broad spectrum of resources available for consumption by Neanderthals. This diversity of prey species also indicates the Neanderthals' adaptability to several different landscapes and, their overall knowledge of the environment. This was previously demonstrated by Henry et al. (2011) and Hardy et al. (2012), who found evidence of the use and consumption of plants from studies of phytoliths and microfossils in dental calculus taken from Neanderthal specimens. In the case of the Spanish site of El Sidrón, this vegetable component in the diet not only had nutritional value but also medicinal properties (Hardy et al., 2012), reflecting the Neanderthals' capabilities and their behavioral complexity.

5. Conclusions

The accumulation of leporid remains from level III of Teixoneres Cave is an example of a mixed assemblage in which different agents were active, forming a palimpsest. As a result of this study, it has been confirmed that the assemblage was produced by a mix of contributions, in which carnivores played an important role. Fox (*V. vulpes*) and eagle owl (*B. bubo*) seem to have been the carnivores principally responsible for modifying the remains, as is demonstrated by modifications produced both mechanically and by digestive processes. However, other carnivores such as lynx cannot be discounted as agents that had a role in producing the assemblage.

Humans also took part in producing the assemblage, as is evidenced by cut-marks, intentional breakage to release fat/marrow, and burned bones. Human activity may possibly have been under-represented, because leporids can be processed without the use of tools. This study has proven that Neanderthals had a broad spectrum of animals available to them that they could potentially exploit. Of these, the leporids were not exceptional. Other species of ungulates were consumed at the site, and, on the basis of the encounter rates, leporids may well have been hunted. The wide variety of animals consumed by humans, together with the sex-ratio and age profiles of leporids and the presence of multiple carnivores might be linked to the idea of short-term occupational patterns at Teixoneres. These conclusions also reflect the Neanderthals' ability to adapt to new and different environmental conditions.

Acknowledgments

This research was supported with funding from the Spanish Ministry of Science and Innovation, projects nos. CGL2012-38434-C03-03, CGL2012-38358, CGL-BOS-2012-34717 and HAR2010-19957. Anna Rufà is the beneficiary of a predoctoral research fellowship FPU from the Spanish Ministry of Education, Culture and Sport. Ruth Blasco is a Beatriu de Pinós-A postdoctoral scholarship recipient from Generalitat de Catalunya and co-financed by the European Union through Marie Curie Actions, FP7. Finally, we would like to thank the anonymous reviewers for their helpful comments on the previous draft of the manuscript.

References

Allué, E., Ibáñez, N., Saladié, P., Vaquero, M., 2010. Small preys and plant exploitation by Late Pleistocene hunter-gatherers. A case study from the Northeast of the Iberian Peninsula. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 2, 11–24.

- Andrews, P., 1990. *Owls Caves and Fossils*. The University Chicago Press, Chicago, 231 p.
- Balter, V., Simon, L., 2006. Diet behavior of the Saint-Césaire Neanderthal inferred from biogeochemical data inversion. *J. Hum. Evol.* 51 (4), 329–338.
- Binford, L.R., 1981. *Bones. Ancient men and modern myths*. Academic Press Inc, Orlando, Florida, 320 p.
- Blasco, R., 2008. Human consumption of tortoises at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *J. Archaeol. Sci.* 35, 2839–2848.
- Blasco, R., (PhD dissertation) 2011. La amplitud de la dieta cárnica en el Pleistoceno medio peninsular: una aproximación a partir de la Cova del Bolomor (Tavernes de Valldigna, Valencia) y del Subnivel TD10- 1 de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos). Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, 724 p.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012a. Small and large game: human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *C. R. Palevol.* 11, 265–282.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012b. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat. Int.* 252, 16–31.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sub-level of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 70, 124–144.
- Blasco Sancho, M.F., 1995. *Hombres, fieras y presas, estudio arqueológico y tafonómico del yacimiento del Paleolítico Medio en la cueva de Gabasa 1 (Huesca)*. Departamento de Ciencias de la Antigüedad (Área de Prehistoria), Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 205 p.
- Blasco, R., Blain, H.-A., Rosell, J., Diez, J.C., Huguet, R., Rodríguez, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. Earliest evidence for human consumption of tortoises in the European Early Pleistocene from Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca. Spain. *J. Hum. Evol.* 61, 409–503.
- Bocherens, H., Drucker, D., 2006. Dietary competition between Neanderthals and Modern Humans: insights from stable isotopes. In: Conard, N. (Ed.), *When Neanderthals and Modern Humans met*, Publications in Prehistory. KernsVerlag, Tübingen, pp. 129–143.
- Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the hunted? An introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago/London, 365 p.

Bromage, T.G., 1984. Interpretation of Scanning Electron Microscope Images of Abraded Forming Bone Surfaces. *Am. J. Phys. Anthropol.* 64, 78–161.

Brown, K., Fa, D.A., Finlayson, G., Finlayson, C., 2011. Small game and marine resource exploitation by Neanderthals: the evidence from Gibraltar. In: Bicho, N.F., Haws, J.A., Davis, L.G. (Eds.), *Trekking the shore: changing coastlines and the antiquity of coastal settlement, interdisciplinary contributions to archaeology*. Springer, pp. 247–272.

Brugal, J.-P., 2006. Petit gibier et fonction de sites au Paléolithique supérieur: Les ensembles fauniques de la grotte d’Anecrial (Porto de Mos, Estrémadure, Portugal). *Paléo* 18, 45–68.

Brugal, J.-P., Fosse, P., 2004. Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l’ouest. In: Brugal, J.-P., Fosse, P. (Eds.), *Actes du Symposium 3.3, UISPP Liège 2001*. *Rev. Paléobiol.*, Genève 23 (2), 575–595.

Callou, C., 1997. Diagnose différentielle des principaux éléments squelet- tiques du lapin (genre *Oryctolagus*) et du lièvre (genre *Lepus*) en Europe occidentale. In: Desse, J., Desse-Berset, N. (Eds.), *Fiches D’ostéologie Animale Pour L’archéologie*, Centre de Recherches Archéologiques du CNRS 8, 20. Série B: Mammifères. APDCA, Valbonne-Sophia Antipolis, 24 p.

Callou, C., 2003. *De la Garenne au Clapier: Étude archéozoologique du lapin en Europe occidentale*. Publications Scientifiques du Muséum, Paris, 360 p.

Charles, R., Jacobi, R.M., 1994. The Late Glacial fauna from the Rovin Hood Cave. *Creswell Crags: a re-assessment*. *O.J.A.* 13 (1), 1–32.

Cochard, D., (PhD dissertation) 2004a. *Les Léporidés dans la subsistance Paléolithique du Sud de la France*. Université Bordeaux I, France, 354 p.

Cochard, D., 2004b. Influence de l’âge des proies sur les caractéristiques des accumulations de léporidés produites par le Hibou Grand-duc. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du Complément Alimentaire Aux Ressources Utilitaires*. Antibes, pp. 313–316.

Cochard, D., 2004c. Étude taphonomique des léporidés d’une tanière de renard actuelle: apport d’un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. In: Brugal, J.-P., Fosse, P. (Eds.), *Actes du Symposium 3.3, UISPP Liège 2001*. *Rev. Palébiol.* Genève 23 (2), 659–673.

Cochard, D., 2007. Caractérisation des apports de Léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologique à la couche VIII de la grotte Vaufrey. In: *XXVI Congrès*

Préhistorique de France, Centenaire de la Société Préhistorique Française, Vol. III, Avignon, 21–25 septembre 2004, pp. 467–480.

Cochard, D., Brugal, J-Ph., Morin, E., Meignen, L., 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canelettes, Aveyron. France. *Quat. Int.* 264, 32–51.

Cruz-Uribe, K., Klein, R.G., 1998. Hyrax and hare bones from modern South African eagle roosts and the detection of eagle involvement in fossil bone assemblages. *J. Archaeol. Sci.* 25, 135–147.

De Marfà, R., (PhD dissertation) 2009. Els Lagomorfs (O. Lagomorpha, Cl. Mammalia) del Pliocè i el Pleistocè Europeus. Universitat de Barcelona, Spain, 206 p.

Delibes, M., Hiraldo, F., 1981. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean Ecosystem. In: Myers, K., MacInnes, C.D. (Eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. University of Guelph, Ontario, pp. 614–622.

Domínguez Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C.P., 2007. Deconstructing Oldovai. A taphonomy study of the Bed I sites. *Vertebrate Paleobiology and Paleanthropology Series*, XVI. Springer, 339 p.

Fa, J.E., Stewart, J.R., Lloveras, L., Vargas, J.M., 2013. Rabbits and hominin survival in Iberia. *J. Hum. Evol.* 64 (4), 233–241. Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J.J., Bartolotti, G.R., Finlayson, G., Sánchez, A., Giles, F., Rodríguez, J., Carrión, J., Fa, D.A., Rodríguez, J.M., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS ONE* 7 (9), e45927.

Galván, B., Hernández, C.M., 2013. El Salt d'Alcoi. In: Cucart, C. (Ed.), *Jornades de difusió del quaternari. Neandertals, excavacions en curs*. Otinyent, Vall d'Albaida, , pp. 5–7.

García-Argüelles, P., Nadal, J., Estrada, A., 2004. Balma del Gai rockshelter: an Epipaleolithic rabbit skinning factory. *Actes du XIVe Congrès UISPP*, 1302. Université de Liège, BAR, International Series, Oxford, pp. 115–120.

Gaudzinski-Windheuser, S., Roebroeks, W., 2011. On Neanderthal subsistence in Last Interglacial forested environments in northern Europe. In: Conard, N.J., Richter, J. (Eds.), *Neanderthal lifeways, subsistence and technology*. Springer, New York, pp. 61–71.

Guennouni, K.E., (PhD dissertation) 2001. Les Lapins du Pléistocène moyen et supérieur de Quelques Sites Préhistoriques de l'Europe Méditerranée: Terra-Amata, Orgnac 3, Lazaret, Zafarraya. *Étude Paléontologique, Taphonomique et Archéologique*. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 403 p.

Guillem, P.M., Martínez Valle, R., 1991. Estudio de la alimentación de las rapaces nocturnas aplicado a la interpretación del registro faunístico arqueológico. *Saguntum* 24, 23–34.

Hardy, B.L., Moncel, M.-H., 2011. Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125–250,000 Years Ago. *PLoS ONE* 6 (8), e23768.

Hardy, K., Buckley, S., Collins, M.J., Estalrich, A., Brothwell, D., Copeland, L., García-Taberner, A., García-Vargas, S., De la Rasilla, M., Lazuela-Fox, C., Huguet, R., Bastir, M., Santamaría, D., Madella, M., Wilson, J., Fernández Cortés, A., Rosas, A., 2012. Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften* 99 (8), 617–626.

Hardy, B.L., Moncel, M.-H., Daujeard, C., Fernandes, P., Béarez, Ph., Desclaux, E., Chacon Navarro, M.G., Puaud, S., Galloti, R., 2013. Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quat. Sci. Rev.* 82, 23–40.

Hawkes, K., O'Connell, J.F., Blurton Jones, N.G., 2001. Hunting and nuclear families. Some lessons from the Hadza about men's work. *Curr. Anthropol.* 42 (5), 681–709.

Henry, A.G., Brooks, A.S., Piperno, D.R., 2011. Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *P.N.A.S.* 108 (2), 486–491.

Hockett, B.S., 1991. Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *Am. Antiq.* 56 (4), 667–679.

Hockett, B.S., (PhD dissertation) 1993. Taphonomy of the leporid bones from Hogup Cave, Utah: Implications for Cultural Continuity in the Eastern Great Basin. University of Reno, NV, USA, 246 p.

Hockett, B.S., 1995. Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and archaeological sites in the Great Basin. In: Moeller, R.W. (Ed.), *N. Am. Archeol.* 16 (3), 223–238.

Hockett, B.S., 1996. Corroded, thinned and polished bones created by Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*): taphonomic implications for archaeological interpretations. *J. Archaeol. Sci.* 23, 587–591.

Hockett, B.S., 1999. Taphonomy of a carnivore-accumulated rabbit bone assemblage from Picareiro Cave, central Portugal. *J. Iber. Archaeol.* 1, 225–230.

- Hockett, B.S., Haws, J.A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the western Mediterranean Basin. *J. Archaeol. Meth. Theor.* 9 (3), 269–302.
- Huguet, R., (PhD dissertation) 2007. Primeras Ocupaciones Humanas En La Península Ibérica: Paleoeconomía En La Sierra de Atapuerca (Burgos) y La Cuenca de Guadix-Baza (Granada) Durante El Pleistoceno Inferior. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, 578 p.
- Huguet, R., Saladié, P., Cáceres, I., Díez, C., Rosell, J., Bennàsar, M., Blasco, R., Esteban-Nadal, M., Gabucio, M.J., Rodríguez-Hidalgo, A., 2013. Successful subsistence strategies of the first humans in south-western Europe. *Quatern. Int.* 295, 168–182.
- Jones, K., 1983. Forager archaeology: The Aché of eastern Paraguay. In: Lemoine, G.M., MacEachern, A.S. (Eds.), *Carnivores, human scavengers & predators: A question of bone technology*. The University of Calgary, Archaeological Association, Calgary, pp. 171–191.
- Jones, E., 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *J. Anthropol. Archaeol.* 25, 275–289.
- Klein, R.G., Scott, K., 1986. Re-analysis of faunal assemblages from the Haua Fteah and other Late Quaternary archaeological sites in Cyrenaican Libya. *J. Archaeol. Sci.* 13, 515–542.
- Krajcarz, M., Krajcarz, M.T., 2012. The Red Fox (*Vulpes vulpes*) as an accumulator of bones in cave-like environments. *Int. J. Osteoarchaeol.*, 1–17.
- Landt, M.J., (Thesis of master arts of Anthropology) 2004. Investigations of human gnawing on small mammal bones: among contemporary bofi foragers of the Central African Republic. Washington State University, Department of Anthropology, Washington, DC, 163 p.
- Landt, M.J., 2007. Tooth marks and human consumption: ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. *J. Archaeol. Sci.* 34, 1629–1640.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008a. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91–100.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008b. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) scats. *J. Archaeol. Sci.* 35 (1), 1–13.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009a. The Eagle Owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator: taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *Int. J. Osteoarchaeol.* 19, 573–592.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009b. Butchery, cooking and human consumption marks on rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) bones: an experimental study. *J. Taphonomy* 7 (2-3), 179-201.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Maroto, J., Soler, J., Soler, N., 2010. The application of actualistic studies to assess the taphonomic origin of Musterian rabbit accumulations from Arbreda Cave (North-East Iberia). *Archaeofauna* 19, 99-119.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Zilhao, J., 2011. Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean leporid accumulations from Gruta do Caldeirão (Tomar, Portugal). *J. Archaeol. Sci.* 38, 2434-2449.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012a. Assessing the variability in taphonomic studies of modern leporid remains from Eagle Owl (*Bubo bubo*) nest assemblages: the importance of age of prey. *J. Archaeol. Sci.* 39, 3754-3764.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012b. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *Int. J. Osteoarchaeol.* 22, 577-590.

López-García, J.M., Blain, H.-A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J.I., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J., 2012. A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of South-western European Neanderthals: the contribution of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 43, 33-44.

Lupo, K.D., Schmitt, D.N., 2002. Upper Paleolithic net-hunting, small prey exploitation, and women's work effort: a view from the ethnographic and ethnoarchaeological record of the Congo Basin. *J. Archaeol. Meth. Theor.* 9 (2), 147-179.

Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, New York, 524 p.

Martínez, G., 2009. Human chewing bone surface modification and processing of small and médium prey amongst the Nukak (foragers of the Colombian Amazon). *J. Taphonomy* 7 (1), 1-20.

Martínez Valle, R., (PhD dissertation) 1996. Fauna del Pleistoceno superior en el País Valenciano: aspectos económicos, huella de manipulación y valoración paleoambiental. Universitat de València, València, 336 p.

Mallye, J.-B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Ann. Paleont. (Vert.)* 94, 187-208.

Mondini, M., 2000. Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicaciones arqueológicas. *Archaeofauna* 9, 151–164.

Morin, E., Laroulandie, V., 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS ONE* 7, e32856.

O'Connell, J.F., 2006. How did modern humans displace Neanderthals? Insights from hunter-gatherer ethnography and archaeology. In: Conard, N.J. (Ed.), *When Neanderthals and Modern Humans Met*. Kerns Verlag, Tübingen, pp. 43–65.

Pavao, B., Stahl, P.W., 1999. Structural density assays of leporid skeletal elements with implications for Taphonomic, Actualistic and Archaeological Research. *J. Archaeol. Sci.* 26, 53–66.

Payne, S., Munson, P.J., 1985. Ruby and how many squirrels? The destruction of bones by dogs. In: Fieller, N.R.J., Gilbertson, D.D., Ralph, N.G.A. (Eds.), *Palaeoecological investigations. Research design, methods and date analysis. Symposium of the association for environmental archaeology*, 266. BAR International Series, Oxford, pp. 31–39.

Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neanderthals and the intentional removal of feathers as evidence from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *P.N.A.S.* 108, 3888–3893.

Pérez Ripoll, M., 1977. Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra. *Serie Trabajos Varios* 53. Servicio de Investigación Prehistórica de la Diputación de Valencia, Valencia, 147 p.

Pérez Ripoll, M., 1991. Estudio zooarqueológico. In: Soler, J.M. (Ed.), *La Cueva del Lagrimal*. Alicante, pp. 145–158.

Pérez Ripoll, M., 1993. Las marcas tafonómicas en huesos de lagomorfos. In: Fumanal, M.P., Bernabeu, J. (Eds.), *Estudios sobre Cuaternario*. Universitat de València, València, pp. 227–231.

Pérez Ripoll, M., 2001. Marcas antrópicas en los huesos de conejo. In: Villaverde, V. (Ed.), *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en tierras valencianas*. Universitat de València, Spain, pp. 119–124.

Pérez Ripoll, M., 2002. The importance of taphonomic studies of rabbit bones from archaeological sites. In: de Renzi, M. (Ed.), *Current topics on Taphonomy and Fossilization*. Ayuntamiento de Valencia, Valencia, pp. 499–508.

Pérez Ripoll, M., 2004. La consommation humaine des lapins pendant le Paléolithique dans la région de València (Espagne) et l'étude des niveaux gravétiens de la Cova de les Cendres

(Alicante). In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, Antibes, pp. 191–206.

Richards, M.P., Trinkaus, E., 2009. Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *P.N.A.S.* 106, 16034–16039.

Rodríguez-Hidalgo, A., Lloveras, L., Moreno-García, M., Saladié, P., Canals, A., Nadal, J., 2013. Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian Lynx (*Lynx pardinus*). *J. Archaeol. Sci.* 40, 3045–9031.

Rosell, J., (PhD dissertation) 2001. *Patrons d'aprofitament de les biomasses Animals durant el Pleistocè inferior i mig (Sierra de Atapuerca, Burgos) i superior (Abric Romaní, Barcelona)*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain, 329 p.

Rosell, J., Blasco, R., 2009. Home sharing: carnivores in anthropogenic assemblages of the Middle Pleistocene. *J. Taphonomy* 7 (4), 305–324.

Rosell, J., Blasco, R., Cebrià, A., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez, A., 2008. Mossegades i Levallois: les noves intervencions a la Cova de les Teixoneres (Moià, Bages). *Tribuna d'Arqueologia* 2008–2009, pp. 29–43.

Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez, A., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2010a. A stop along the way: the role of Neanderthal groups at Level III of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternaire* 21 (2), 139–154.

Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Cebrià, A., Morales, J.I., Rodríguez, A., Serrat, D., Carbonell, E., 2010b. Las ocupaciones en la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona): Relaciones espaciales y grado de competencia entre hienas, osos y Neandertales durante el Pleistoceno superior. *Zona Arqueológica (Alcalá de Henares)* 13, 392–402.

Rosell, J., Blasco, R., Fernández-Laso, M.C., Vaquero, M., Carbonell, E., 2012. Connecting areas: Faunal refits as a diagnostic element to identify synchronicity in the Abric Romaní archaeological assemblages. *Quat. Int.* 252, 56–67.

Rufà, A., (Master Thesis) 2013. *El consumo de pequeñas presas durante el Paleolítico medio. El caso de los lepóridos del nivel III de la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona, España)*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain, 142 p.

Salazar-García, D.C., Power, R.C., Sanchis, A., Villaverde, V., Walker, M.J., Henry, A.G., 2013. Neanderthal diets in central and southeastern Mediterranean Iberia. *Quatern. Int.* 318, 3–18.

Sánchez-Hernández, C., (Master Thesis) 2013. Estimación de la duración de las ocupaciones neandertales en la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona, España) a través del análisis del micro-desgaste dental en ungulados. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain, 64 p.

Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J., 2014. Short, but repeated Neanderthal visits to Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain): a combined analysis of tooth microwear patterns and seasonality. *J. Archaeol. Sci.* 49, 317–325.

Sanchis, A., (Degree Thesis) 1999. Análisis tafonómico de los restos de *Oryctolagus cuniculus* a partir de la alimentación de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su comparación con materiales antrópicos. Universitat de València, Spain, 260 p.

Sanchis, A., 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum* 32, 31–50.

Sanchis, A., 2001. La interacción del hombre y las rapaces nocturnas en cavidades prehistóricas: inferencias a partir de los restos de lagomorfos. In: de Villaverde, V. (Ed.), *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en tierras valencianas*. Universitat de València, Spain, pp. 125–128.

Sanchis, A., (PhD dissertation) 2010. Los lagomorfos del Paleolítico medio de la región central y sudoriental del Mediterráneo ibérico. Caracterización tafonómica y taxonómica. Universitat de València, Spain, 605 p.

Sanchis, A., Fernández Peris, J., 2008. Procesado y consumo antrópico de conejo en la Cova del Bolomor (Tavernes de La Valldigna, Valencia). *El Nivel XVIIc* (ca 350 Ka). *Complutum* 19 (1), 25–46.

Sanchis, A., Pascual, J.L.L., 2011. Análisis de las acumulaciones óseas de una guardida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): Implicaciones Arqueológicas. *Archaeofauna* 20, 47–71.

Sanchis, A., Morales, J.V., Pérez Ripoll, M., 2011. Creación de un referente experimental para el estudio de las alteraciones causadas por dientes humanos sobre huesos de conejo. In: Morgado, A., Baena, J., García, D. (Eds.), *La Investigación experimental aplicada a la Arqueología. Actas del Segundo Congreso Internacional de Arqueología Experimental*, Ronda (Málaga) November 2008. Imprenta Galindo S.L., Ronda, pp. 343–349.

- Schmidt, E., 1972. Tierknochenatlas. Atlas of animal bones for prehistorians, archaeologists and Quaternary geologists. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, 159 p.
- Schmitt, D.N., 1995. The taphonomy of golden eagle prey accumulations at Great Basin roots. *J. Ethnobiology* 15, 237–256.
- Schmitt, D.N., Juell, K.E., 1994. Toward the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. *J. Archaeol. Sci.* 21, 249–262.
- Shipman, P., 1981. Life history of a fossil. An introduction to Taphonomy and Paleoecology. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 224 p.
- Shipman, P., Rose, J., 1983. Early hominid hunting, butchering and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *J. Anthropol. Archaeol.* 2, 57–98.
- Stahl, P.W., 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *J. Archaeol. Meth. Theor.* 3 (1), 31–75.
- Steadman, D.W., Plourde, A., Burley, D.V., 2002. Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga. *South Pacific. J. Archaeol. Sci.* 29, 571–584.
- Stiner, M., 1994. Honor Among Thieves: A zooarchaeological study of Neandertal ecology. Princeton University press, Princeton, NJ, USA, 447 p.
- Stiner, M.C., 2001. Thirty years on the Broad Spectrum Revolution and Paleolithic demography. *P.N.A.S.* 19, 6993–6996.
- Stiner, M.C., 2005. The Faunas of Hayonim Cave (Israel): A 200,000-Year Record of Paleolithic Diet, Demography & Society. American School of Prehistoric Research. Peabody Museum Press, Harvard University, Cambridge, MA, USA, 330 p.
- Stiner, M.C., Kuhn, S.L., Weiner, S., Bar-Yosef, O., 1995. Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological Bone. *J. Archaeol. Sci.* 22, 223–237.
- Tissoux, H., Falguères, C., Bahain, J.-J., Rosell, J., Cebria, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2006. Datation par les séries de l'Uranium des occupations moustériennes de la grotte de Teixoneres (Moia, Province de Barcelone, Espagne). *Quaternaire* 17 (1), 27–33.
- Wynn, T., Coolidge, F.L., 2004. The expert Neanderthal mind. *J. Hum. Evol.* 46, 467–487.
- Yravedra, J., 2004. Implications taphonomiques des modifications osseuses faites par les vrais hiboux (*Bubo bubo*) sur les lagomorphes. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du Complément Alimentaire Aux Ressources Utilitaires*. Antibes, pp. 321–324.

Yravedra, J., 2006. Implicaciones tafonómicas del consumo de lagomorfos por búho real (*Bubo bubo*) en la interpretación de los yacimientos arqueológicos. *AnMurcia* 22, 33–47.

Yravedra, J., 2011. A taphonomic Perspective on the origins of the faunal remains from Amalda Cave (Spain). *J. Taphonomy* 8 (4), 301–334.

7.2 PAPER 4: Rufà et al. 2016b

Who eats whom? Taphonomic analysis of the avian record from the Middle Paleolithic site of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain)

Anna Rufà^{a,b,*}

Ruth Blasco^c

Florent Rivals^{a,b,d}

Jordi Rosell^{a,b}

^a IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^b Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

^c Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain

^d ICREA, Barcelona, Spain

*Corresponding author. IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain. E-mail address: arufa@iphes.cat (A. Rufà).

Quaternary International (2016), vol. 421, 103-115

Abstract

Small animal bones, such as those of birds, are commonly found at many archaeological sites framed in the early Late Pleistocene. Teixoneres Cave, on the Iberian Peninsula, is one of these, and includes evidence of Neanderthal activities involving large game and, sporadically, smaller prey such as rabbits. Here we present data from the avian assemblage recovered from this site, which is mainly comprised of specimens from the Corvidae and Phasianidae families. In order to determine which predators (hominins, mammalian carnivores and/or raptors) contributed to this avian accumulation, the general occupational dynamics within the site must first be understood. To this end, the bird remains obtained from the four main subunits excavated to date (IIa, IIb, IIIa, IIIb) have been analyzed from a taphonomic perspective. Our results show that the birds at the site mainly originated from non-hominin input episodes. While the activity of nocturnal raptors was found throughout the sequence, the activity of mammalian carnivores seems to be more intense in specific archaeological units. We compared the data yielded by our study with other data from the site, reinforcing the general position that hominins made use of the cave during short-term occupations, which alternated with predator use.

Keywords: Teixoneres Cave, Middle Paleolithic, avian specimens, nocturnal raptors, mammalian carnivores, Neanderthals

1. Introduction

The presence of small animals in archaeological contexts is commonplace, especially in caves and shelters, which are often inhabited by predators such as birds of prey and mammalian carnivores. In one way or another, these animals carry out their regular activities in these places, often in alternation with the activities of hominins. Small animals can also die by natural causes at the site, giving rise to the mixing of their bones with those resulting from predation processes. The superposition of different events can lead to a combination of elements that are difficult to distinguish when the bones are studied thousands of years later. In this regard, few studies have focused on the taphonomic processes undergone by bird carcasses in order to determine possible accumulation processes. Ericson (1987) attempted an approach which would differentiate natural and cultural accumulations on the basis of anatomical representation of bones. He claimed that anthropogenic accumulations would be expected to have a higher presence of hind leg bones, while in those produced by natural decomposition, the wings and legs would be equally preserved. Later, Livingston (1989) entered into the discussion, arguing that functional anatomy should be taken into account when estimating anatomical representation. Body parts developed for a specific use have increased bone density and, as a consequence, are better preserved in the archaeological record. This was also supported by Cruz (2005), who went even further and attempted to distinguish three different groups of birds based on their mode of locomotion, which would also have repercussions on their posterior preservation. Other authors have tried to make inferences about skeletal survivorship through birds scavenged by crows, as well as other mammal predators (Oliver and Graham, 1994). But the most relevant reference works on predator activities involving avian remains are probably those developed by Laroulandie (2000, 2002), Bochenski (1997, 2005), Bochenski and Tomek (1994, 1997) and Bochenski et al. (1997, 1998, 1999, 2009). They studied how to characterize accumulations produced by different predators, with particular interest in different birds of prey. Moreover, they considered not only anatomical representation as a way to evaluate the agent generating the bone accumulations, but also other points, such as fragmentation and modifications caused by those agents. Notwithstanding those positive strides forward in the discipline, few detailed studies have been conducted on mammalian carnivore accumulations, making identifying them as a possible generating agent of avian assemblages complicated (e.g., Laroulandie, 2000; Mallye et al., 2008; Monchot and Gendron, 2011; Rodríguez-Hidalgo et al., 2016). Serjeantson (2009) pointed out that, for mammalian carnivores, birds are less attractive than other mammals due to the scarcity of

cancellous tissues and the lower bone-marrow content. However, mammal carnivores can be involved in these accumulations, and the remains they leave should be studied.

The need to assess possible avian accumulators as well as other small prey in archaeological sites has become an important issue in evaluating the occupational patterns within these places, including how they interact with hominins (e.g. Binford, 1981; Blasco Sancho, 1995; Brugal and Fosse, 2004; Domínguez Rodrigo et al., 2007; Rosell and Blasco, 2009; Stiner, 1994; Yravedra, 2011). Bird remains in Pleistocene archaeological sites have typically been associated with non-human predation because it is generally accepted that their contribution to the human diet in early periods was relatively slight. Although it is true that predator activities are the main cause of death of these small fast prey in Pleistocene archaeological contexts, human processing of birds has been documented in Middle Paleolithic deposits, including those of Grotta di Fumane and Grotta del Rio Secco (Italy) (Fiore et al., 2004; Peresani et al., 2011; Romandini et al., 2014), Combe-Grenal, Les Fieux and Mandrin Cave (France) (Morin and Laroulandie, 2012; Romandini et al., 2014), Salzgitter-Lebenstedt (Germany) (Gaudzinski-Windheuser and Niven, 2009), Gorham's, Ibex and Vanguard Caves (Gibraltar) (Finlayson et al., 2012; Blasco et al., 2014), Krapina (Croatia) (Radović et al., 2015), and Bolomor Cave (Spain) (Blasco and Peris, 2009; Blasco and Fernández Peris, 2012a, Blasco and Fernández Peris, 2012b; Blasco et al., 2013), among others.

In spite of their sporadic occurrence, the acquisition of small fast prey by Neanderthals has been demonstrated by the leporids recovered from the Middle Paleolithic site of Teixoneres Cave (Rufà et al., 2014), the core site of our research here. Both hominin and carnivore activity has been documented on larger fauna and leporid remains (Rosell et al., 2008, 2010a, 2010b; Rufà et al., 2014), but no further study has been carried out on the avian specimens to date, even though they are quite numerous and present throughout the excavated sequence. Previous studies done on the leporid remains at Teixoneres record a high incidence of mammalian carnivore and nocturnal raptor activity (Rufà et al., 2014). For this reason, it may be interesting to determine whether these dynamics have continuity in the avian specimens or not. To achieve this objective, all avian remains recovered from the Teixoneres sequence have been considered. Possible differences among species or family groups may also suggest a differential acquisition of prey, which should be demonstrated or refuted through the examination of the bones.

2. Materials and methods

2.1. Teixoneres Cave

Teixoneres Cave is located near the village of Moià (Barcelona, Spain), in the north-eastern corner of the Iberian Peninsula. It is part of the karstic system of Coves del Toll, drained by the Torrent del Mal. It was discovered in the 1940s, from which time it was excavated by different research teams until the 1990s (Rosell et al., 2008). In 2003, a multidisciplinary research team from the Catalan Institute of Human Paleoeology and Social Evolution (IPHES) headed up new excavations, which are still under way.

The cave is composed of three main chambers (X, Y and Z) that together form a U-shape measuring 30 m in diameter. Two access points can be distinguished. The main access point, which the excavation has focused on over the last few years, is in chamber X. The second, smaller entrance is in chamber Z (Fig. 1). Chamber X is where the most human activity has been documented (Rosell et al., 2010a). However, to date, little information has been documented about the uppermost levels. The upper part of the archaeological sequence was mainly excavated during the 1940s and 1990s, removing a considerable section of level II. The materials recovered during this fieldwork remain unknown.

Ten archaeo-paleontological levels make up the stratigraphy of the site. In turn, they are divided into 15 subunits, including two speleothems (units I and IV). These speleothems have been dated using uranium-thorium techniques to a range of *ca.*14-16 ky (unit I) to *ca.* 100 ky (unit IV) (Tissoux et al., 2006). Paleoeological data also confirms the dating and delimits the uppermost part of the stratigraphy in a range between the MIS 4-MIS 2 (López-García et al., 2012).

Five formation phases can be distinguished in the stratigraphy (Rosell et al., 2010a) at the site. The first is formed by the speleothem of unit I. The second phase is comprised of lutites and limestone blocks forming units II and III (Fig. 1). In spite of the homogeneity of its formation, some differences can be appreciated between the two levels. Unit II consists of lutites with small dispersed limestone blocks. A distinction between two archaeo-stratigraphic levels (IIa and IIb) has been drawn due to the presence of large fallen limestone blocks at the base of IIa. In turn, at least two different subunits (IIIa and IIIb) can be appreciated in unit III. They can be distinguished by a) an increased presence of reddish clays in IIIb, b) fallen limestone blocks at the base of IIIa and c) the intensification of archaeological material in IIIb. The sediments forming both levels have clays and silts of allochthonous colluvial origin, which entered into the cave through two points: the main entrance and a chimney located in the northeastern section of the cave. Limestone blocks

that fell from the walls and the roof of the cave are present as autochthonous input. No evidence of water streams were detected inasmuch as no rounded-angle gravel accumulations were documented in the cave. The package is closed by the speleothem forming phase 3 (unit IV). Paleocological data from phase 2 indicate a semi-open forest, with colder and drier conditions in unit II and warmer and more humid conditions during the formation of unit III (López-García et al., 2012).

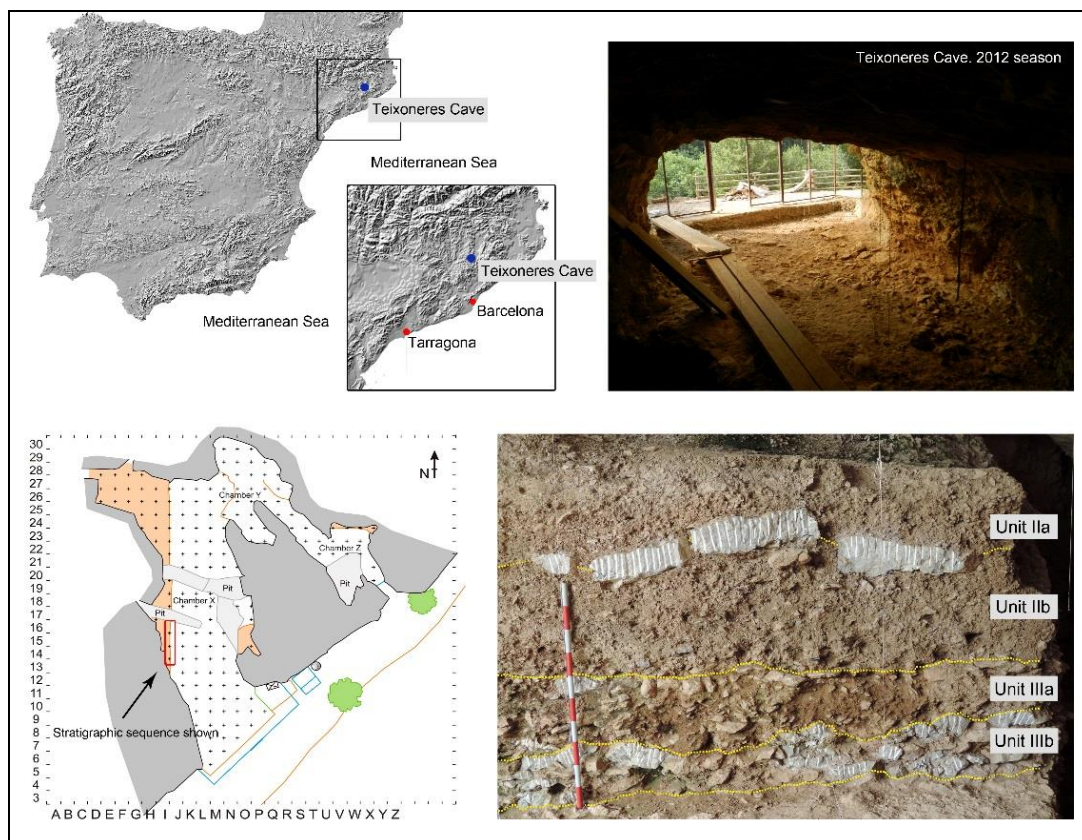


Fig. 1. Situation of Teixoneres Cave in the Iberian Peninsula, topography in relation to the grid System used during the fieldwork, and the upper stratigraphic profile showing the units included in the study.

The faunal assemblage in these levels is made up of a wide diversity of species. Both herbivores and carnivores are abundant, with the presence of bear (*Ursus spelaeus*), hyena (*Crocuta crocuta*), wolf (*Canis lupus*), fox (*Vulpes vulpes*), lynx (*Lynx* sp.), badger (*Meles meles*), rhinoceros (*Stephanorhinus hemitoechus*), horse (*Equus ferus*), wild ass (*Equus hydruntinus*), deer (*Cervus elaphus*), roe deer (*Capreolus capreolus*), bovids (*Bos/Bison*) and caprids (Caprini), as well as wild boar (*Sus scrofa*) and small animals such as tortoise (*Testudo hermanni*) and rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). Human activity has been confirmed by the presence of cut marks, burning damage and fresh fractures, mainly on ungulates (Rosell et al., 2010a, 2010b). Small prey consumption has also been documented on leporid remains, although their consumption by hominins does not seem to be recurrent in the site (Rufà et al., 2014).

The lithic tools, mainly made of chert and quartz, were produced from different raw materials from local and semi-local outcrops. In unit III (number of lithic remains: 2123), the knapping activity is fragmented, consisting of flakes and final products, with some retouched tools, all of which are typically Mousterian. Cores normally exhibit the final reduction stage, with the presence of Levallois elements. Pseudo-Levallois points also stand out in the assemblage. Unit II (number of lithic remains: 45) has been affected by the loss of materials from former excavations. Most of the elements recovered during the current excavation are small fragments and knapping chips. Only one core has been recovered.

In addition to faunal and lithic remains, the presence of hearths is confirmed in both units. Although unit II was poorly preserved when the present excavation project began, some rubefaction was identified, which may correspond to sediment alterations produced by thermal exposure (Rosell et al., 2010a). Better preserved hearths were discovered at the entrance of the cavity in unit III.

Despite hominin activity at the site, carnivores play an important role throughout the sequence. Hyenas, cave bears, small carnivores and nocturnal raptors inhabited the cave at different times. This occupational dynamic was occasionally interrupted by Neanderthal occupations, which seem to have been short and sporadic (Rosell et al., 2010a, 2010b; Rufà et al., 2014; Sánchez-Hernández et al., 2014).

2.2. Methodology

All the bird bones analyzed in the present work were recovered during the excavation fieldwork undertaken from 2003 to 2013, coming from units II and III of chamber X. To get more accurate data, subunit divisions have been taken into account (IIa, IIb, IIIa, IIIb). Although this differentiation was not considered for the leporid remains (Rufà et al., 2014), the avian specimens seem to be clearly defined in terms of the subunit boundaries.

All of the specimens were recovered during the excavation process using a 3D recording method. The sediment removed from the field was water-screened on a superimposed mesh from 5 to 0.5 mm in order to recover the smaller remains. This is especially important for bones of small animals such as birds, which could go unnoticed during the excavation because of their small size.

The analysis of the avian bones was conducted based on taphonomy (Binford, 1981; Brain, 1981; Lyman, 1994; Reitz and Wing, 1999; Serjeantson, 2009). Each bone was identified in terms of anatomical element. In addition, morphometric differentiation was used for taxonomic classification (Erbersdobler, 1968; Kraft 1972; Tomek and Bochenski, 2000;

Bochenski and Tomek, 2009). When a specific assignment was not possible, the bones were grouped by genus (e.g. *Pyrrhocorax* sp.), family (e.g. Corvidae) or order (e.g. Passeriformes). Undetermined bones were classified by their morphology (long, flat, irregular) and size categories: large (e.g. eagle owl), medium (e.g. partridge), small (e.g. most Passeriformes). Immature individuals were distinguished from adults using the degree of ossification of the cortical tissues (Hargrave, 1970; Lefèvre and Pasquet, 1994). Moreover, all of the remains were used for the quantification of the assemblage. The number of identified specimens (NISP) and the minimum number of elements (MNE) were computed to estimate a minimum number of individuals (MNI). The age profile and the repeated anatomical portions as well as laterality of elements were used to evaluate the MNE and MNI (Schmidt, 1972). From them, the percentage of minimal anatomical units (MAU) was calculated to assess how many bones were recovered compared to the number that should have been found (Brain, 1981; Lyman, 1994).

Although sex differences can be appreciated in some elements through the presence of spurs in male tarsometatarsi of Galliformes or by the presence of the medullary bone in some females, in most cases was not possible to determine the sex of the birds. For this reason, this variable was not included in the general count. Nonetheless, the presence of the medullary bone in some elements can provide information not only about sex, but also about occupation seasonality (Serjeantson, 2009). The sex of the avian specimens was therefore recorded whenever possible.

Apart from MNE and MAU, wing to leg bone ratio was used to assess possible useful data about anatomical representation (Ericson, 1987; Livingston, 1989). Core to limb bone ratio was also computed (Bramwell et al., 1987; Bochenski, 2005). Wing to leg ratio is the percentage resulting from dividing the total number of wing remains (humeri, ulnae and carpometacarpi) by the sum of the wing and leg remains (femora, tibiotarsi and tarsometatarsi). On the other hand, core to limb ratio was computed as a percentage resulting from dividing the total core elements (sternums, coracoids, scapulae and pelvises) by the sum of the core and limb bones (humeri, femora, radii, ulnae, tibiotarsi, carpometacarpi, tarsometatarsi).

Bone completeness was also considered in the analysis. Complete bones were evaluated considering three main degrees of completeness: high (>60% bones complete); moderate (30-60% complete); and low (<30% complete), a system previously used by Bochenski (2005). Fresh and dry fractures were distinguished (Steadman et al., 2002; Laroulandie and Lefèvre, 2014) to differentiate between possible hominin/carnivore contributions and postdepositional fragmentation. Green or fresh fractures are characterized by the

presence of oblique angles and smooth edges, while the others are usually more transversal with straight rough edges.

A Euromex stereomicroscope with 45x magnification was used for the taphonomic analysis of the bones. Carnivore modifications generated from chewing were recorded, and included pits, punctures, scores, notches, crenulated edges, pitting and/or gnawing (Binford, 1981). Their quantification, situation, and orientation were entered in a database. Measurements were taken of the pits, punctures, notches and scores. Despite these measurements were not specifically used in the present research, they may be useful for future works. Beak-marks do not seem to be present in the assemblage, as these tend to have triangular or irregular morphologies (Laroulandie, 2002; Bochenski et al., 2009). Nonetheless, their presence has not been completely ruled out, as they can sometimes be confused with pits caused by mammalian carnivores.

Chemical alterations produced by gastric acids were also identified. A scale of five degrees of corrosion was used to evaluate the damage on the bones (Andrews, 1990), in which 0 refers to a complete lack of alteration of the bones and 4 refers to bones with extreme corrosion that have undergone a severe degree of destruction.

The wide variety of predators liable to accumulate bird remains in the surroundings of Teixoneres Cave requires a comparison of the results from the Teixoneres subunits with those obtained in other accumulations produced by different agents. Several studies have focused on finding the characteristic patterns of modification caused by bird predators. They include accumulations generated by eagles and falcons (Mlíkovský, 1996; Bochenski et al., 1997, 1998, 1999, 2009; Laroulandie, 2000, 2002; Bochenski and Tornberg, 2003) or other mammalian carnivores such as foxes (Laroulandie, 2000) and genets (Laroulandie, 2000), among others. Human activity on birds can also be determined through comparisons with experimental and archaeological studies carried out on anthropogenic accumulations (Laroulandie, 2000, 2001, 2004, 2005; Laroulandie et al., 2008; Blasco and Fernández Peris, 2009; Blasco et al., 2014). Weathering has been observed and recorded as a postdepositional modification due to its implication for the preservation of bones. The degrees established by Behrensmeyer (1978), Behrensmeyer et al. (2003) and Cruz (2008) were used to evaluate damage on bones, from 0 (no damage) to 5. Trampling has also been recorded and described here as striations appearing isolated or form groups in a straight pattern of variable length, width, and delineation, following the criteria observed and discussed by several researchers (Andrews and Cook, 1985; Blasco et al., 2008; Domínguez-Rodrigo et al., 2009).

3. Results

A total of 492 avian specimens were analyzed for this study. The remains were distributed in four archaeo-stratigraphic units; subunit IIIa had the fewest specimens and unit IIIb the most (IIa=102; IIb=146; IIIa=93; IIIb=151). As a general trend, the Corvidae family was the most common in all the units in terms of total NISP (IIa=65.7%; IIb=47.9%; IIIa=47.3%; IIIb=46.4%) and MNE (IIa=60; IIb=65; IIIa=42; IIIb=65), and is represented by different species (Table 1). The Phasianidae family is the second largest group. The Strigidae and Columbidae occur sporadically in some of the units, represented by not more than three remains. Apart from that, a high appearance of remains with no taxonomical attribution classified in the medium-sized group must also be considered. It may be possible that the bones included in this category correspond to the identified avian specimens from other groups. However, the fragmentation of the elements included in this size group makes its taxonomic identification impossible.

	IIa			IIb			IIIa			IIIb		
	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI
<i>Alecto is rufa</i>	4	4	1	2	2	1	3	3	2	3	3	2
<i>Perdix perdix</i>	2	2	1	10	9	2	13	13	5	2	2	1
Phasianidae undet.	3	3	1	16	15	2	3	3	1	9	8	2
<i>Columba livia/oenas</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Pica pica</i>	3	3	1	-	-	-	-	-	-	5	5	2
<i>Pyrrhonorax graculus</i>	5	5	2	6	6	2	4	4	1	4	4	2
<i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i>	7	6	2	21	20	2+1(i)	7	6	2	13	13	5
<i>Pyrrhonorax</i> sp.	6	5	2	5	5	1+1(i)	6	6	2	5	5	2
<i>Corvus monedula</i>	4	4	2+1(i)	1	1	1	-	-	-	4	4	2
<i>Corvus corone</i>	-	-	-	4	4	1	2	2	1	1	1	1
Corvidae undet.	42	37	10	33	29	4+2(i)	25	24	6	38	33	7
<i>Bubo bubo</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Strigidae undet.	2	2	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-
Medium Passeriformes	-	-	-	2	2	1	1	1	1	6	6	3
Small Passeriformes	-	-	-	2	2	1	1	1	1	14	13	4
Aves, indent. (large size)	-	-	-	1	1	-	1	1	-	-	-	-
Aves, indent. (medium size)	23	23	-	42	41	-	26	26	-	43	42	-
Aves, indent. (small size)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	-
TOTAL	102	95	25	146	138	23	93	91	23	151	143	34

Table 1. NISP, MNE and MNI of the avian specimens present at Teixoneres Cave, by archaeological subunits. Note that the avian specimens are mainly adult individuals. Immature individuals are marked with "(i)".

Regarding the total MNI, a general number of 25 has been calculated for subunit IIa; 23 for IIb; 23 for IIIa; and 34 for IIIb (Table 1). Most of the individuals were determined by the humeri and ulnae. Again, the Corvidae species stands out in all of the units, representing

over 52% of the individuals in each unit (IIa=80%; IIb=65.2%; IIIa=52.2%; IIIb=61.8%). The MNI of the Phasianidae is also noteworthy (IIa=12%; IIb=21.7%; IIIa=34.8%; IIIb=14.7%). Only one member of the Columbidae family (*Columba livia/oenas*) was present at the site (subunit IIIb). Among the Corvidae, the largest group, undetermined corvids were recovered from every subunit, but *Pyrrhocorax pyrrhocorax* was the most common determined species, especially in IIb and IIIb (Table 1). On the other hand, *Perdix perdix* and *Alectoris rufa* were abundant within the Phasianidae family. At least one individual was recovered from every subunit. *P. perdix* stands out in IIIa with five individuals. Passeriformes, especially the smallest ones, were found in higher numbers in IIIb.

Adult individuals predominate in every unit. In the case of units IIIa and IIIb they represent 100% of the assemblage. Only one immature individual was found in subunit IIa (3.4% of the subunit), a *Corvus monedula*, representing 5% of the total Corvidae individuals from the subunit. In subunit IIb, four immature individuals were recovered (17.4% of the assemblage), all of them in the Corvidae family, and representing 26.7% of the total number of corvids.

Although sex identification was not used in the general count, the presence of the medullary bone in the long bones was seen in at least in four specimens. All of the remains with this characteristic correspond to a member of the Corvidae family. In subunit IIa, one tibiotarsus of *P. pica* and one ulna of an undetermined member of the Corvidae family were recovered. The tibiotarsus presents medullary bone surrounding the bone wall, while medullary bone fills the entire interior of the ulna. In subunit IIIb, two additional bones with medullary bone were recovered. They correspond to one ulna of *Pyrrhocorax* sp. and one ulna of an undetermined Corvidae. In both cases, the medullary bone only surrounds the bone wall, without completely filling the interior of the bone.

%MAU was considered to assess the actual anatomical representation in the assemblage. On the whole, the long bones predominate in all taxa, especially in the group of medium-sized elements that could not be taxonomically attributed. Stylopodials, zeugopodials and metapodials were well represented, despite some considerable biases. This is due to the low representation of some species, commonly characterized by a single remain (Table 2). In terms of skeletal elements, the humeri, ulnae and carpometacarpi were present in the majority of taxa, marked by an abundance of Corvidae family elements. This is the case of *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, where humeri were found for 83.3% of these birds in subunit IIb; 100% of the ulnae were present in IIIb and 50% of the carpometacarpi in IIIa.

Capítulo 7. Cova de les Teixoneres

	Beak	Vertebra	Rib	Sternum	Coracoid	Scapula	Pelvis	Humerus	Femur	Radius	Ulna	Tib	Cmc	Tmt	Wing phx.	Leg phx.	Term. phx	Long undet.
<i>Alectois rufa</i>	IIa										1(50)		1(50)	2(100)				
	IIb													2(100)				
	IIIa													3(75)				
	IIIb										1(25)			2(50)				
<i>Perdix perdix</i>	IIa							1(50)										
	IIb							3(75)	1(25)		1(25)		2(50)	2(50)				
	IIIa							3(30)	1(10)		1(10)	2(20)	1(10)	5(100)				
	IIIb							1(50)						1(50)				
Phasianidae indet.	IIa											1(50)		2(100)				
	IIb				3(75)			3(75)		1(25)	3(75)	1(25)	1(25)	3(75)				
	IIIa								1(50)					2(100)				
	IIIb							1(25)	1(25)		2(50)			4(100)				
<i>Columba livia/oenas</i>	IIIb								1(50)									
<i>Pica pica</i>	IIa										1(50)	1(50)		1(50)				
	IIIb							1(25)			1(25)	1(25)	2(50)					
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	IIa							1(25)			1(25)		2(50)	1(25)				
	IIb										1(25)		3(75)	2(50)				
	IIIa				1(50)			2(100)			1(50)							
	IIIb							2(50)						1(25)	1(25)			
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	IIa				1(25)			1(25)			3(75)		1(25)					
	IIb				2(33.3)	1(16.7)		5(83.6)	4(66.7)	1(16.7)	2(33.3)		2(33.3)	2(33.3)	2(33.3)	1(16.7)		
	IIIa								1(25)		2(50)	1(25)	2(50)					
	IIIb							5(50)	1(16.7)		6(100)		1(16.7)					
<i>Pyrrhocorax sp.</i>	IIa							2(50)			2(50)		1(25)					
	IIb							2(50)			1(25)		1(25)			1(8.3)		
	IIIa							2(50)			2(50)		2(50)					
	IIIb							2(50)	1(25)		2(50)							
<i>Corvus monedula</i>	IIa												4(66.7)					
	IIb					1(50)												
	IIIb				1(25)			1(25)					2(50)					
<i>Corvus corone</i>	IIb							1(50)	1(50)				2(100)					
	IIIa							2(100)										
	IIIb												1(50)					
Corvidae indet.	IIa							5(25)	4(20)	2(10)	4(20)	7(35)	13(65)	2(10)				
	IIb				3(25)	1(8.3)		6(50)	2(16.7)		6(50)	2(16.7)	6(50)	3(25)				
	IIIa			1(16.7)	2(16.7)			5(41.7)	3(25)		10(83.3)		1(8.3)	1(8.3)	1(2.8)			
	IIIb				3(21.4)			8(57.1)	4(28.6)		9(64.3)	5(35.7)	2(14.3)	2(14.3)				
<i>Bubo bubo</i>	IIa								1(70)									
Strigidae indet.	IIa													1(50)		1(5)		
	IIb													1(50)				
	IIIa													1(50)				

	Beak	Vertebra	Rib	Sternum	Coracoid	Scapula	Pelvis	Humerus	Femur	Radius	Ulna	Tib	Cmc	Tmt	Wing phx.	Leg phx.	Term. phx	Long undet.
Medium Passeriformes	IIb							1(50)					1(50)					
	IIIa							1(50)										
	IIIb							2(33.3)			1(16.7)		1(16.7)	2(33.3)				
Small Passeriformes	IIb				1(50)						1(50)						1(12.5)	
	IIIa										1(50)							
Aves, indent. (large size)	IIb																1(12.5)	
	IIIa																	1(-)
	IIIb	1(25)						5(62.5)			4(50)		2(25)	1(12.5)				
Aves, indent. (medium size)	IIa		1(-)	1(25)	1(12.5)	1(25)		1(12.5)	1(10)	1(10)	4(50)	3(37.5)		1(12.5)		2(2.5)		7(-)
	IIb	3(-)		1(20)		3(30)	3(60)	1(10)	1(10)	1(10)	7(70)	3(30)		1(10)		9(9)		8(-)
	IIIa			1(25)		1(12.5)	2(50)	3(37.5)			4(50)	3(37.5)	3(37.5)	1(12.5)		3(3.8)	1(3.1)	4(-)
	IIIb	2(-)	1(-)		2(20)		2(40)	1(10)		2(20)	7(70)	7(70)		3(30)		5(5)	1(2.5)	9(-)
Aves, unident. (small size)	IIIb	1(100)								1(50)	1(50)							

Table 2. MNE and (%MAU) of the elements present at Teixoneres distributed by taxa and archaeological subunits (IIa, IIb, IIIa, IIIb). Tib(iotarsus), Cmc (carpometacarpus), Tmt (tarsometatarsus), phx (phalanx), Term(inal) phx(phalanx), Long indent(ermine).

Among the larger families, substantial differences can be appreciated between the Corvidae and Phasianidae. Although long bones predominate in both assemblages, leg bones are more common than wing bones among the Phasianidae. This is especially clear in the substantial presence of tarsometatarsi in all of the phasianids (more than 50% in all taxa and subunits). Meanwhile, among the Corvidae taxa, the carpometacarpi are more common (Table 2). These differences are illustrated by the wing to leg ratio. The wing to leg ratio exhibits a predominance of wings over legs in all of the assemblages: 63.1% in IIa; 65.7% in IIb; 66.7% in IIIa; and 66.7% in IIIb (Table 3). However, considering taxa grouped by families, the proportion of wings among the phasianids is extremely low in some of the units (11.1% in IIa; 60.9% in IIb; 26.3% in IIIa; and 42.9% in IIIb), such as IIa and IIIa, in which legs are relevant. Nonetheless, it should be taken into account that phasianid bones are not so important in number of remains and these data should be taken carefully. On the other hand, the proportion of wings increases if only the Corvidae family is considered (71.9% in IIa; 67.8% in IIb; 84.6% in IIIa; and 74.2% in IIIb). What is true for all the units and species is that the ratio of core to limb bones shows a predominance of limb bones over core elements (5.5% in IIa; 17.1% in IIb; 9.6% in IIIa; and 6.1% in IIIb).

Fragmentation is high, and is found in over 70% of the remains (Table 3). The percentage of complete bones is low: 12.7% (IIa), 21.9% (IIb), 29% (IIIa), and 23.8% (IIIb). Among the complete bones, small elements such as the acropodials stand out, and are between 66.7% and 100% complete in all of the units. Breakage particularly affects the long bones. Both proximal and distal parts were found. Isolated shaft fragments are not as usual, but diaphyses with proximal or distal ends are common. In addition to fragmentation, fracture planes were analyzed in 47 cases in unit IIa, 67 in IIb, 31 in IIIa, and 45 in IIIb. Our results show that 87.2% (IIa), 92.5% (IIb), 96.8% (IIIa) and 95.6% (IIIb) of the total analyzed fractures were produced when the bone was still fresh. Nonetheless, the fragile structure of bird bones makes them more susceptible to breakage, which would suggest that some of the bones were subjected to modern breakage.

Non-human predatory activities have been documented in all of the units (Table 3): $n=40$ (39.2%) in IIa; $n=46$ (31.5%) in IIb; $n=51$ (54.8%) in IIIa; and $n=46$ (30.5%) in IIIb. Digestive modifications are much more abundant than mechanical alterations in the lower units (IIIa, IIIb). The incidence of carnivore modifications is concentrated on the long bones (stylopodials, zeugopodials and metapodials). Other anatomical parts, such as the axial skeleton, girdles and acropodials also present signs of carnivore activity, but these occur less frequently (Fig. 2). The modifications do not seem to suggest any one

preferential taxon for consumption. The representation profile documented at the site is the same as the profile of elements consumed by carnivores (mammalian carnivores and/or raptors).

Mechanical modifications represent 24.5% of the total specimens in IIa ($n= 25$); 14.4% in IIb ($n= 21$); 23.7% in IIIa ($n= 22$); and 8% in IIIb ($n= 12$). Although the girdles (scapulae, coracoids) and sternums presented occasional alterations, the long bones were most frequently affected by tooth marks. The humeri and ulnae were the most affected in all of the assemblages. As an example, the humeri account for more than 20% of the total elements with mechanical modifications and, in the case of unit IIa, 56% of the total humeri in the deposit were altered. Meanwhile, the ulnae are important considering the number of modified remains (ranging from 17% to 28%), but the percentage of altered bones is lower compared to the total number of ulnae in the subunit, and never surpasses 29% of the total.

A considerable incidence of carnivore chewing was found on the metaphyses and diaphyses. The epiphyses were also affected, but to a lesser extent if the disposition of modifications is considered. Mechanical modifications affect less than 27% of the epiphyses in all units. In terms of modification types, pits/punctures and scores are the most abundant (Fig. 2). They can be found isolated or with other tooth marks (bilaterally or on the same face of the bone). Notches, crenulated edges, pitting and/or gnawing were also documented, although usually they tend to appear in combination with other modifications.

Subunit			IIa	IIb	IIIa	IIIb
Total NISP			102	146	93	151
Anatomical representation	Wing/leg		wing>leg wing<leg (Phasianidae)	wing>leg	wing>leg wing<leg (Phasianidae)	wing>leg
	Core/limb		core<limb	core<limb	core<limb	core<limb
Completeness (%)			12.7	21.9	29	23.8
Non-human predator modifications	<i>Mechanical modifications</i>	General (%)	24.5	14.4	23.7	8
		Pits/punctures (%)	9.8	2.7	6.8	6.7
		Scores (%)	7.8	9.6	4.1	1.3
	<i>Digestive damage</i>	General (%)	19.6	19.2	35.5	24.6
		G1 (%)	100	100	100	24
	G2 (%)	-	-	-	6	

Table 3. General trends of Teixoneres cave assemblages, considering some of the main described characteristics. > more than; < less than. "General (%)" means the general percentage of modifications produced by non-human predators. G1 (grade 1 or light), G2 (grade 2 or moderate).

Digestive corrosion was found in all of the subunits of Teixoneres Cave: 19.6% (IIa), 19.2% (IIb), 35.5% (IIIa) and 24.5% (IIIb). In general, all of the bones may have been subjected to digestive processes as no substantial differences stand out with regard to the anatomical profile represented in the site. The ulnae, for example, are more abundant among the digested remains in all of the units, but this is due to their relative abundance in the entire assemblage, and not as a consequence of increased incidence on this specific element. The smallest bones are more greatly affected by corrosion, as in the case of carpometacarpus (Fig. 2).

Notwithstanding the percentages of digestive damage, the degree of corrosion is light (grade 1) in all four units, consisting of some porous tissues on the epiphyses and rounded edges. Higher degrees of corrosion (grade 2 or moderate) were only found on one remain (Table 3), a coracoid from subunit IIIb.

The effects of weathering was also documented in the assemblage (13.7% of the IIa remains; 7.5% of IIb; 14% of IIIa, and 4.6% of IIIb), as well as other modifications such as manganese. Weathering mainly affected the bones to grade 1 in subunits IIa and IIb, in the form of fissures. These fissures were more pronounced in the lower units (IIIa, IIIb), where nearly 50% of the total remains with this modification were affected to grade 2. Trampling was observed on 9 remains from subunit IIa (8.8%), 7 from subunit IIb (4.8%), 3 from subunit IIIa (3.2%), and 1 from IIIb (0.7%). It is presented in form of superficial and chaotic striations dispersed along the bone. Despite some of the bones are fragmented, other specimens bearing trampling are complete (2 at IIa, 3 at IIb, and 1 at IIIa). Human modifications have not been observed on any avian specimen in the site.

4. Discussion

In order to make accurate inferences about the Teixoneres bird assemblage, it is important to take into account the implications of the previous excavations, which may affect the interpretation of the assemblage. Bird bones were recovered from the different archaeological units in similar proportions. But, it is important to remember that part of unit II (including IIa and IIb) was not recently excavated. The bird remains included in this work come only from the most recent excavations because no remains from the previous projects could be retrieved. This necessarily requires us to consider real biases due to the former excavations. Considering that only a few squares of the current excavation have preserved parts of unit II, and that in all of these portions of sediment the number of recovered remains is slightly higher than in unit III as a whole, the unit II bird assemblage of Teixoneres should be richer in avian specimens than the lower units of the sequence.

This has its own implications when interpreting the bone assemblage from unit II. If more data were available, more reliable interpretations could be made about the possible accumulation in subunits IIa and IIb. In spite of this possible bias concerning unit II, some general inferences can be made about the bird assemblages. First, natural death does not seem to have occurred at Teixoneres Cave. These kinds of natural accumulations usually present a balance in the representation of the different skeletal elements. The skeleton should be found complete and in anatomical connection in most cases. Of course, complete articulation of the elements is difficult to find due to postdepositional processes that alter the remains, but we would expect to find closely related elements. This was not the case in any of the subunits at Teixoneres. Nevertheless, the slow sedimentation rate at the site means that it is possible that birds died natural deaths at the site, but then underwent post-mortem exploitation by other predators through scavenging (Oliver and Graham, 1994). These processes are difficult to distinguish, and the traces left by predators make their interpretation difficult. On the other hand, it is important to consider that the most common bird species identified at Teixoneres are not usually cave dwellers. In the case of the corvids, they may occupy rocky cliffs, but nesting in caves is unusual. The same is true for partridges, which usually nest in open areas (Peterson et al., 1993). If these birds did not enter the cave by themselves, other phenomena must have brought them in. Data recorded at Teixoneres suggest that carnivores and birds of prey fed on other small prey such as leporids at the site (Rufà et al., 2014). Therefore, we cannot rule out the possibility that these predators also intervened in the case of the avian specimens. Livingston (1989) suggests that birds are not common prey for some mammalian carnivores, but the analyses carried out at Teixoneres seem to point to mammalian carnivore activity at the site. Further research is clearly needed in this respect.

Different types of evidence have been considered to assess the possible consumption of birds by predators in each subunit. Although the literature on traces left on bird accumulations by predators, including birds of prey, is relatively extensive (e.g. Bochenski, 1997; Bochenski and Tomek, 1997; Bochenski et al., 1993, 1997, 1998, 2009; Laroulandie, 2000, 2002; Bochenski and Tornberg, 2003), few studies address the traces left behind by mammalian carnivores. Laroulandie (2000) contributed some basic data about cat, fox and genet generated accumulations in her thesis. Also, Mallye et al. (2008) attempted to infer accumulations generated by fox and badger that inhabit a same den area. Both leporid and avian specimens were included (among other) in the prey list. These scholars were not able to differentiate which predator modifies which bones, so the information provided is of limited usefulness to distinguish specific predator (Table 4). Recently, a research carried out by Monchot and Gendron (2011) has provided useful

information about fox bone accumulations that can be used as comparison. They studied an active den from the Hudson Strait. As they observed, wing elements predominate over legs at the surroundings of the den. Despite the moderate degree of fragmentation, mechanical modifications present values that reach 44% of the altered remains. Rodríguez-Hidalgo et al. (2016) also try to characterize non-ingested lynx accumulations, working on the Iberian Lynx under captive breeding programs; circumstance that should be considered when assessing the results.

These authors conclude that leftovers of lynxes provide abundance of leg elements, if compared to wings. Fragmentation is relatively low, but especially important on long bones. Nonetheless, the percentage of mechanical modifications produced by these mammals is low (4%).

Additionally, Oliver and Graham (1994) conducted a study on avian specimens which attempted to distinguish scavenging produced by mammalian carnivores (mainly foxes) and birds (mainly corvids) on bird carcasses. They found that mammals cause more extensive damage on bones than corvids, paying more attention to the hindlimbs, which they break, and ravaging the carcasses. Meanwhile, corvids focus on the head, neck and breasts, followed by the wings. This distinct behavior could help evaluate the damage on bones produced by different predators. Although corvids are not usually bird hunters and are therefore not considered possible predators at Teixoneres Cave, their behavior should be considered, especially to evaluate damage documented on bones. However, no clear beak-marks related to avian specimens have been observed in the Teixoneres units.

Predator	Accumulation	Completeness (%)	Wing/leg	Mechanical modifications (%)	Digestive damage	References
Eagle owl	Ingested	Moderate	wing≥leg	19.6	Light-moderate	Bochenski et al., 1993; Bochenski and Nekrasov, 2001; Bochenski and Tomek, 1997; Laroulandie, 2000, 2002
Tawny owl	Ingested	Moderate	wing>leg	-	Light-moderate	Bochenski et al., 1993; Bochenski and Tomek, 1997
Long-eared owl	Ingested	Moderate	wing=leg	-	Light	Bochenski and Tomek, 1994, 1997
Gryfalcon	Ingested	Low	wing=leg	-	Heavy	Bochenski et al., 1998
	Non-ingested	High	wing>leg	0.2	-	Bochenski and Tornberg, 2003
Imperial eagle	Ingested	Low	wing<leg	-	Heavy	Bochenski et al., 1997
	Non-ingested	High	wing>leg	-	-	Bochenski et al., 1997
Peregrine falcon	Non-ingested	High	wing>leg	3.8	-	Laroulandie, 2000, 2002
Golden eagle	Non-ingested	High	wing>leg	-	-	Bochenski et al., 1999
White-tailed eagle	Non-ingested	High	wing>leg	9.1	-	Mlikovsky, 1996; Bochenski et al., 2009
Cat	Non-ingested	High	-	x	-	Laroulandie, 2000
Fox	Non-ingested	Moderate	wing>leg	44	-	Monchot and Gendron, 2011
Red fox/badger	Non-ingested		wing<leg	c.25	x	Mallye et al., 2008
Lynx	Non-ingested	High	wing<leg	4	-	Rodríguez-Hidalgo et al., 2016
Genet	Ingested	Low	-	x	Heavy	Laroulandie, 2000

Table 4. Comparison of avian accumulations produced by different predators, adapted from Bochenski (2005) and complemented from Laroulandie (2000), Mallye et al. (2008), Bochenski et al. (2009), Monchot and Gendron (2011), and Rodríguez-Hidalgo et al. (2016). In the case of red fox/badger (Mallye et al., 2008), only larger birds were considered as far as they are similar to those represented at Teixoneres Cave. > more than; ≥ more than or equal; < less than. "x" means presence. High: more than 60% complete. Moderate: from 60 to 30% complete. Low: less than 30% complete.

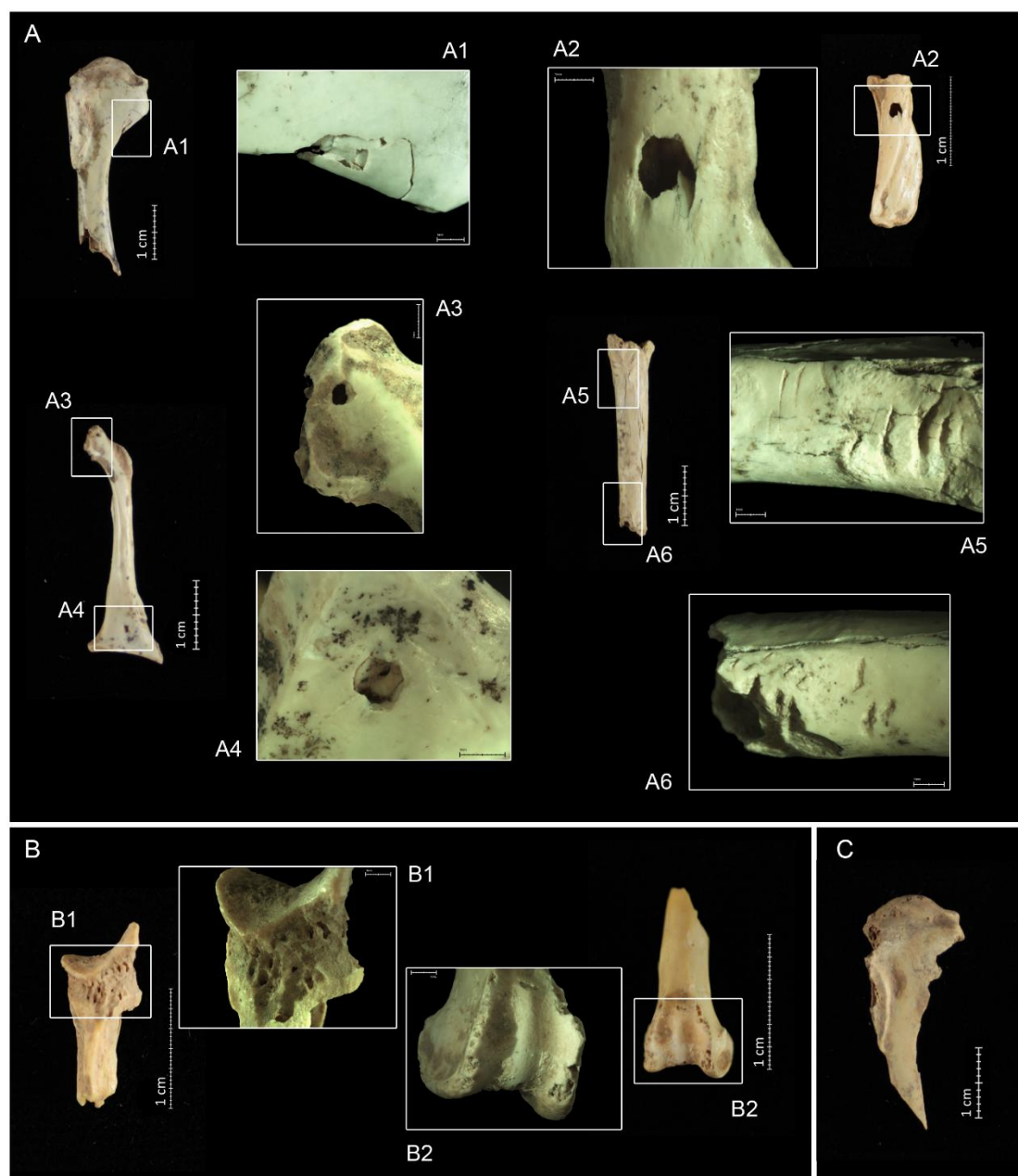


Fig. 2. Modifications produced by carnivores on avian remains from Teixoneres Cave. Pits (A1, A4), punctures (A2, A3), scores (A5, A6), notches (C) and digestive damage (B1, B2) can be observed on bones. A1: right humerus of *P. pyrrhonorax* from subunit IIa. A2: first wing phalanx of *Pyrrhonorax* sp. from subunit IIb. A3, A4: Left coracoid of *P. pyrrhonorax* from subunit IIa. A5, A6: right ulna of a medium-sized specimen from subunit IIIa. B1: left coracoid of a medium-sized specimen from subunit IIIb. B2: left tibiotarsus of *Corvidae* sp. from subunit IIa. C: right humerus of *Corvidae* sp. from subunit IIb.

In general terms, the anatomical representation at Teixoneres presents a predominance of limb bones (humeri, ulnae and carpometacarpi, as well as tarsometatarsi in some cases). This representation is similar to that found in the ingested remains of nocturnal birds of prey (Bochenski et al., 1993; Bochenski and Tomek, 1997; Laroulandie, 2000, 2002), as well as the non-ingested remains of peregrine falcon (Laroulandie 2000, 2002). As Mallye

et al. (2008) and Rodríguez-Hidalgo et al. (2016) pointed out, mammalian carnivores tend to present larger percentages of leg bones in their accumulations than the wing bones (Table 4). More extensive and specific references can be found on leporid accumulations produced by mammal carnivores, which suggest that the pattern they present consists of a higher proportion of hindlimbs to forelimbs (e.g. Hockett and Haws, 2002; Cochard, 2004; Lloveras et al., 2012; Sanchis, 2012). Nevertheless, the skeletal structure in birds is not the same as that of leporids, and their bones may have different responses to similar situations. In addition, a wide behavioral flexibility could exist within the same species, as shown on the elements representation described by Monchot and Gendron (2011) for foxes. They observed that wings were higher in number than legs in the assemblage they study, such as in the case of Teixoneres.

The wing to leg ratio also has values close to those documented for the eagle owl or the non-ingested remains of diurnal birds of prey, but some exceptions can be discerned if family groups are considered. Although the corvids mark the general trend of anatomical representation in all of the units due to their overall abundance, the phasianids can be differentiated from other species in subunits IIa and IIIa, as they present a higher proportion of leg bones than wings. The tarsometatarsi are especially abundant in this group. This is not to say that wing bones were not present; they formed part of the assemblage, but to a lesser degree. Despite this data correspond to a small assemblage and it must be carefully used, it could be considered for general interpretations. The literature on this matter shows that this trend was typical in the accumulations produced by mammalian carnivores in Bettant I (Mallye et al., 2008), where the posterior elements of large avifaunal specimens stand out. Ericson (1987) also suggested that a pattern in which legs are more abundant may also be related to hominin accumulations. However, other characteristics related to chewing evidence on the accumulation added to the absence of anthropogenic modifications on the bones makes carnivores a more logical potential source of input. Unfortunately, it is not possible to make precise inferences about the types of non-human predators responsible. These differences in anatomical representation may suggest distinct contributions of birds depending on the family group, although these changes cannot be appreciated in other variables such as fragmentation or carnivore modifications. These distinctions in the skeletal representation of phasianids can also be explained by differential conservation. Although partridge skeletons should be as fragile as corvid skeletons, the structure of some elements may work against their preservation. In the case of the carpometacarpi, for example, those of the partridge are smaller and less robust, which makes them more susceptible to disappearance. On the other hand, the

tarsometatarsi of partridges are more robust, which may lead to a higher conservation rate.

In this regard, authors like Livingston (1989) and Cruz (2005) have described how locomotion modes could determine bone density and, as a consequence, how the mineral density of bones should be reflected as the better preserved skeletal elements. They claim that species with a higher degree of specialization in terms of their modes of locomotion may develop higher bone density. This hypothesis was also used by Lefèvre and Laroulandie (2014), despite it does not always work (Bovy, 2002, 2012). In our case, none of the units of Teixoneres seems to stand out with regard to differential conservation due to bone density. All of the species preserved at the site can be included in the same group of “flying birds” (Cruz, 2005), and their bones should not react differently in similar situations. Therefore, the differences in anatomical representation documented at Teixoneres are not the consequence of natural degradation.

Other authors have studied the implications of weathering on the avian record (Bochenski and Tomek, 1997; Behrensmeyer et al., 2003; Cruz, 2008), arguing that avian bones degrade faster after the second stage of weathering due to their internal structure. This has implications regarding bone preservation and breakage because bones subjected to this phenomenon tend to disappear. The slow sedimentation rates at Teixoneres Cave (Rosell et al., 2010a, 2010b) might explain the absence of the most fragile bones, but weathering is not so obvious on other mammal remains. In addition, if weathering was a cause of bone disappearance at Teixoneres, the bones would be preserved in similar proportions in every species; however, differences have been detected between corvids and phasianids. Therefore, destruction due to weathering has been ruled out as the main cause of bone disappearance.

The fragmentation of the assemblage was studied as a whole, as no differences were detected between species. The fragmentation values found are similar to those produced on the ingested remains of diurnal birds of prey and mammalian carnivores (e.g., Bochenski, 1997; Bochenski and Tomek, 1997; Bochenski et al., 1993, 1997, 1998, 2009; Laroulandie, 2000, 2002; Bochenski and Tornberg, 2003). The fragmentation of these bones, if not ingested, tends to be low, and most bones are found nearly complete. Ingested bones, however, exhibit intense damage, in part due to gastric acids that accentuate the breakage. The fragmentation values at Teixoneres clearly differ from those documented on the ingested remains of nocturnal raptors (Table 4), which can oscillate from low to moderate (30-60% completeness). Nevertheless, their presence cannot be dismissed for other reasons that will be explained below.

Furthermore, fragmentation can be evaluated in the sense that birds have more fragile bones. The composition of avian bones is different from that of mammals. For this reason, and despite the fact that raptor accumulations are characterized by a higher number of complete elements, postdepositional modifications should be considered as another possible factor affecting the bird bones and their breakage (Bochenski and Tomek, 1997; Behrensmeyer et al., 2003). As far as this concerned, trampling could also be proposed as a possible cause of fragmentation. Nevertheless, this proposition could be discarded due to the low incidence of this damage on the overall assemblage, as well as the fact that some of the bones with trampling signatures were complete.

Additionally, modifications produced by predators may provide useful information with regard to bone damage. The considerable number of remains with evidence of chewing (pits/punctures and scores) points to the presence of mammalian carnivores. These predators use their teeth to consume meat and to break bones to access the marrow. The traces they leave on bones are characteristic, although some punctures with triangular or irregular morphologies may cause confusion, as birds of prey can leave similar traces (Laroulandie, 2002; Bochenski et al., 2009). The percentage of mechanical modifications differs in each subunit. While about 25% of the remains in subunits IIa and IIIa exhibited evidence of chewing, subunits IIb and IIIb seem to be less affected (<14.5%), especially in IIIb. The number of chew marks identified in the first group (IIa, IIIa) is higher than in accumulations produced by birds of prey, and clearly nearer to the percentages marked by mammalian carnivores (Mallye et al., 2008; Monchot and Gendron, 2011), with the exception of lynx. As pointed by Rodríguez-Hidalgo et al. (2016), lynxes leave quite low values of mechanical modifications on bones, and they are mostly pits and notches. The values presented at Teixoneres IIa and IIIa also coincide with those found in leporid accumulations, where foxes can leave considerable traces on the remains (Sanchis, 1999, 2000, 2012). In this regard, large avian remains modified by badger and fox described by Mallye et al. (2008) present the same values as those found in the announced assemblages of Teixoneres (Table 4). This, added to the fact that changes in the anatomical representation of the phasianids may suggest small mammal carnivore activity, reinforces the idea that these animals were the main accumulating agent in these subunits (Table 3).

The remains recovered from subunits IIb and IIIb also bear modifications related to carnivores, albeit in lower percentages. In the case of unit IIIb, the lower incidence of small carnivores in the assemblage may be related to the intensification of hominin activities within the cave, as mentioned earlier (Rosell et al., 2010a, 2010b).

On the other hand, slight corrosion on bone surfaces is predominant throughout the assemblage. The mere presence of digestive damage reinforces the idea that at least some of the remains were ingested. If this is the case, this small number of digestive damage does not fit with the mammal carnivore pattern. Mammal carnivores usually cause severe damage to the bones they scavenge, which sometimes makes their identification difficult. This is not the case at Teixoneres. Only one bone from subunit IIIb shows grade 2 in damage intensity, while all of the other bones are classified as grade 1. This kind of corrosion is typical in accumulations generated by nocturnal birds of prey (Bochenski et al., 1993; Bochenski and Tomek, 1994, 1997; Bochenski, 1997; Laroulandie, 2000, 2002).

The results obtained from the taphonomic analyses of the birds at Teixoneres have been compared to those from the leporid assemblage at the site (Rufà et al., 2014). Although information about the leporids from unit II is not currently available, some observations can be made regarding those from unit III (Table 5). First, 13.8% of the leporid elements in unit III were complete. This value is similar to that found in subunit IIa, but lower than that in the other subunits, where complete elements exceed 21% of the assemblage. This implies less but still considerable breakage among the avian remains. It should be taken into account that all of the leporid remains were categorized into a larger group (III) with no distinction among subunits. This could influence the final results because possible differences may exist between the leporids in IIIa and IIIb. Unfortunately, this distinction cannot be made.

Compared to the leporid remains from unit III, the percentage of bird bones with mechanical modifications is substantially higher in subunits IIa, IIb and IIIa (Table 5). The same is true with regard to digestive damage in all of the subunits, which is more marked on the birds in all the sequence. It seems that non-human predator activity involving birds is more common than that involving leporids at Teixoneres. The predominance of slight digestive damage on the leporid assemblage is even more significant on the bird assemblage. No other degrees of digestive damage have been detected on avian specimens, reinforcing the hypothesis of nocturnal raptor accumulations at the site (Table 3). It also implies that mammalian carnivores involved in the accumulation did not ingest the remains because this would have caused heavy to extreme corrosion on the bones due to gastric acids.

For one reason or another, birds do not seem to have been part of the human diet at Teixoneres, not even as an opportunistic resource, because no anthropogenic damage has been observed. As in the case of leporids from unit III, the avian specimens from Teixoneres seem to be the result of mixed sources of input, in which mammalian

carnivores and raptors contributed to differing degrees. While anatomical representation and evidence of digestion show the significance of the contribution of nocturnal raptors in all of the subunits, evidence of carnivore input is present throughout the sequence and is especially common in subunits IIa and IIIa.

	Avian assemblages				Leporid assemblage
	IIa	IIb	IIIa	IIIb	III
Completeness (%)	12.7	21.9	29	23.8	13.8
Mechanical modifications (%)	24.5	14.4	23.7	8	8.5
Digestive damage (%)	19.6	19.2	35.5	24.6	9.2
Accumulation origin	Mammal carnivore (principal) Nocturnal raptor (secondary)	Nocturnal raptor and mammal carnivore (similar proportions)	Mammal carnivore (principal) Nocturnal raptor (secondary)	Nocturnal raptor (principal) Mammal carnivore (secondary)	Nocturnal raptor and mammal carnivore (similar proportions) Hominins (occasionally)

Table 5. Comparison of the avian assemblages presented here with the results obtained from the taphonomic analysis of the leporid assemblage at unit III of Teixoneres (Rufà et al., 2014).

Several differences arise when comparing the Teixoneres results with those obtained at other archaeological sites. This is the case with an accumulation from the Abri des Pêcheurs site (Rufà et al., 2016), at which the input of mammal carnivores seems to predominate in almost all of the units, with the exception of Sector 1. This is demonstrated in the wing to leg ratio, which is nearly equal. The presence of mechanical modifications related to carnivores also corroborates the predominance of this type of intervention. In Sector 1, the values obtained are more similar to those found at Teixoneres Cave, at which wing elements clearly predominate. Nonetheless, fragmentation is more severe in all of the units at Teixoneres and mechanical modifications are even more frequent. Meanwhile, digestive damage is similar to that found in Sector 1 of Abri des Pêcheurs. These differences with regard to carnivore damage may suggest a higher incidence of mammalian carnivores in some of the subunits at the site (IIa and IIIa).

In addition to the agents generating the bird accumulations at Teixoneres, other inferences can be drawn to assess occupational patterns in the cave. As mentioned earlier, at least four bones from subunits IIa and IIIb retain medullary bone. Medullary bone is the product of a calcium accumulation in the medullary cavity of female limb bones just before egg-laying, which disappears once the eggs have been laid. This storage of calcium is less dense than the cortical tissue, and provides the calcium necessary for the future formation of the eggshell (Lentacker and van Neer, 1996; Serjeantson, 1998, 2009). The presence of this tissue changes depending on the species and it is easily found in the femora and tibiotarsi, although it can also be found in other long bones. Very little research has been

conducted into this phenomenon, and has mainly focused on Galliformes (e.g. Lentacker and van Neer, 1996). Although information on other species is scarce, an approximation can be made as long as the breeding season of species in question is known.

At Teixoneres Cave, medullary bone has been found only in corvids. The impossibility of identifying which species or genus two of the remains belongs to (only an approximation to Corvidae family could be made) also made it difficult to determine precise data about these birds' breeding season. In the case of unit IIa, the *P. pica* remains may help. Today the magpie breeds at the end of March and the beginning of April (Ferrer et al., 1986), so the medullary bone should develop when spring starts. The *Pyrrhocorax* sp. ulna recovered from IIIb also suggests that this bird was left in the cave during the spring. Choughs (chough and alpine chough) breed in April to May (Ferrer et al., 1986). As a consequence, medullary bone must form in the period just prior to that. This can be used to propose the possible occupation of predators in units IIa and IIIb at specific points in time. Unfortunately, the incidence of remains with medullary bone is not high enough to be considered for further estimations; and the low presence of immature individuals at the site does not help. In addition, two more specifications are important: (1) there are no precise studies on the formation of medullary bone in corvids, neither in *P. pica* or *Pyrrhocorax*; therefore, all of the inferences that can be drawn must be based on other biological aspects, such as knowledge of the egg-laying season; (2) the remains containing medullary bone do not present modifications by any predators; this makes it even more difficult to associate the bones with hominin/carnivore activity.

A recent study based on the combination of tooth microwear and dental eruption patterns in the ungulates recovered from Teixoneres Cave helps to infer the seasonality and duration of Neanderthal occupational events at the site (Sánchez-Hernández et al., 2014). In this respect, the presence of medullary bone in some units may complement this information. For unit IIa, where two avian remains with medullary bone were found, Sánchez-Hernández et al. (2014) interpret short-term or repeated short-term occupations of the site during the same season of the year, probably in summer. The *Pica pica* bone suggests that it was deposited there at the beginning of spring. For unit IIIb, the situation is similar. The presence of medullary bone shows the probable deposition of *Pyrrhocorax* sp. during spring, which does not coincide with the time of occupation defined based on the ungulate evidence. This may indicate that at least these avian remains were left at the site when it was not occupied by hominins, reinforcing the general affirmation of short-term human occupations in the site (Rosell et al., 2010a, 2010b; Rufà et al., 2014; Sánchez-Hernández et al., 2014). Therefore, in spite of the potential of medullary bone to infer

occupation dynamics in archaeological sites, the data are too limited to be applied at Teixoneres with consistent results due to the scarcity of these bones. Nonetheless, the absence of hominin activity on the birds and the scarce anthropogenic activity on the leporids (Rufà et al., 2014) suggest that Neanderthals at Teixoneres focused their activities on larger fauna, although their potential for obtaining a broad spectrum of prey is widely demonstrated in other Middle Paleolithic localities. In addition, the simple presence of raptors and mammalian carnivores occupying the site confirms that it was not used by hominins when carnivores occupied it. This is consistent with the previous studies carried out at the site suggesting short-term human occupations at Teixoneres (Rosell et al., 2010a, 2010b; Rufà et al., 2014; Sánchez-Hernández et al., 2014).

5. Conclusions

The results obtained from the bird assemblages at Teixoneres Cave demonstrate that, unlike leporids, hominins did not intervene on the avian remains. The anatomical representation calculations and the scarce digestive damage at the site point to nocturnal birds of prey as a major source of input in all of the subunits of the cave. However, the presence of small mammalian carnivores has been documented by means of pits, punctures, scores and other modifications resulting from chewing. Their activity is especially intense in subunits IIa and IIIa, where mechanical modifications are considerably more abundant. Changes in the anatomical representation of the phasianids may also support this presence.

The absence of hominin activity on avian specimens, together with the high number of modifications attributed to birds of prey and mammalian carnivores, suggests the frequent use of the cave by these predators, in combination with the sporadic and recurrent visits of hominins. Although the presence of medullary bones does not provide precise information about seasonality, their presence in a few avian remains makes it possible to draw some inferences about occupational dynamics within the cave and help to complement the previous data obtained from the site.

Acknowledgements

This research was supported by funding of the Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO project ref. HAR2013-48784-C3-1-P, CGL2012-38434-C03-03, CGL2012-38358 and CGL-BOS-2012-34717), the Generalitat de Catalunya-AGAUR (project ref. 2014 SGR 900) and the SéNeCa Foundation (project ref.19434/PI/14). The fieldworks at Teixoneres cave is financially supported by the research program "Sharing space: interactions

between hominids and carnivores in the northeast of the Peninsula”, supported by the Department of Culture from the Generalitat de Catalunya, project ref. 2014/100573. Anna Rufà has a predoctoral research fellow FPU by the Spanish Ministry of Education, Culture and Sports. Ruth Blasco is a Beatriu de Pinós-A postdoctoral scholarship recipient from Generalitat de Catalunya, co-funded by the European Union through Marie Curie Actions, FP7. We would like to acknowledge the anonymous reviewers for their useful suggestions that improve the first version of the manuscript.

References

- Andrews, P., 1990. *Owls, Caves and Fossils*. University of Chicago Press, London.
- Andrews, P., Cook, J., 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man, New Series* 20 (4), 675-691.
- Behrensmeier, A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4 (2), 150-162.
- Behrensmeier, A.K., Stayton, C.T., Chapman, R.E., 2003. Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology* 29 (1), 52-70.
- Binford, L.R., 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press Inc, Orlando, Florida.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Cáceres, I., Vergés, J.M., 2008. A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 35, 1605-1618.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2009. Middle Pleistocene bird consumption at Level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36 (10), 2213-2223.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012a. Small and large game: human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 11 (4), 265-282.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012b. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary International* 252, 16-31.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary Science Reviews* 70, 124-144.

Blasco, R., Finlayson, C., Rosell, J., Sánchez Marco, A., Finlayson, S., Finlayson, G., Negro, J.J., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., 2014. The earliest pigeon fanciers. *Scientific reports* 4, 1-7.

Blasco Sancho, M.F., 1995. La interacción hombre/carnívoro: definición de dos modelos de explotación de las presas en el Paleolítico medio. In: *Los Homínidos y su Entorno en el Pleistoceno Inferior y Medio Europeo*. Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana Orce, pp. 619-631.

Bochenski, Z.M., 1997. Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by Snowy Owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. *Acta Zoologica Cracoviensia* 40 (2), 279-292.

Bochenski, Z.M., 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O'Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere*. New Studies in Vertebrate Taphonomy. Oxbow Books, Oxford, pp. 31-45.

Bochenski, Z.M., Nekrasov, A.E., 2001. The taphonomy of Sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 44 (2), 93-106.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1994. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Long-eared Owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 37 (1), 177-190.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 372-387.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 2009. A Key for the Identification of Domestic Bird Bones in Europe: Preliminary Determination. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences.

Bochenski, Z.M., Tornberg, R., 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 30, 1665-1671.

Bochenski, Z.M., Boev, Z., Mitev, I., Tomek, T., 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 36 (2), 313-328.

Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P.S., 1998. Damage to bird bones in pellets of Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 25, 425-433.

Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Sulkava, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8, 31-39.

Bochenski, Z.M., Korovin, V.A., Nekrasov, A.E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of bird bones in food remains of Imperial eagles (*Aquila heliaca*). *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 165-171.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., Tornberg, R., Wertz, K., 2009. Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla*, with comments on the punctures made by the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Journal of Archaeological Science* 36 (1), 122-129.

Bovy, K.M., 2002. Differential avian skeletal part distribution: explaining the abundance of wings. *Journal of Archaeological Science* 29, 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, 2049-2059.

Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Bramwell, D., Yalden, D.W., Yalden, P.E., 1987. Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *Journal of Archaeological Science* 14, 195-200.

Brugal, J.-P., Fosse, P., 2004. Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'ouest. *Revue de Paléobiologie* 23 (2), 575-595.

Cochard, D., 2004. *Les leporides dans la subsistence paleolithique du sud de la France* (PhD dissertation). Université Bordeaux I.

Cruz, I., 2005. La representación de partes esqueléticas de aves. Patrones naturales e interpretación arqueológica. *Archaeofauna* 14, 69-81.

Cruz, I., 2008. Avian and mammalian bone taphonomy in southern continental Patagonia: a comparative approach. *Quaternary International* 180, 30-37.

Domínguez Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C.P., 2007. Deconstructing Oldovai. A Taphonomy Study of the Bed I Sites. *Vertebrate Paleobiology and Paleonthropology Series*, vol. XVI. Springer.

Domínguez-Rodrigo, M., de Juana, S., Galán, A.B., Rodríguez, M., 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *Journal of Archaeological Science* 36, 2643-2654.

Erbersdobler, K., 1968. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzel- knochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender mittelgrosser Hühnervögel (PhD dissertation). Universität München.

Ericson, G.P., 1987. Interpretations of archaeological bird remains: a taphonomic approach. *Journal of Archaeological Science* 14, 64-75.

Ferrer, X., Martínez i Vilalta, A., Muntaner, J., 1986. Ocells. In: *Història Natural dels Països Catalans*. Enciclopèdia Catalana, Barcelona.

Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J.J., Bortolotti, G.R., Finlayson, G., Sánchez Marco, A., Giles Pacheco, F., Rodríguez-Vidal, J., Carrión, J.S., Fa, D.A., Rodríguez Llanes, J.M., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS One* 7 (9), 1-9.

Fiore, I., Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004. Ecology and subsistence strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 273-286.

Gaudzinski, S., Niven, L., 2009. Hominin subsistence patterns during the Middle and Late Pleistocene in northwestern Europe. In: Hublin, J.-J., Richards, M.P. (Eds.), *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approches to the Study of Palaeolithic Subsistence*. Springer, Dordrecht, pp. 99-111.

Hargrave, L.L., 1970. Mexican Macaws. *Comparative Osteology and Survey of Remains from the Southwest*. In: *Anthropological Papers of the University of Arizona*, vol. 20, pp. 1-67.

Hockett, B., Haws, J.A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9 (3), 269-302.

Kraft, E., 1972. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen Nord- und Mitteleuropäischer Kleinerer Hühnervögel (PhD dissertation). Universität München.

Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège) (PhD dissertation). Université de Bordeaux I.

Laroulandie, V., 2001. Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux: apport de l'expérimentation. In: Bourguignon, L., Ortega, I., Frère Sautot, M.C. (Eds.), *Préhistoire et approche expérimentale*. Montagnac, pp. 97-101.

Laroulandie, V., 2002. Damage to Pigeon long bones in pellets of the Eagle Owl *Bubo bubo* and food remains of Peregrine Falcon, *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. *Acta zoologica cracoviensia* 45 (special issue), 331-339.

Laroulandie, V., 2004. Exploitation des ressources aviaires durant le Paléolithique en France: bilan critique et perspectives. In: Brugal, J.-P., Desse, J.-P. (Eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, pp. 163-172.

Laroulandie, V., 2005. Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction. In: O'Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, pp. 25-30.

Laroulandie, V., Costamagno, S., Cochard, D., Mallye, J.-B., Beauval, C., Castel, J.C., Ferrié, J.G., Gourichon, L., Rendu, W., 2008. Quand désarticuler laisse des traces: le cas de l'hyperextension du coude. *Annales de Paleontologie* 94, 287-302.

Laroulandie, V., Lefèvre, C., 2014. The Use of avian resources by the forgotten slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). *International Journal of Osteoarchaeology* 24, 407-416.

Lefèvre, C., Pasquet, E., 1994. Les modifications post-mortem chez les oiseaux: l'exemple de l'avifaune holocène de Patagonie australe. *Artefacts* 9, 217-229.

Lentacker, A.N., van Neer, W., 1996. Bird remains from two sites on the Red Sea Coast and some observations on medullary bone. *International Journal of Osteoarchaeology* 6, 488-496.

Livingston, S.D., 1989. The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *Journal of Archaeological Science* 16, 37-547.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 577-590.

López-García, J.M., Blain, H.S., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J.I., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J., 2012. A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of southwestern European Neanderthals: the contribution of Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary Science Reviews* 43, 33-44.

- Lyman, R.L., 1994. Vertebrate Taphonomy. Cambridge University Press, New York.
- Mallye, J.B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paleontologie* 94 (3), 187-208.
- Mlíkovský, J., 1996. New data on the food of the White-tailed Sea Eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal. *Buteo* 8, 115-118.
- Monchot, H., Gendron, D., 2011. Les restes osseux d'une tanière de renard en milieu periglaciaire (Île Digges, rive sud du Détroit d'Hudson, Canada). In: Laroulandie, V., Mallye, J.-B., Denys, C. (Eds.), *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Archaeopress, Oxford, pp. 65-76. *British Archaeological Reports International Series* 2269.
- Morin, E., Laroulandie, V., 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS One* 7 (3), 1-5.
- Oliver, J.S., Graham, R.W., 1994. A catastrophic kill of ice-trapped coots; time-averaged versus scavenger-specific disarticulation patterns. *Paleobiology* 20, 229-244.
- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proceedings, National Academy of Science* 108, 3888-3893.
- Peterson, R.T., Mountfort, G., Hollom, P.A.D., 1993. *Guia de camp dels ocells dels Països Catalans i d'Europa*. Edicions Omega, Barcelona.
- Radovicic, D., Srsen, A.O., Radovicic, J., Frayer, D.W., 2015. Evidence for Neandertal jewelry: modified White-Tailed Eagle claws at Krapina. *PLoS One* 10 (3), e0119802.
- Reitz, E.J., Wing, E.S., 1999. *Zooarchaeology*. Cambridge University Press, New York.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A., 2016. Bird-bones modifications conducted by Iberian lynx: taphonomic analysis of non-ingested red-legged partridge remains. *Quaternary International* 421, 228-238.
- Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., 2014. Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS One* 9 (7), 1-8.
- Rosell, J., Blasco, R., 2009. Home sharing: carnivores in anthropogenic assemblages of the Middle Pleistocene. *Journal of Taphonomy* 7 (4), 305-324.

Rosell, J., Blasco, R., Cebrià, A., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez- Hidalgo, A., 2008. Mossegades i Levallòis: les noves intervencions a la Cova de les Teixoneres (Moià, Bages). *Tribuna d'Arqueologia* 29-43.

Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Cebrià, A., Morales, J.I., Rodríguez, A., Serrat, D., Carbonell, E.J., 2010a. Las ocupaciones en la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona): relaciones espaciales y grado de competencia entre hienas, osos y neandertales durante el Pleistoceno superior. *Zona Arqueológica* 13, 392-403.

Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez- Hidalgo, A., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2010b. A stop along the way: the role of Neanderthal groups at level III of Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternaire* 21 (2), 139-154.

Rufà, A., Blasco, R., Rivals, F., Rosell, J., 2014. Leporids as a potential resource for predators (hominins, mammalian carnivores, raptors): an example of mixed contribution from level III of Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 13 (8), 665-680.

Rufà, A., Blasco, R., Moncel, M.-H., Roger, T., 2016a. What is the taphonomic agent responsible for the avian accumulation? An approach from the Middle and early Late Pleistocene assemblages from Payre and Abri des Pêcheurs (Ardèche, France), *Quaternary International* 421, 46-61.

Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J., 2014. Short, but repeated Neanderthal visits to Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain): a combined analysis of tooth microwear patterns and seasonality. *Journal of Archaeological Science* 49, 317-325.

Sanchis, A., 1999. Análisis tafonómico de los restos de *Oryctolagus cuniculus* a partir de la alimentación de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su comparación con materiales antrópicos. Degree dissertation. Universitat de València.

Sanchis, A., 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum PLAV* 32, 21-50.

Sanchis, A., 2012. Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica. Serie de Trabajos Varios 115, Valencia: Servicio de investigación prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia. Diputación de Valencia.

Schmid, E., 1972. Atlas of Animal Bones for Prehistorians, Archaeologists and Quaternary Geologists. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, London, New York.

Serjeantson, D., 1998. Birds: a seasonal resource. *Environmental Archaeology* 3, 23-33.

Serjeantson, D., 2009. *Birds*. Cambridge University Press, New York. Steadman, D.W., Plourde, A., Burley, D.V., 2002. Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga, South Pacific. *Journal of Archaeological Science* 29 (6), 571-584.

Stiner, M.C., 1994. *Honor Among Thieves: a Zooarchaeological Study of Neandertal Ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Tissoux, H., Falgueres, C., Bahain, J.J., Rosell, J., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2006. Datation par les séries de l'uranium des occupations moustériennes de la grotte des Teixoneres (Moia, province de Barcelone, Espagne). *Quaternaire* 17 (1), 27-33.

Tomek, T., Bochenski, Z.M., 2000. *The Comparative Osteology of European Corvids (Aves: Corvidae), with a Key to the Identification of their Skeletal Elements*. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Yravedra, J., 2011. A taphonomic perspective on the origins of the faunal remains from Amalda Cave (Spain). *Journal of Taphonomy* 8 (4), 301-334.

8. MOLÍ DEL SALT

8.1 PAPER 5: Rufà et al., 2017b

What is going on at the Molí del Salt site? A zooarchaeological approach to the last hunter-gatherers from South Catalonia

Anna Rufà^{a,b,*}

Ruth Blasco^c

Jordi Rosell^{b,a}

Manuel Vaquero^{b,a}

^a IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^b Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

^c Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain

*Corresponding author. IPHES; Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain. E-mail address: arufabonache@gmail.com (A. Rufà).

Historical Biology Journal (online)

DOI: 10.1080/08912963.2017.1315685

Abstract:

Small game seems to have increased during the Upper Palaeolithic to the detriment of large game on the Iberian Peninsula. The economical and socio-cultural factors associated with this ecological shift represent a widely discussed topic. The present work attempts to elucidate the subsistence strategies occurring through the Late Pleistocene in Iberia using the example of the Molí del Salt (Tarragona, Spain), an archaeological site located in the NE of the Iberian Peninsula. The taphonomical analysis of faunal remains shows a high incidence of human activity on different taxonomical groups, although the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) stands out. This taxon presents cut-marks related to various processing activities (e.g., skinning and defleshing) and intentional bone breakage to access marrow. The abundance of specimens with human-induced damage enables us to make inferences regarding the procurement strategies and the occupational patterns at the site, where long and stable occupations seem to have occurred.

Keywords: European rabbit, humans, Molí del Salt, Upper Paleolithic, Mesolithic, subsistence strategies

Introduction

Discussions of the role of small game in human populations lead to varying beliefs about when small game consumption began (e.g. Villaverde et al. 1996; Stiner & Tchernov 1998; Stiner et al. 1999, 2000; Fernández-Jalvo et al. 1999; Guennouni 2001; Roger 2004; Costamagno & Laroulandie 2004; Huguet 2007; Guleç et al. 1999; Stiner et al. 2009; Blasco & Fernández Peris 2012a, 2012b; Blasco et al. 2013), or what motivated its development (e.g. Hesse 1985; Newell 1990; Aura et al. 2002; Lupo & Schmitt 2002; Stiner & Munro 2002; Jones 2006). Although it is known that the consumption of small animals dates as far back as the Early Pleistocene (e.g. Fernández-Jalvo et al. 1999; Blasco et al. 2011), some researchers assume that its systematic consumption began later in the Upper Palaeolithic (Stiner et al. 1999, 2000; Stiner & Munro 2002). Most of these assumptions are based on the Optimal Foraging Theory ([OFT], e.g. Smith 1983) and argue grosso modo that such animals as rabbits or birds contribute with minor energetic rates to the human diet than larger animals (Stiner et al. 1999, 2000; Stiner 2001). The procurement of big game is not always an easy task: hunting big game could entail difficulties and there are risks involved in the animals' capture. In that sense, small game could be considered as less risky, as has been observed for Hadza (Hawkes et al. 2001). Specific members of the group such as women or children can perform these tasks (e.g. Nelson 1973; Bean 1974; Bird et al. 2009; Codding et al. 2010; Morin 2012). Additionally, recent studies demonstrate that the systematic acquisition of small prey could occur in early periods, as the final decisions taken by human populations are not necessarily restricted to the energetic benefits of big game (e.g., Peresani et al. 2011; Finlayson et al. 2012; Morin and Laroulandie 2012; Laroulandie et al. 2016). In addition, prey availability and/or sites' functions and their specific physical and ecological characteristics might also have contributed to the occasional development of this process in early periods. This is the case for the Middle Pleistocene site of Bolomor Cave (MIS 9-5e), where the processing of small prey is widely attested in different archaeological units along its stratigraphic sequence (IV, XI, XII and XVIIc) (Blasco & Fernández-Peris 2012a, 2012b; Blasco et al. 2010, 2013). A similar example can be found at level 4 of Les Canalettes (MIS 4), where human-induced damage on rabbits was also identified (Cochard 2004; Cochard et al. 2012).

What is true is that the number of archaeological sites with systematic consumption of leporid remains seems to expand during the Upper Palaeolithic and the beginning of the Holocene (e.g. Martínez Valle 1996; Villaverde et al. 1996; Pérez Ripoll 1992, 1993, 2001, 2002, 2004; Hockett and Bicho 2000; Pérez Ripoll & Morales 2005; Morales 2013; Ibáñez & Saladié 2004; Hockett & Haws 2002; Cochard 2004; Cochard & Brugal 2004;

Costamagno & Laroulandie 2004; Jones 2006). It is worth mentioning the megafauna extinctions documented in Eurasia after 45 ky (Barnosky et al. 2004; Koch & Barnosky 2006; Nogués-Bravo et al. 2010; Lorenzen et al. 2011; Stuart 2015), since this phenomenon could have led humans in a last attempt to redirect their attention to other available resources that were less affected by habitat fragmentation, isolation and/or overkilling (e.g. lagomorphs). Additionally, these animals have high reproduction rates and their ecological requirements are less restrictive, which facilitates their adaptation to different environments (Soriguer & Rogers 1981; Callou 2003; Virgós et al. 2003; Koch & Barnosky 2006).

In this context, different hypotheses have been presented to explain how this ecological shift occurred. On the one hand, some authors argue that ecological changes would promote the development of small animals to the detriment of other species hunted, or that the development of small game resulted in higher encounter rates as a consequence of opportunistic behaviours (Newell 1990; Aura et al. 1998; Hockett & Haws 2002). On the other hand, some researchers consider the possibility that an important demographic increase in human populations during the Late Upper Paleolithic-Epipaleolithic period would have favoured an interest in small game due to hunting pressure (Straus 1983; Villaverde et al. 1996; Stiner et al. 1999, 2000; Stiner & Munro 2002). According to Stiner et al. (2000), the inclusion of slow-moving prey occurs in earlier periods due to a higher energy return, as they can be gathered without wasting as much energy. In contrast, the harvesting of quick-moving prey is not worthwhile without the introduction of nets, snares and traps that would improve the success in these procurement strategies (Hockett & Bicho 2000; Lupu & Schmitt 2002). Jones (2006) also mentions that the implementation of mass procurement strategies could easily provide a wide number of animals while investing low energetic rates. Although its application in harvesting techniques cannot be confirmed, the use of fibre-based technology has been documented during the Upper Palaeolithic at Pavlov I and Dolni Vestonice I and II (Adovasio et al. 1996; Bochenski et al., 2009). In addition, the impressions of cordage fragments were documented at Lascaux (Leroi-Gourhan & Allain 1976). The use of net-hunts has also been identified in South African rock art (Manhire et al. 1985), and possible net representation has been recognised in parietal art of the Iberian Peninsula (Lindner 1950; Straus 1992). Nonetheless, the use of some procurement techniques such as nets has costs related to manufacture and maintenance. This could imply that human populations considered nets unprofitable when balancing the cost and benefits of these procedures (Lupu & Schmitt 2002).

Despite the proposed postulates raised in the framework of the OFT, small prey exploitation does not have to be exclusively linked to alimentary purposes, as they provide other important resources not considered in the abovementioned model. One of these is the procurement of furs and feathers (e.g. Nelson 1973; Fontana 2004; Bochenski et al., 2009; Peresani et al. 2011; Finlayson et al. 2012; Street & Turner 2016), as well as claws that could be used as ornaments or for symbolic purposes (e.g. d'Errico & Laroulandie 2000; Laroulandie & d'Errico 2004; Mourer-Chauviré 1989; Fiore et al. 2004; Soressi et al. 2008; Conard et al. 2009; Morin & Laroulandie 2012; Romandini et al. 2014; Radovčić et al. 2015; García-Benito et al. 2016). Some of these behaviours were already observed during the Middle Palaeolithic, and they could have expanded during the Upper Palaeolithic. It should be noted that the type of site occupation, the site's functionality, and its ecological framework could influence the inclusion (or not) of small prey in the archaeological record (e.g. Cochard & Brugal 2004; Blasco et al. 2013, 2014, 2016).

The expansion of small game is particularly important in the Mediterranean basin of Iberia (e.g. Cacho et al. 1995; Villaverde et al. 1996; Aura et al. 2002, 2009; Morales 2013). This area offered the ideal conditions for the development of small prey, as its ecological and geographical parameters made it a refuge during the cold phases of the final Pleistocene. In contrast, other regions of Iberia maintained strategies related to ungulate hunting (e.g. Altuna 1992; Marín-Arroyo 2007, 2013; Álvarez-Fernandez 2011; Jones 2015; Straus 2011). Therefore, different subsistence strategies occur depending on the influence area where the sites are located. In that sense, the present study will contribute to our knowledge of the subsistence strategies occurring through the Late Pleistocene and the beginning of the Holocene in Iberia, using the example of the Molí del Salt site (Tarragona, Spain). The obtained results could be used as a way to explore the factors that promote the recurrent exploitation of small prey during the Pleistocene-Holocene transition in the region.

Molí del Salt site and its faunal record: an overview

The Molí del Salt is an archaeological site located in north-eastern Iberia, approximately 40 km north-west of Tarragona city and 90 km west of Barcelona, at 490 m above sea level (Figure 1). It is a conglomerate rock-shelter situated on the left bank of the Milans River, a small tributary of the Francolí River. The site is located in a transitional region, between the Prades mountains at the Catalan Pre-Coastal Range and the Catalan Central Depression. Salvador Vilaseca documented it as a surface site (Vilaseca, 1953), but a test pit carried out in 1999 revealed a complete sequence from the last part of the Upper

Pleistocene and the beginning of the Holocene. After that, an extensive research project began in 2001--which is still in progress--, allowing the excavation of a wider area. The open area is approximately 70 m².



Figure 1. Location of Molí del Salt site, with its stratigraphic sequence.

Different units from the Late Upper Pleistocene and the beginning of the Holocene compose the archaeological sequence. The stratigraphic sequence is composed of a 2.5 m thick package and contains a Mesolithic unit (level Sup) and Late Upper Palaeolithic layers (units A and B) from the Late Magdalenian. Dark grey sands compose the Mesolithic package. The formation was probably mainly caused by mass wasting slope processes. It is separated from the Upper Palaeolithic units by a collapse episode of conglomerate boulders from the rock-shelter roof. Additionally, some erosive processes exist between both assemblages, which according to dating, are temporally separated. The dating for this unit is $8,040 \pm 40$ years $14C$ BP ($9,110$ - $8,710$ years cal BP) (Vaquero 2004a).

The archaeological sequence continues with unit A, with poorly stratified sandy layers. There, two clear sub-units have been documented (the uppermost Asup and sub-unit A).

The main sedimentary processes observed in the formation of this unit are the mechanical weathering of sandstones from the rock-shelter walls and roof. Sub-unit Asup has been dated between $10,840\pm 50$ and $11,060\pm 40$ years 14C BP (between 13,130 and 12,690 years cal BP), and sub-unit A has a chronological range from $10,940\pm 50$ to $12,170\pm 50$ ky BP (between 14,120 and 12,695 years cal BP) (García-Diez & Vaquero 2015).

On the other hand, gravels compose the lowermost package (unit B), with brown and dark yellow sands directly superimposed over the lutites of the substrate. In this unit, three main sub-units can be distinguished (B1, B1.1 and B2). Unit B1.1 was recently proposed after observing an increment of small reddish clays in the sediment package. Sub-unit B1 has been dated with a chronology between $11,880\pm 50$ and $11,940\pm 100$ years 14C BP (14,070-13,498 years cal BP), while B2 is dated $12,510\pm 100$ years 14C BP (15,300-14,540 cal BP) (Vaquero 2004a).

The archaeological material recovered is composed of diverse elements, with some combustion structures in the whole sequence. Abundant lithic tools typical of the late Upper Palaeolithic (units A and B) and Mesolithic of macro-lithic facies (unit Sup) stand out. The main raw material is flint, mostly collected in the nearby area (Soto 2015). Among the retouched artefacts, end-scrapers, backed tools, truncations, denticulates, burins, and borers stand out. Truncatures, end-scrapers and backed elements are dominant in sub-units B1 and B2, where burins are poorly represented. In unit A, the proportion of truncatures drops and end-scrapers are predominant. In the Mesolithic unit Sup, more expedient tools are present, and denticulates represent approximately 30% of the retouched elements (Vaquero 2004a; Vaquero et al. 2005).

Apart from lithic tools, a few bone industry pieces have been recovered (Vaquero 2004a). The site also stands out for the recovery of approximately twenty portable art objects in the form of engraved schist slabs and limestone cobbles, present in all the Upper Palaeolithic units (Vaquero 2004a; García-Diez & Vaquero 2015). Most of the elements present schematic motifs and animal figures, but a recent publication reveals the finding of a schist slab engraved with possible dwelling huts at sub-unit B1 (García-Diez & Vaquero 2015).

Regarding the paleo-environmental reconstruction, pollen analysis does not provide positive results to reconstruct the environmental context of the site. Nevertheless, anthracological and carpological studies made on charcoals and seeds noticed the important presence of *Pinus* type taxon in the lower sequence and the progressive increase of *Juniperus* in the detriment of *Pinus* when progressing in time, attesting an evolution into an open pine forest. Moreover, in the A unit, there are some species that are

poorly adapted to extreme climatic conditions (such as *Quercus* sp.) and some mesophilic species exist, indicating climate amelioration with milder conditions (Allué et al. 2010). The presence of the Iberian ibex (*Capra pyrenaica*), red deer (*Cervus elaphus*), wild boar (*Sus scrofa*), fox (*Vulpes vulpes*), lynx (*Lynx* sp.), and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), among other species, also suggest the existence of different environments, with a combination of forest, open landscapes and rocky areas (Ibáñez & Saladié 2004; Allué et al. 2010).

Regarding faunal remains, different publications have been published from 2004 forward (Ibáñez & Saladié 2004; Vaquero 2004a; Allué et al. 2010; Martínez-Polanco et al. 2016). Notwithstanding, these studies only considered a small sample compared to the specimens currently available (Ibáñez & Saladié 2004; Vaquero 2004a; Allué et al. 2010), or focused in one specific sub-unit (Martínez-Polanco et al. 2016). The present study considers the whole faunal assemblage excavated to date, from 1999 to 2015, which includes more than 25,000 faunal remains. Special attention has been given to rabbit remains, as they represent the main taxon in the site.

Methods

To proceed with the analyses of specimens, an accurate data gathering was conducted. First of all, most of the specimens were recovered from the excavation using a three-dimensional location system. The sediment removed from the excavation was water-screened using a superimposed mesh from 5 to 0.5 mm, but only elements larger than 1 cm were included in the present analysis, as the percentage of small fragments is really high. It allows the recovery of some remains that pass unnoticed during the excavation process. The anatomical and taxonomical identification of faunal remains has been carried out when possible (Pales & Lambert 1971; Schmid 1972; Barone et al. 1973; Barone 1976; Cohen & Serjeantson 1996; Callou 1997; Tomek & Bochenski 2000; Varela and Rodríguez 2004; Bochenski & Tomek 2009; De Marfà 2009).

The Leporidae family includes both rabbits and hares, which sometimes are difficult to discern. Nonetheless, the presence of *Lepus* at archaeological sites in north-eastern Iberia is anecdotal. At the Molí del Salt site, no hare specimen was documented. For this reason, those elements determined as Leporidae were included in the European rabbit category, as they probably belong to the same species. Their age of death was marked by the degree of ossification and fusion of epiphyses of long bones. Three main distinctions were established (Cochard 2004; Jones 2006; Sanchis 2012): infantile (up to 3 months), juvenile (3-9 months) and adults (>9 months).

Jones' (2006) method was applied to see if a distinction in the leporid sex-ratio can be achieved. For this reason, measurements of the distal and trochlear breadth of the humerus and the length and breadth of the mandible diastema were considered and translated into a scatter plot. All the elements included in this approach were bones from adult individuals where the measured portion of the mentioned elements was completely preserved.

From the total number of remains (NR), a quantification of the Number of Identified Specimens (NISP), the Minimum Number of Elements (MNE) and the Minimum Number of Individuals (MNI) was performed. The relative abundance of anatomical elements (%RA) was calculated for rabbits to see the percentages of recovered bones compared to the expected remains (Dodson & Wexlar 1979; Andrews 1990; Lyman 1994). Another way to assess the anatomical representation of leporid remains was the calculation of the anterior/posterior limb ratio, adapted from Lloveras et al. (2008a). This is the result of dividing the total anterior limb remains (humerus, radius, ulna and metacarpus) by the sum of anterior and posterior limb bones (femur, tibia, metatarsus), all expressed as a percentage. Additionally, Pearson's bivariate correlation was used in the case of leporids to see if some biases in the bone representation can be explained by bone density differentiation. To compute this, data provided by Pavao and Stahl (1999) were used.

A methodology based on Taphonomy was used to identify anthropogenic and carnivore modifications, as well as other post-depositional alterations (Binford 1981; Brain 1981). For the taphonomical analysis, a Stereo Microscope Euromex with magnification up to 45 was used, which allowed the observation of bone surfaces at high magnification. Additionally, some bones were selected for observation through a 3D Digital microscope, a HIROX KH-8700, with magnification from 35 to 50. Green and dry bone fractures were established following Villa and Mahieu's criterion (1991), adopted by Sanchis (2012) and Cochard et al. (2012) for leporid remains. Green fractures are characterised by a curved and/or spiral form with oblique angles and smooth edges, while dry fractures present transverse forms with straight and rough edges.

Anthropogenic modifications were classified as cut-marks (Shipman 1981; Shipman & Rose 1983) and intentional bone breakage (Sanchis 2012; Cochard et al. 2012). The location, distribution, and orientation of cut-marks were recorded to assess the activities producing them (e.g., Pérez Ripoll 1992, 1993, 2001, 2002, 2004; Lloveras et al. 2009a, 2011). Bone breakage because of bending, as well as the presence of mid-shaft cylinders, was taken into account (Sanchis 2012; Cochard et al. 2012). Burnt bones were classified

using five degrees of colouration (from 0 to 5) using Stiner and colleagues' classification (Stiner et al. 1995), where 0 is no burned (no colouration) and 5 is totally charred (white).

Modifications produced by carnivores on rabbit remains were also documented in the form of tooth-marks (pits, punctures, scores and notches or crenulated edges) and digestive corrosion. The distribution, orientation, and measurements of mechanical modifications were recorded. Digestive corrosion was assessed considering five damage degrees, from 0 to 4 (Andrews, 1990), where 0 means "no corrosion" and 4 "extreme corrosion" affecting the bone structure and hindering its identification. These data were used to compare with some reference works of rabbit accumulations produced by different predators (e.g., Hockett 1991, 1993, 1995, 1996; Cochard 2004; Lloveras et al. 2008a, 2008b, 2009b, 2012, 2014a, 2014b, 2016; Sanchis & Pascual 2011; Sanchis 2012; Rodríguez-Hidalgo et al. 2013, 2015). However, the essential anthropogenic character of the Molí del Salt accumulation implies that humans could produce some of the mechanical modifications of the site. Many authors have already mentioned the capability of humans to produce modifications similar to those induced by carnivores. In that sense, some of the criteria already published were used to determine the anthropic origin of some mechanical modifications (Pérez Ripoll 2004; Landt 2007; Martínez 2009; Fernández-Jalvo & Andrews 2011; Sanchis et al. 2011; Sanchis 2012). The modifications located on the broken edges of bones and associated with other damage, such as peeling, are helpful to determine their anthropogenic origin (Landt 2007; Martínez 2009; Sanchis 2012; Cochard et al. 2012).

Apart from those modifications produced by human and non-human predators, rabbits can be found in circumstances that suggest their natural death inside the site. Natural intrusions are characterised by good preservation of the bone remains because they are normally covered by sediment, avoiding prolonged exposure of the bones. For the same reason, the absence or the low rates of broken bones exist, or else dry fractures predominate (Cochard 2007; Pelletier et al. 2016). Additionally, depending on the scenario, some elements can be found in anatomical connection (Cochard 2004; Patou-Mathis 1987; Stahl 1996). Nonetheless, the possibility that other predators scavenge on these animals after their death, or the occurrence of other taxa in the burrows must be considered, as they could cause distortions (Pelletier et al. 2016).

Post-depositional modifications were also recorded to reconstruct the whole taphonomical history of bone accumulation. Some of these alterations were longitudinal cracks. As most of the fissures were consequent to sediment pressure and/or weathering (Behrensmeyer 1978; Shipman 1981), we used the 5-degree scale of affectation

established by Behrensmeyer (1978), which ranges from 0 to 5, where 0 means “no damage” and 5 “extreme exfoliation and destruction of the bone”. Trampling was also observed in form of striae dispersed along the bone surface with no defined direction (e.g., Andrews & Cook 1985; Blasco et al. 2008; Domínguez-Rodrigo et al. 2009). Chemical corrosions due to root-etching were documented on bones in the form of U-shaped scores with some surrounding dissolution. Staining is common in relation to this taphonomic process (Behrensmeyer 1978; Fernández-Jalvo 1992; Cáceres 2002). Colourations related to manganese oxides were recorded when detected, as well as their distribution (isolated or dispersed).

Results

A total of 25,729 specimens were documented for the present work. From them, 22,627 are rabbit remains, which will be the focus of this work (Table 1). Sub-unit A provides the highest number of remains, followed by Asup. The A package (including Asup and A) has already been entirely excavated in the part of the excavation opened up to now. This could partially explain the higher number of remains recovered in those sub-units. Those sub-units belonging to the B package (B1, B1.1 and B2) are still in the process of excavation, one possible reason why fewer remains have been excavated here. This is accentuated in the case of sub-unit B1.1, which has only been recently discovered. There, the number of recovered remains is still low in comparison to other units.

Among the represented taxa (Table 1), species from different environments were recovered from both forest and open landscapes. Some of them are more or less continuous along the sequence, while others are only represented in one unit. The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), the Iberian ibex (*Capra pyrenaica*), and the red deer (*Cervus elaphus*) are the most important species represented during the whole sequence, with a clear predominance of the first (Table 1). The roe deer (*Capreolus capreolus*) and the wild boar (*Sus scrofa*) have low representation considering the total number of recovered remains; however, they are present during the whole sequence. Small carnivores such as the red fox (*Vulpes vulpes*), the lynx (*Lynx* sp.), and the wildcat (*Felis silvestris*) are present in some of the units, but their representation is less frequent. Birds also appear in the archaeological record with relatively low representation. Some taxa are anecdotal (Corvidae and Accipitridae/Falconidae), but species included in the Phasianidae family are more frequent.

Capítulo 8. Molí del Salt

Taxa	Sup			Asup			A			B1			B1.1			B2		
	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI
<i>Bos primigenius</i>	-	-	-	-	-	-	2	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cervus elaphus</i>	8	7	1	12	10	1	97	58	3	13	13	3	2	2	1	7	7	2
<i>Capreolus capreolus</i>	-	-	-	1	1	1	16	13	2	1	1	1	1	1	1	3	3	1
Cervidae	2	2	1	5	1	1	20	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Capra pyrenaica</i>	11	11	2	10	8	1	88	55	7	22	20	2	3	1	1	15	11	3
<i>Sus scrofa</i>	4	3	2	1	1	1	26	24	3	4	4	1	-	-	-	1	1	1
<i>Vulpes vulpes</i>	-	-	-	-	-	-	8	8	2	4	4	2	-	-	-	4	4	1
<i>Lynx sp.</i>	-	-	-	3	3	1	19	17	1	4	4	1	-	-	-	-	-	-
<i>Felis silvestris</i>	1	1	1	4	4	1	7	7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carnivora	5	1	2	2	2	1	22	11	2	8	8	2	-	-	-	2	2	1
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	457	212	22	3732	1544	92	15915	6587	455	1403	758	70	127	93	8	993	609	69
<i>Alectoris rufa</i>	-	-	-	6	6	2	35	28	9	2	2	1	-	-	-	1	1	1
Phasianidae	1	1	1	4	4	2	39	34	6	8	7	1	-	-	-	5	5	3
<i>Corvus frugilegus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Corvidae sp.	-	-	-	-	-	-	2	2	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Accipitridae/Falconidae	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Medium Passeriformes	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Small Passeriformes	-	-	-	2	2	1	3	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aves large size	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aves medium size	4	4	1	15	12	4	97	74	13	11	10	4	-	-	-	3	3	2
Large size	2	1	-	-	-	-	10	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Medium size	23	6	-	26	7	-	262	29	-	61	11	-	8	2	1	33	7	-
Small size	104	10	-	260	19	-	1269	59	-	150	11	-	18	5	1	70	9	-
Very small size	-	-	-	5	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
Indetermined	4	-	-	28	-	-	43	-	-	8	-	-	1	-	-	4	-	-
Total	626	259	33	4117	1625	110	17983	7018	511	1701	855	90	160	104	13	1142	663	84

Table 1. NISP/NR of the species represented in the different sub-units of Molí del Salt sequence. The indetermined macro-faunal remains were classified using weight categories: large size (>300 kg), medium size (100-300 kg), small size (10-100 kg) and very small size (<10 kg).

What is clear is that the European rabbit is the main taxon present in the site (Table 1). It represents more than 92% of the total determined specimens in all the units (92.7% at Sup; 98.3% at Asup; 97.1% at A; 94.7% at B1; 95.5% at B1.1; and 96,0% at B2). The presence of the remainder macro-faunal remains is, in most of the cases, anecdotal, or their low frequencies do not allow reasonable conclusions to be drawn about how they were acquired. Additionally, bird remains are also scarce, and they do not present any taphonomic sign that could reveal its origin. For this reason, from now on, the main attention will be focused on rabbit remains.

The total MNI of rabbit remains recovered is 716 (22 at unit Sup; 92 at Asup; 455 at A; 70 at B1; 8 at B1.1; and 69 at B2). Although the MNI is relatively low in some units (e.g., Sup, B1.1), it should be recalled that they are units with fewer remains. Notwithstanding, the European rabbit is still the main taxon represented in those sub-units. In all the studied sub-units, adult individuals predominate, representing from 75% of the total individuals at unit B1.1 to 96.7% of individuals at sub-unit A. Infantile individuals represent from 0.7% (sub-unit A) to 12.5% (sub-unit B1.1). Juveniles represent from 0% (B1.1) to 4.5% (Sup). The age of some individuals could not be accurately assessed (from 2.2%, at sub-unit A, to 12.5%, at B1.1), as the bone fragmentation makes difficult further distinctions.

Regarding the relative abundance of different rabbit anatomical elements, three bones are frequent in all the archaeological units (Figure 2): mandibles, femora and tibiae. Mandibles and tibiae always represent more than 70% of remains. Femora follow similar trends, but their representation only reaches 64.3% and 60.1% at subunits B1 and B2, respectively. Scapulae, pelvises, humeri, ulnae, radii, and calcanei are also frequent in most of the assemblages. They can reach values of approximately 62% of relative abundance (pelvis Asup), but their frequencies normally oscillate between 25 and 50% of representation. In general, long bones predominate, with a clear supremacy of posterior limbs over the anterior ones. The proportion of anterior vs posterior limbs is over 34%, in favour of posterior extremities. Skulls are normally represented by maxillae and the tympanic region. They never exceed 27.5% of representation (sub-unit A). In contrast, metapodials (metacarpals and metatarsals), phalanges, articular bones, and the axial skeleton (vertebrae and ribs) are always underrepresented. Their values of representation never exceed 12%. In the case of vertebrae and articular bones, they never reach 1% of representation. It should be taken into account that some of these remains (especially phalanges) would be recovered during the sieving process, meaning that the biases would be mitigated in that sense. This is not the case for vertebrae, however.

Capítulo 8. Molí del Salt

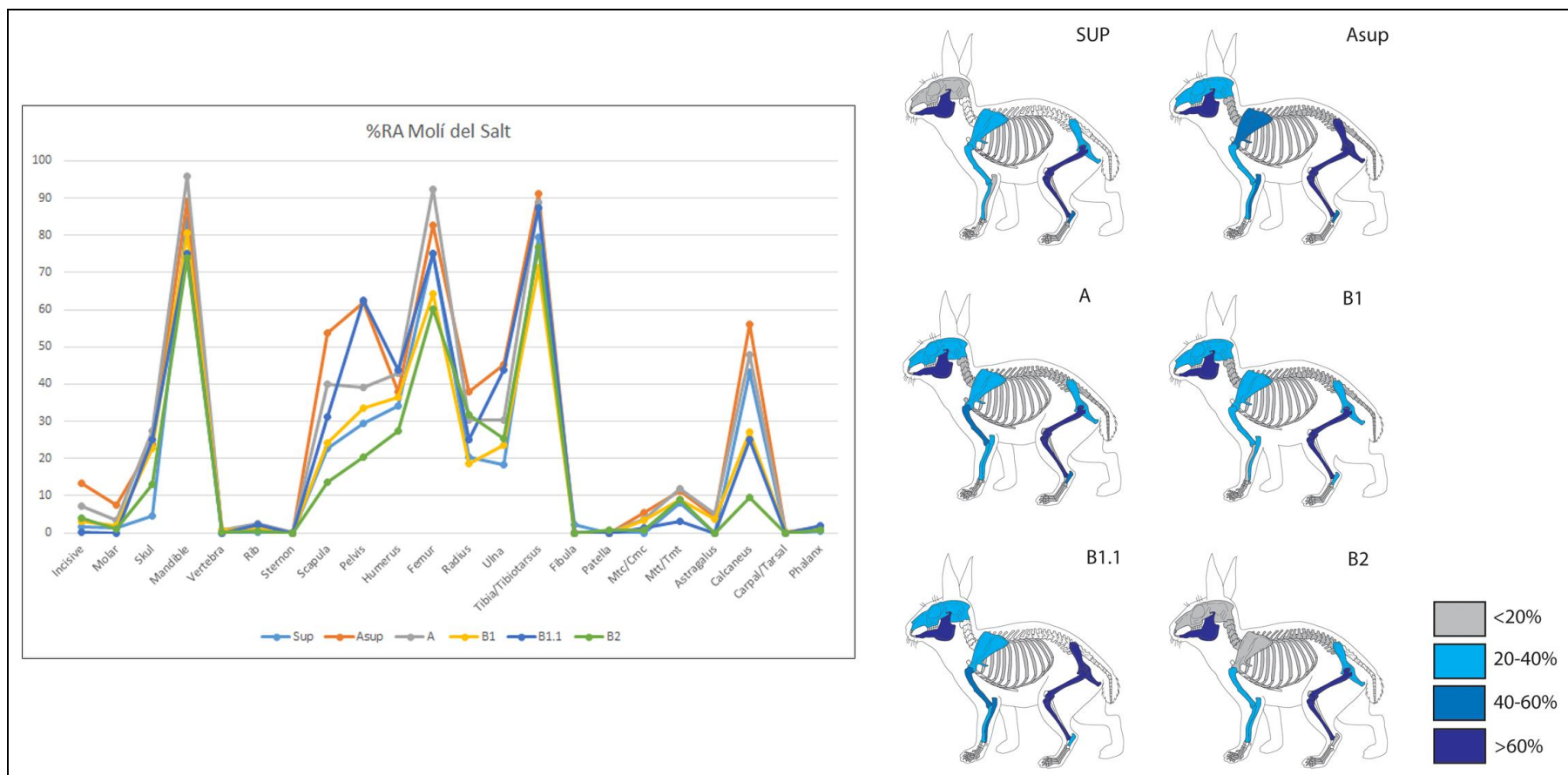


Figure 2. Percentage of Relative Abundance (%RA) of the rabbit elements recovered at Molí del Salt site, by sub-units. Both graphical and figurative images have been used to better visualise the differences between sub-units.

The *r*-Pearson correlation coefficient was computed to see if some biases exist due to the bone density of each skeletal element. The results show a low (0.36 at sub-units Sup and Asup) or moderate correlation (from 0.64 to 0.72 at the remainder sub-units) between bone preservation and their compactness. Therefore, not all the biases could be explained by bone density, especially in the case of vertebra, which are expected to be preserved.

Regarding fragmentation on rabbit remains, it is high (Table 2). The percentage of completeness never exceeds 11.2%. Long bones and girdles are the most affected elements, with proportions of complete specimens that oscillate between 4 and 0%. Some breakage patterns can be observed on long bones. The mid-shaft portions are especially important in case of the humerus, femur, and tibia, which show an average length of 30.1 mm, 35.1 mm, and 41.9 mm, respectively. They exceed half the length of the total bone-shaft in more than 55% of cases. This characteristic is significant here because mid-shaft cylinders are typically short in natural deposits (Brugal 2006) (Figure 3). They represent up to 12.5% of the humeri, femora and tibiae of each sub-unit. Nevertheless, these values could be under-represented because many elements with modern fractures were not considered, but they could also be part of mid-shaft cylinders. Proximal and distal ends of long bones are present, but with low values. For example, humerus ends only represent 25% of the humeri at sub-unit A, and 8% of humerus specimens at Sup. Femora ends are completely absent at sub-unit B1, and they represent 5.8% of the total femur remains at B1.1. Tibia ends represent from 8% (B1.1) to 4.8% (B1) of the total tibia remains. Girdles are totally fragmented, with higher preservation of the neck and the articular end (scapula), and ilium and ischium (for the pelvis). Mandibles are nearly all fragmented. Only 0.1% of these elements from sub-unit A, and 1.4% at sub-unit B1 are complete. Diastema and molar zones are the best preserved.

8137 bone fractures were analysed from the whole sequence (Sup=197; Asup=1229; A=5855; B1=457; B1.1=47; B2=357). As a result, from 79.4% (sub-unit Asup) to 100% (sub-unit B1.1) of the analysed fractures present the typical pattern of green fractures with curved angles and smooth edges. Additionally, some of these fractures are associated with peeling (2.8% at Sup; 0.7% at Asup; 0.8% at A; 1.4% at B1; 0.8% at B1.1; 0.3% at B2) due to the pressure applied to the bone to break it through the bending process (Figure 3, Table 2).

Capítulo 8. Molí del Salt

	Sup	Asup	A	B1	B1.1	B2
NISP	457	3732	15915	1403	127	993
Higher representation (%)	Mandible (84.1), Tibia (79.5), Femur (75)	Tibia (91.3), Mandible (89.1), Femur (82.6)	Mandible (95.8), Femur (92.3), Tibia (88.8)	Mandible (80.7), Tibia (71.4), Femur (64,3)	Tibia (87.5), Mandible (75), Femur (75), Pelvis (62.5)	Tibia (76.8), Mandible (73.9), Femur (60.1)
% Anterior/posterior ratio	21.1	33.9	27.1	29.4	34.3	32.1
Completeness (%)	29 (6.3)	426 (11.4)	1383 (8.7)	157 (11.2)	12 (9.4)	89 (9.1)
% mid-shaft cylinders	38 (8.3)	38 (1.0)	627 (3.9)	104 (7.4)	6 (4.7)	124 (12.5)
% peeling	13 (2.8)	25 (0.7)	122 (0.8)	20 (1.4)	1 (0.8)	3 (0.3)
Cut-marks (%)	5 (1.1)	44 (1.2)	245 (1.5)	37 (2.6)	2 (1.6)	28 (2.8)
General burning (%)	92 (20.1)	875 (23.5)	4847 (30.5)	393 (28.0)	26 (20.5)	96 (9.7)
%G1	4.3	11	3.9	15.5	11.5	8.3
%G2	46.7	50.5	64.5	59.3	53.8	25
%G3	12	9.3	8.3	9.7	15.4	42.7
%G4	10.9	12	9.2	4.3	7.7	8.3
%G5	1.1	8.2	4.7	2.5	3.8	1
% Double coloration	25	9	9.3	8.7	7.7	14.6
Chewing (%)	7 (1.5)	33 (0.9)	228 (1.4)	27 (1.9)	-	23 (2.3)
Digestive damage (%)	1 (0.2)	1 (0.03)	5 (0.03)	6 (0.4)	-	-
Root-etching (%)	106 (23.2)	213 (5.7)	1712 (10.8)	243 (17.3)	45 (35.4)	253 (25.5)
Breccia (%)	68 (14.9)	55 (1.5)	717 (4.5)	99 (7.1)	0 (0.0)	114 (11.5)
% weathering	51.5	56.3	48.5	27.3	-	8.8
% sediment pressure	29.4	32.7	30.5	51.5	-	76.3
Concretions (%)	66 (14.4)	25 (0.7)	680 (4.3)	93 (6.6)	1 (0.8)	144 (14.5)
Trampling (%)	2 (0.4)	6 (0.2)	42 (0.3)	17 (1.2)	-	21 (2.1)

Table 2. Main characteristics of the rabbit assemblage of Molí del Salt, by archaeological sub-units. The numbers in brackets refer to the percentage of representation of bones affected by this modification, announced in front of the brackets. The degrees of burning were computed considering the total burned bones.



Figure 3. Bone breakage patterns observed at Molí del Salt archaeological units. Mid-shaft cylinders of humeri (A1), femora (A2) and tibiae (A3) were observed, as well as intentional breakage through bending on a femur (B1) and on an ulna (B2) of European rabbit.

From a taphonomical perspective, cut-marks are the most direct evidence of human action on animal remains. At the Molí del Salt site, cut-marks on rabbit remains are present in all the units, with frequencies that oscillate between 1 and 3% (Table 2). They can be found on all the body portions, but with higher frequencies on those bones with high meaty content (humeri, femora and tibiae) and mandibles (Figure 4). These marks are directly related to skinning, disarticulation, and defleshing activities, with skinning and especially defleshing marks being the best rendered. At Molí del Salt, skinning cut-marks can be

found on the nasal bone and neurocranium, on the mandible diastema, and on metapodials and phalanges. Disarticulation cut-marks are present in form of incisions, sawing marks, and chop marks, mainly with an oblique or transversal orientation. They are located on the ends of long bones, on the neck of the scapula, and on the mandibular branch. Defleshing cut-marks are presented as straight incisions and scratches that can have an oblique, transversal or longitudinal orientation. They are normally located on the shaft of long bones but also on vertebra body, on the scapular border and on the ilium portion of the pelvis.

Another important modification observed on bones is burning damage (Figure 4). This alteration is the most abundant modification at Molí del Salt, with values that normally exceed 20%, and reach up to 30.5% of altered bones in the case of sub-unit A. Only sub-unit B2 presents lower values of burning (9.7%) compared to the others. Long bones are the most affected elements. All together, they represent between 40 and 55% of the total burned specimens. Considering the degrees of colouration established by Stiner et al. (1995), grade 2 of colouration is by distance the most significant. Although double colourations are important in the Sup unit, they do not have any preferential location. They are found both on the diaphysis and on the epiphyses. Charred bones (grade 3) are highly represented in the B2 sub-unit.

Additionally to anthropic modifications, carnivore damage was documented on a few rabbit bones (Table 2, Figure 5); however, their presence is anecdotal if compared to human damage. The mechanical modifications documented never exceed 2.3% of representation. Some elements present pits, punctures, scores, and crenulated edges. They are mainly located on pelvises, scapulae and long bone shafts. Occasionally, the remains present digestive damage, but the percentage is even lower than for mechanical modifications (always below 0.4% of damaged bones), and it is non-existent at sub-units B1.1 and B2. Although carnivore activity is identified at the site, it is known that humans can also chew bones and modify their surfaces during consumption. Some authors have sought criteria to differentiate the agent (Fernández-Jalvo & Andrews 2011; Landt 2007; Martínez 2009); nevertheless, this task is not easy to conduct because some common taphonomic features still remain due mainly to the high equifinality between human and carnivore chewing marks.



Figure 4. Cut-marks observed at Molí del Salt archaeological sub-units as a result of different processing activities, from skinning to defleshing. (A) left hemi-mandible. (B) left frontal bone of the skull. (C) right scapula. (D-G) radii. (H-J) humeri. All the bones are from *O. cuniculus*.

Natural intrusions have been documented at Molí de Salt by the presence of (at least) two complete or partially complete rabbit skeletons in anatomical connection, at sub-unit A. Normally, they preserve complete elements. The sandy sediments composing the stratigraphic sequence could contribute to rabbit intrusions by digging burrows that probably collapse. As consequence, they were trapped and died in the sediment. As they were trapped into the sediment matrix, any other predator or distorting element could disrupt the remains or cause the remobilisation of sediments. In fact, during the excavation process, some bioturbations were detected and documented.

Post-depositional modifications are also present in the Molí del Salt units. The two most important post-depositional modifications are the presence of fissures and root etching. Roots affect from 5.7% (sub-unit Asup) to 35.4% (sub-unit B1.1) of the rabbit bones in the site, but they also affect similar percentages of macro-faunal remains. This kind of modification is typical from rock-shelter sites, where the expansion of vegetation occurs once the site is abandoned. On the other hand, fissures are common on rabbit bones at Molí del Salt, but they are more abundant at unit Sup. The main cause for bone cracking is exposure to weather conditions, which is manifested through fissures on bones. In the upper sub-units, fissures due to weathering processes represent approximately 50% of the total fissures observed. Stages 1 and 2 of weathering are the most represented (80% of the remains with weathering action). Some fissures were also caused by sediment pressure, especially in the lower units. Breccia related to humidification and drying was also documented at relatively low percentages (from 0.7% at B1.1 to 14.5 at B2). Trampling was observed on a few elements, but its presence is punctual, as it could affect from 0% (B1.1) to 2.1% (B2) of the remains, depending on the unit. Manganese oxides were recorded and never exceed 0.2% of representation. Only at Asup does the percentage increase to 0.9%. They could be clearly distinguished from burning damage in the case of Molí del Salt, as they do not present any structural modifications related to heating processes (e.g. Shipman et al. 1984; Stiner et al 1995).

Jones' method (2006) was applied to Molí del Salt assemblages to assess possible procurement strategies of rabbits (Figure 6), but neither the humeri nor mandible measurements could show the predominance of a specific gender. At sub-units Asup and A, where the sample is wider, trends pointed to the presence of both males and females. Additionally, the presence of young individuals is low. For the rest of the units, the sample is not large enough to suggest possible trends and no clear predominance of either sex is attested.

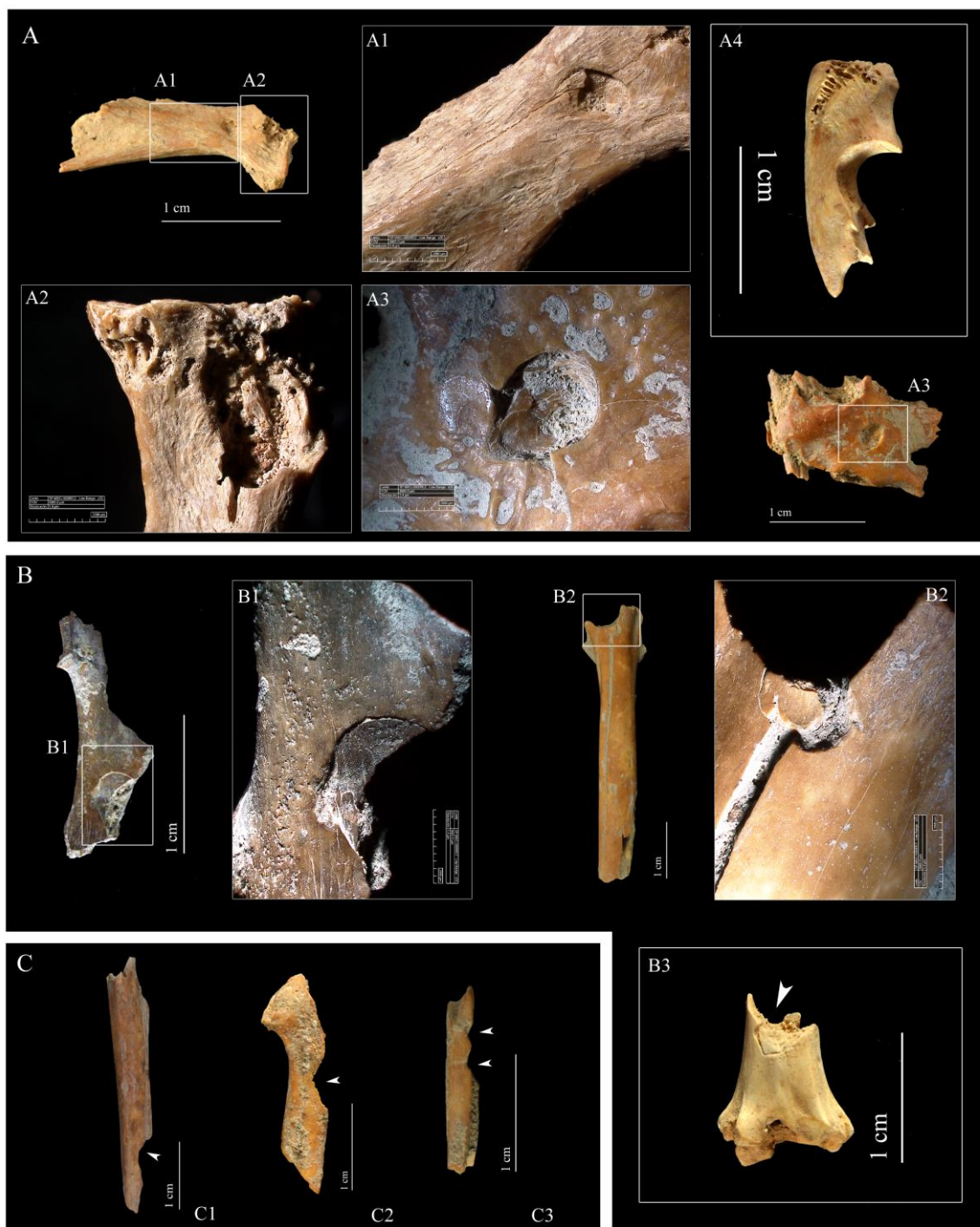


Figure 5. Mechanical modifications (pits: A1, A3; notches: B1, B2, B3, C1, C2, C3) and digestive damage (A2, A4) on European rabbit bones from Molí del Salt site. A1-A3: right scapula. A3: right hemi-mandible. A4: right ulna. B1: left pelvis. B2: right femur. B3: distal tibia (left side). C1: right tibia. C2: left femur. C3: left tibia.

Discussion: why so many rabbits?

In consonance with the results obtained at Molí del Salt, humans seem to be the main accumulator agents at the site during sequence, performing different activities. Cut-marks

on bones, burning, and intentional bone breakage confirm this. The high presence of adult individuals, as well as the high fragmentation of the assemblage –normally performed when the bone was still fresh– and diaphyseal cylinders could also support this hypothesis. Natural deaths, however, have also been identified at the site in the form of complete bones in anatomical connection registered during the excavation process (Cochard 2004, 2007; Patou-Mathis 1987; Stahl 1996; Pelletier et al. 2015). Nevertheless, these contributions seem to be punctual.

Despite the eminent human character of the Molí del Salt accumulation, some carnivore inputs are also documented at the site. Their occurrence appears to be sporadic or null in some sub-units, such as sub-unit B1.1. However, carnivores' contribution should be considered as chewing and digestive damage on bones is documented in higher proportions in some sub-units (B1, B2 –Table 2). On the one hand, the presence of diurnal birds of prey was ruled out, because they normally present high values of complete elements in their non-ingested accumulations. In the case of ingested accumulations, the fragmentation of elements is high but associated with extreme digestive damage on bones that hinders identification. Also, ingested accumulations produced by diurnal birds of prey tend to show a predominance of anterior limbs, which is not the case at Molí del Salt (Hockett 1991, 1993, 1995; Lloveras et al. 2008a, 2014a, 2014b; Sanchis 2012). On the other hand, the action of nocturnal birds of prey is also improbable, as they tend to produce moderate fragmentation of bones. Moreover, if they were accumulators, higher percentages of digested bones should be found, as digestive action in their waste is greater (Cochard 2004; Yravedra 2004, 2006; Lloveras et al. 2009b; Sanchis 2012). The particularly low number of digestive corrosions and the presence of pits, punctures and scores point toward the sporadic presence of certain small mammalian carnivores. If their contribution was significant, damage on bones should be larger. Small mammalian carnivores tend to produce high fragmentation of the remains, due to their ingestion. However, if these elements were ingested, one would expect to find large proportions of digested elements, in strong and extreme degrees. This does not fit with the percentages documented on the site. On the contrary, non-ingested specimens accumulated by mammal carnivores could provide percentages of mechanical modifications like those at Molí del Salt, but the proportion of complete elements should be high (Cochard 2004; Lloveras et al. 2008b; Sanchis & Pascual 2011; Sanchis 2012; Lloveras et al. 2012, 2016; Rodríguez-Hidalgo et al. 2013, 2015; Armstrong 2016). For these reasons, it is considered that carnivore inputs were anecdotal, and they only contribute to the assemblages with occasional actions. The presence of mammal carnivores would not be unexpected, as small carnivore specimens of red fox, wildcats, or lynx were reported in the site (Table 1). These

animals could scavenge on leftovers that humans abandoned, or they could consume leporid remains hunted when humans did not occupy the place. For one reason or another, the low carnivore activity at the site indicates that human occupations were frequent and stable.

Despite the presence of carnivore activities, the possibility that some of the recorded tooth-marks belong to humans should also be considered. Determining whether tooth-marks belong to humans or carnivores is difficult, especially because of equifinality. The main objective of both humans and carnivores when breaking bones is to access their internal nutrients. As Sanchis et al (2011) noted, when tooth-marks are associated with bending, they can be more easily linked to human activities. In contrast, when tooth-marks are the result of chewing, it is difficult to determine who produced them. Although many authors attempt to make distinctions, some conclude that humans can leave signatures similar to other mammalian carnivores on small mammal bones. Thus, elements other than tooth-mark size or the bone damage must be considered (Pérez Ripoll 2004; Fernández-Jalvo & Andrews 2011; Landt 2007; Sanchis et al. 2011; Sanchis 2012). At Molí del Salt, bone breakage through bending has been documented in combination with tooth-marks. This reinforces the possibility that humans could have caused at least some of the mechanical modifications on bones.

Regarding human-induced damage, skinning, disarticulation, and defleshing are some of the activities inferred from the cut-marks. In previous studies carried out at the site (Allué et al. 2010), the possibility of the use of conservation techniques for meat on rabbit remains was broached. This possibility was suggested due to the presence of specific wood taxa at the site that might be related to some kind of smoking processes. A similar hypothesis was proposed at the relatively close site of Balma del Gai (Nadal 1998). There, researchers linked the abundant number of cut-marks with the drying of meat, as the use of these techniques usually generates a higher percentage of cut-marks on bones. However, when this hypothesis was contemplated for Molí del Salt, the number of cut-marks did not seem to reach a high enough percentage to support it (Vaquero 2004a; Allué et al. 2010). The actual results obtained from the site (present work) also do not support this idea. Moreover, the proportion of cut-marks available today is even more reduced than the one presented in previous works, as the sample size has been further increased with stronger results. Thus, at least in the state of the research, we cannot find evidence to support the use of preservation methods at the site.

Capítulo 8. Molí del Salt



Figure 6. Scatter-plots with measurements of mandible diastema (upper part) and distal humerus (lower part) from different sub-units of Molí del Salt site, following Jones' method (2006). Elliptical shapes within the figures refer to the results obtained by Jones in her study.

Fire-induced bone damage could suggest several processes, including meat roasting, accidental burning by the contact of a fireplace with the sediment where the bones were left, or cleaning activities (e.g. Spenemann & Colley 1989; Mallol et al. 2013; Pérez et al. 2017). Roasted meat favours the digestion process, reducing the intake of bacteria and other harmful organisms, which is a significant input to consider. In the case of small game, roasting could be conducted entirely after the skinning without the need to dismembering the animal: the small size of rabbits allows the manipulation of the entire carcass. This part of the processing chain could influence the actions carried out on small prey carcasses, as after roasting, the animal can be more easily dismembered than when the meat is still raw. For the same reason, the meat can be separated from the bone in a simple way, without using tools. This may explain the low number of cut-marks observed in the whole assemblage. The presence of double colourations or differential colouration patterns on rabbit bones may also suggest the use of fire to roast meat. This phenomenon can be explained because of the carcasses' exposure to fire before the defleshing process, when they still have meat adhered, avoiding the direct exposure of the covered part of the bone (Rosell 2001; Laroulandie 2000; Lloveras et al. 2009a). At Molí del Salt, any pattern of colour distribution among bones exists, as several (overlapped) processes could have occurred after the primary action. This fact, together with high fragmentation, makes the burning alteration difficult to interpret. Additionally, the possibility that double colourations could be accidental or a consequence of other types of intentional processes (e.g. bones thrown into the fire for cleaning purposes; see Spennemann and Colley 1989) cannot be ruled out (e.g. Lyman 1994; Rosell 2001; Cáceres 2002; Pérez-Luis 2014). In the case of macro-fauna, some researchers explain phenomena linked to the use of bones (especially the epiphyses) as fuel (e.g. Costamagno et al. 1999, 2005, 2010; Théry-Parisot 2001, 2002; Théry-Parisot et al. 2009). Nevertheless, in our case, it should be expected to find a higher number of carbonised or calcined bones if it was the stated situation (grades 3 to 5, Stiner et al. 1995; Costamagno et al. 2010). The possibility that bones were burnt accidentally can also explain the high incidence of burning. As studied, hearths lying over previously abandoned bone remains can alter the bones and the sediments where they were inserted (Mallol et al. 2013; Rhodes et al. 2016).

When meat is removed, bones already preserve some internal nutrients that can be consumed. Intentional bone breakage is aimed at obtaining the bone marrow of long bones and the fat contained in epiphyses and articular bones (Pérez Ripoll 2005; Sanchis et al. 2011; Lloveras et al. 2009a; Cochard, et al. 2012; Sanchis 2012). The process of bone breakage can leave some patterns attested in the archaeological record, such as mid-shaft cylinders. According to ethnography, the obtaining of shaft cylinders requires the crushing

of the epiphyses to suck the bone marrow or to extract it with the aid of a small stick (Jones 1983; Hockett 1994). Additionally, differences aside, Oliver (1993) observed that Hadza always cook the bones of small antelopes (1-9 kg) before breaking them to allow more efficient marrow removal. Although Oliver's studies were focused on macro-faunal species, his assumptions would be taken into account, as the factors that motivate cooking before marrow extraction in the small-sized animals he studied might be applied to small prey. The cooking/roasting process solidifies the marrow and facilitates its extraction. Therefore, in spite of the dissimilarity of the assemblages, the small bone dimensions of rabbits could favour similar scenarios. When a bone is exposed to fire, however, it is expected to generate mixed fracture edges when cracking, in addition to low degrees of colouration (e.g. Thurman & Willmore, 1981; Buikstra & Swegle, 1989), and this does not seem to be the case at Molí del Salt.

Notwithstanding, bone breakage on small prey can be performed in different ways: applying pressure with teeth (chewing), using a hard hammer to crush the epiphyses, or bending the bone to produce its collapse. The result of bone breakage through bending is diagnostic of anthropogenic damage, as it produces irregular fracture edges with peeling (Cochard 2004; Sanchis et al. 2011). At Molí del Salt, bone breakage through bending has been documented in all the units in certain cases in combination with tooth-marks. Regarding the use of the other breakage techniques, they are difficult to distinguish because (a) the complex discrimination of human tooth-marks produced when cracking bones with teeth, if no other diagnostic element is present; and (b) it is complicated to discriminate anthropogenic cracking fractures when using a hard hammer on such fragile bones as leporids. Along this line, Cochard (2004) and Cochard et al. (2012) suggest that the absence of epiphyses in archaeological assemblages may be linked to the complete cracking of these portions when performing bone breakage with a stone hammer. This phenomenon could explain most of the absences of long bone epiphyses at Molí del Salt. The possibility that part of the epiphyses disappears due to its fragility or because of bone density (proximal humerus and tibia or distal femur), however, cannot be ruled out (Nadal, 1998; Pavao & Stahl, 1999).

Another important point is the relatively low representation of vertebrae in all the units of Molí del Salt. The scarcity of some elements, such as ribs or phalanges, can be explained due to bone density, but vertebrae are expected to be preserved. According to *r*-Pearson's correlation, these biases cannot be explained by bone density. Therefore, further explanations should answer this phenomenon. One possibility is that the high fragmentation of the assemblage could influence the identification of the remains.

Nonetheless, despite the fragmentation, it should be expected that leporid vertebrae could be easily determined. Additionally, most of the non-determined elements seem to be part of long-bone shafts. It is worth mentioning an ethnographic case that describes how an indigenous group from California, known as Cahuilla, used to crack bones and grind them with the objective of mixing the resulting dust and tiny fragments with other food (Bean 1974). Although this situation is not specifically described for vertebrae, the possibility that these elements were pulverised to conduct similar processing cannot be totally ruled out. Therefore, this question remains unresolved.

In addition to the origin of the accumulation, rabbit remains could provide clues about the procurement strategies at the site. Jones (2006) argues that when an assemblage is predominated by female individuals and/or young rabbits, it can be related to the mass collection of rabbits near the burrows, as humans knew where the burrows were and could use their experience to capture them all together. This strategy can be linked to good knowledge of the landscape and good territorial management. If male adult rabbits predominate or a mixture of sexes exists, it might be related to individual acquisition of prey, probably by opportunistic encounter rates. At Molí del Salt, and according to her method, there is not a clear predominance of adult females in any of the assemblages (Figure 6). This could fit with a possible scenario of individual acquisition of prey. The low presence of young rabbits at the site seems to discard the mass collecting procurement of rabbits near their burrows. Nonetheless, Cochard et al. (2012) mentioned that the absence of infantile or juvenile leporids could be the consequence of (a) lack of interest in these individuals by humans; (b) low availability of young rabbits during specific periods of the year, such as winter; or (c) the destruction of not-completely formed bones due to their bone density. It may hide possible patterns of mass collecting, in case adult females were abundant in the studied assemblage. Additionally, Pelletier et al. (2015) worked on the same rabbit sample as Jones (2006), realising that their observations were different from those in Jones' research, as they could not distinguish possible gender groups. They conclude that a bias exists when taking measurements of bones, as the way the measures were taken could influence the results (Pelletier et al. 2015). In view of the above, a similar situation could be stated at Molí del Salt. Martínez-Polanco et al. (2016) mentioned the use of distal humerus measurements to infer sex-ratios at sub-unit Asup. According to their results, there is a clear predominance of adult females in this specific unit. For the present study, new measurements were taken on a wider sample, with different results. Thus, this case could be taken as an example of how outcomes could depend on the way the measures were taken. It should be noted, however, that the sample measured from Asup unit presented here is larger than that presented by Martínez-Polanco et al. (2016),

which would be at least partially responsible for these differences. Additionally, if sexual dimorphism on rabbits exists on current specimens, it would be expected that those differences could be observed on ancient remains, as Cochard et al. (2012) and Blasco et al. (2013) noted. For this reason, it would be necessary to examine this subject in future studies to achieve conclusive results. Although Jones' method has been questioned, the high presence of rabbits at the site –especially at sub-unit A- suggests the use of some kind of procurement technique allowing the acquisition of a large amount of prey. Although the site sequence is part of a palimpsest, 455 MNI at sub-unit A is an important number, which could indicate that some specific methods were used to hunt rabbits beyond individual acquisitions. Some studies describe the use of several techniques to hunt specific taxa such as leporids. For example, Bean (1974) mentions the use of different methods for leporid procurement in Cahuilla groups (the use of bows and arrows, throwing weapons, nets, snares, traps, or setting the shrubs where leporids live on fire). Nelson (1973) also mentioned the use of communal traps used by Eskimos. Similarly, Lupo and Schmitt (2005) stated that net hunting and other mentioned methods were used to hunt small prey in the Bofi and Aka groups. Net hunting is especially used when high frequencies of certain small fauna are available. In consequence, it would not be strange for at least some of these techniques to have been used at Molí del Salt, where there is an important availability of rabbits in the area near the site.

From an occupational point of view, the exploitation of resources from the immediate surroundings of the site supports the possibility of longer and more stable occupations and a good knowledge of the landscape, as human populations know how to find certain specific resources. In that sense, some authors hold that leporid-rich accumulations are usually related to long-term occupation dynamics in archaeological sites, which could imply radical changes in the socio-economic organisation of human groups during the Upper Palaeolithic, i.e. longer and more intensive occupations (Cochard & Brugal 2004; Sanchis et al. 2016). They argue that socio-economic changes have tended to be related to technical innovations and complex organisations. Nevertheless, technical innovations are not always an explanation for the abundance of small prey in the archaeological record, at least in early times, such as in the case of Bolomor Cave (Blasco et al. 2013) or the level 4 of les Canalettes (Cochard 2004; Cochard et al. 2012). Other parameters, such as the type of exploitation, availability of prey, and the functionality and environmental conditions of the site will influence the taxonomic spectrum found. As mentioned by Lorenzen et al. (2011), the particular conditions for each species will affect the way they react to changing situations. They use this argument to explain the decline/extinction/continuity of megafauna in Eurasia and North America after 45 ky. As they argue, climatic changes and

human expansion will affect taxa in different ways. Therefore, the most versatile species will have a higher probability of surviving habitat redistribution and fragmentation. This would explain some changes in the faunal spectrum during the Upper Palaeolithic, as some species disappeared and humans should have focused their hunting strategies on other resources. As was the case for reindeer in some parts of Eurasia (Lorenzen et al., 2011), the high reproduction rates of rabbits, as well as their high ecological flexibility, favours their better adaptation to new climate conditions. This would promote their exploitation in areas such as the Levantine façade of Iberia, whose environment and geographic conditions were prone to their development. This seems the stated situation at Molí del Salt. Rabbits were well adapted to the ecological conditions where the site is located. For this reason, rabbits were abundant under natural conditions, which make them an attractive resource to exploit. In addition, this human adaptation is not only observed in the faunal record but also on plant exploitation and raw material procurement from outcrops close to the site (Vaquero 2004a; Vaquero et al. 2005, 2012; García Catalán & Vaquero 2007; Allué et al. 2010; Soto et al. 2011; Soto 2015). Regarding subsistence strategies at Molí del Salt, humans seemed to have adapted to the surroundings of the site and exploited different available resources, from ungulates to small prey (Vaquero 2004a; Allué et al. 2010). The maximisation of available resources is evidenced by the high number of activities that humans performed on faunal remains (from the acquisition of furs and meat defleshing to the extraction of internal nutrients through bone breakage). This trend is continuous along the sequence, not showing any change at the beginning of the Holocene, with the development of Mesolithic culture.

Apart from the inferences that can be carried out in the site, the Molí del Salt site yields the opportunity to study the dynamics of human populations during those poorly understood moments in north-eastern Iberia. In this area, two main problems exist when discussing faunal studies during this period. First, few sites allow the study of complete sequences from the Late Upper Palaeolithic to the Mesolithic. Only Balma de la Margineda (Guilaine & Martzluff 1995), Balma de Guilanyà (Casanova et al. 2007, 2012) and La Cativera (Allué et al. 2000) have units corresponding to both periods. Filador rock-shelter has been recently included in this group, as one of its uppermost units (unit 2) presents stone tools that seem to be ascribed to the Mesolithic (García-Argüelles et al. 2005). Additionally, both cultural periods are usually separated by a hiatus of occupation or erosive processes taking place at the beginning of the Holocene. The scarcity of archaeological sites is marked during the Mesolithic period. Sota Palou (C.R.P.E.S. 1985), Font del Ros (Martínez-Moreno & Mora 2011a) Roc del Migdia (Yll et al. 1994) and Abric Agut (Vaquero 2004b) are examples of sites with well-established chronologies that can be added to the

abovementioned sites, but the list is limited. For the Upper Palaeolithic period, many other sites are known (e.g., Mir & Freixas 1993; Estrada et al. 2004, 2011; García-Argüelles et al. 2004, 2005; Fullola & García-Argüelles 2006; Rodríguez 2014). Contrary to the Mesolithic, they allow the study of cultural behaviours during this period. The second problem to address is the poor preservation of faunal remains in most of the mentioned archaeological sites, as they are hardly affected by post-depositional processes (Nadal 1998).

Contrary to Molí del Salt, there are other archaeological sites where some similarities and differences can be noticed (Table 3). At the northern part of Catalonia near the Pyrenees, some archaeological sites are characterised by the predominance of the Iberian ibex, such as Balma de la Margineda and Balma de Guilanyà (Guilaine & Martzluff 1995; Guilaine et al. 2008; Martínez-Moreno & Mora 2011b). Rabbits are not abundant in these places. It can be related to the mountain environments where these sites are located, which do not promote good conditions for leporid development. Contrary to that, these areas favour the expansion of goats, as observed in their sequences (Rufà & Vaquero in prep).

	Cova del Parco (Epipaleolithic Units)	Balma del Gai	Abric Agut	Font Voltada	Molí del Salt
References	<i>Nadal 1998; Petit et al. 2009</i>	<i>Nadal 1998; García-Argüelles et al. 2004; Estrada et al. 2011</i>	<i>Ibáñez 2006; Vaquero et al. 2002</i>	<i>Mir & Freixas, 1993; Nadal 1998</i>	<i>Present study</i>
Dating	c. 13.2-10.1 Kyr BP	c. 11.1-8.9 Kyr BP	c. 10.4-8.5 Kyr BP	c.10.9 kyr BP	c. 15.3-8.7 Kyr BP
% Leporidae	76.3-99%	c. 99%	86.96-90.7%	95.74%	92.7-99.3%
Main activity	No data	Skinning	Burning	Burning, but also cut-marks	Defleshing

Table 3. Comparison of Molí del Salt leporid accumulations with those from sites in the nearby area.

In the centre area of Catalonia, from the Catalan Central Depression to the Catalan Pre-Coastal Range, some archaeological sites show a predominance of rabbits in their archaeological record (Table 3). This is the case at Balma del Gai, Font Voltada, the Abric Agut and Cova del Parco, in its Holocene units (Mir & Freixas 1993; Nadal 1998; Estrada et al. 2004, 2011; Fullola et al. 2004; Ibáñez 2006; Rosado-Méndez et al. 2015). There, the exploitation of rabbit resources is similar than in the case of Molí del Salt, and the intensification of their use is noticed in many ways. In the nearby area of Molí del Salt, there are other sites with similar chronologies, but their sediments have high pH acidity, which does not allow for good preservation of faunal remains.

In the case of Parco, the processing of rabbits is less obvious, as the percentage of macro-faunal remains is still notable. Nonetheless, they are present with significant values (Table 3). The importance of other faunal resources can be due to its location very close to the mountains, which are inhabited by goats that also form part of the human diet. Thus, environmental conditions seem to influence on the taxa represented in an archaeological site; or, at least, it is a factor that should be considered when analysing an archaeological sequence. In other sites where there is supremacy of small game among human activities, some peculiarities stand out. At Abric Agut, cut-marks do not exist on bone remains, but burning damage is important and can arrive up to 91.2% at unit 4.5 or 50% of affectation at unit 4.7a (Ibáñez 2006). There, root etching is important, which makes the preservation of cut-marks on bone surfaces impossible. Nonetheless, their anthropogenic origin seems unquestionable.

On the other hand, the Balma del Gai and Font Voltada sites are highly anthropised (Nadal 1998; Mir & Freixas 1993; Estrada et al. 2004, 2011). As in the case of Abric Agut, the presence of high burning damage at Font Voltada stands out, where more than 50% of the remains were affected (Nadal 1998; Rosado-Méndez et al. 2015). The intensification of other activities such as cleaning could explain these high frequencies. These values are even more pronounced than those at Molí del Salt, where the number of burnt bones is already high. In the case of Balma del Gai, the importance of activities related to the skinning of rabbits is remarkable (Nadal 1998; García-Argüelles et al. 2004), also confirmed by residue analyses on stone tools, which were mainly used to prepare dried furs (García-Argüelles et al. 2004). In the case of Molí del Salt, skinning was also documented, but less frequently than other processing activities, such as defleshing. The high human activity on rabbit remains at Molí del Salt, as well as in other sites close to it, testifies to the maximisation of available resources in their immediate surroundings. This reflects that humans were adapted to the environment and knew where and how to find their resources. This translates into good control of the territory and is probably linked to stable occupations in the area.

Conclusions

The Molí del Salt site is a good example to understand the subsistence strategies of human populations at the end of the Upper Palaeolithic and the Mesolithic. As evidenced through taphonomical analysis on faunal remains, humans were capable of exploiting different environments, focusing their attention on rabbits. On the one hand, the high incidence of humans on animal specimens attests a maximisation of resources. It is evidenced by the

variety of activities observed, from skinning to bone marrow extraction. The presence of mid-shaft cylinders and high fragmentation suggest an intense use of animals' internal nutrients (e.g. marrow/grease). From rabbits, humans could not only obtain food benefits (meat, marrow, fat) but also resources not geared to nutritional purposes, such as the procurement of furs.

On the other hand, the high presence of rabbits at Molí del Salt is due to the fact that they are an abundant and rich resource in the area, which favours their capture. The versatility of this taxon propitiates that they could expand to different ecological landscapes, probably favoured by environmental changes occurring during the Upper Palaeolithic. Furthermore, their high breeding rates allow them to be hunted without overexploitation. It facilitates their survival success, as they can continue being an important resource for human populations through the time without being endangered. Likewise, despite sex-ratios not reflecting possible trends in procurement strategies at the site, the large number of individuals represented in some of the units suggests the use of a variety of possible trapping techniques (traps, snares and nets). It would allow the hunting of more individuals than using traditional hunting methods.

Putting this question aside, carnivores also took part in the Molí del Salt assemblages, at least as punctual culprits. Because their activities are scarce, with some tooth-marks and digestion marks on bones, the possibility of scavenging cannot be totally ruled out. Regarding tooth-marks, the possibility that humans could produce part of the mechanical modifications initially associated with carnivores has been suggested because of the high anthropogenic incidence in the assemblage. If this were true, carnivore inputs would be even more infrequent, reinforcing the intensive occupation of the site by humans.

To summarise, the faunal representation at Molí del Salt complement previous studies carried out in the site, which contemplates relatively long and stable occupations.

Acknowledgements

The Molí del Salt excavations are also supported by the Ajuntament de Vimbodí i Poblet and the Consell Comarcal de la Conca de Barberà. Anna Rufà is a beneficiary of a pre-doctoral grant from the Spanish Ministry of Culture, Science and Sports, under Grant FPU12/00238. This research has the sponsorship of CERCA Programme/Generalitat de Catalunya. We are very grateful to the two anonymous reviewers for their constructive comments that helped to improve the manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

This work was supported by the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness (MINECO/FEDER) [grant number HAR2013-48784-C3-1-P], [grant number HAR2016-76760-C3-1-P], [grant number CGL2015-65387-C3-1-P], [grant number CGL2015-68604-P] [grant number CGL2016-80000-P]; the Generalitat de Catalunya [grant number 2014 SGR 900], [grant number 2014/100573], [grant number 2014/100574]; the Seneca Foundation [grant number 19434/PI/14]; the Ajuntament de Vimbodí i Poblet; the Consell Comarcal de la Conca de Barberà; and Spanish Ministry of Culture, Science and Sports [grant number FPU12/00238].

References

- Adovasio JM, Soffer O, Klíma B. 1996. Upper Palaeolithic fibre technology: Interlaced woven finds from Pavlov I, Czech Republic, c. 26,000 years ago. *Antiquity*. 70:526–534.
- Allué E, Angelucci DE, Cáceres I, Flocchi C, Fontanals M, García M, Huguet R, Ollé A, Saladié P, Vergès JM, Zaragoza J. 2000. El registro paleoecológico y arqueológico de La Catierra (El Catllar, Tarragona): datos preliminares sobre el límite Pleistoceno-Holoceno en el sur de Cataluña. In: Oliveira V., editor. 3o Congresso de Arqueologia Peninsular. Porto: ADECAP; p. 81–98.
- Allué E, Ibáñez N, Saladié P, Vaquero M. 2010. Small preys and plant exploitation by late pleistocene hunter-gatherers. A case study from the Northeast of the Iberian Peninsula. *Archaeol Anthropol Sci*. 2:11–24.
- Altuna J. 1992. The environment during the Upper Pleistocene in the Cantabrian region, with especial reference to its mammal faune. *Munibe*. 43:13–29.
- Álvarez-Fernández E. 2011. Humans and marine resource interaction reappraised: archaeofauna remains during the late Pleistocene and Holocene in Cantabrian Spain. *J Anthropol Archaeol*. 30:327–343.
- Andrews P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. London: University of Chicago Press.
- Andrews, P., Cook, J. 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man New Ser*. 20:675–691.

Armstrong A. 2016. Eagles, owls, and coyotes (oh my!): Taphonomic analysis of rabbits and guinea pigs fed to captive raptors and coyotes. *J Archaeol Sci Reports* 5: 135–155.

Aura JE, Jordá J, Pardo JF, Morales JV, Pérez M, Villalba MP, Alcover JA. 2009. Economic transitions in finis terra. *Before Farming*. 2009:1–17.

Aura JE, Villaverde V, Pérez Ripoll M, Martínez Valle R, Guillem P. 2002. Big Game and Small Prey: Paleolithic and Epipaleolithic Economy from Valencia (Spain). *J Archaeol Method Theory*. 9:215–268.

Aura JE, Villaverde V, Morales M, Sainz C, Zilhao J, Straus LG. 1998. The Pleistocene–Holocene transition in the Iberian Peninsula: Continuity and change in human adaptations. *Quat Int*. 49–50:87–103.

Barnosky AD, Koch PL, Feranec RS, Wing SL, Shabel AB. 2004. Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents. *Science*. 306:70–75.

Barone R. 1976. *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. Paris: Vigot Freres, Editeurs.

Barone R, Pavaux C, Blin PC, Cuq P. 1973. *Atlas d’anatomie du lapin*. Paris: Masson & C.

Bean LJ. 1974. *Mukat’s people. The Cahuilla indians of Southern California*. London: University of California Press.

Behrensmeier AK. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*. 4:150–162.

Binford LR. 1981. *Bones: ancient men and modern myths*. New York: Academic Press.

Bird DW, Bird R, Codding B. 2009. In pursuit of mobile prey: Martu hunting strategies and archaeofaunal interpretation. *Am Antiq*. 74:3–29.

Blasco R, Blain H-A, Rosell J, Díez JC, Huguet R, Rodríguez J, Arsuaga JL, María Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2011. Earliest evidence for human consumption of tortoises in the European Early Pleistocene from Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain. *J Hum Evol* 61: 503-509.

Blasco R, Fernández Peris J. 2012a. Small and large game: Human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus - Palevol*. 11:265–282.

Blasco R, Fernández Peris J. 2012b. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat Int*. 252:16–31.

Blasco R, Fernández Peris J, Rosell J. 2010. Several different strategies for obtaining animal resources in the late Middle Pleistocene: The case of level XII at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus Palevol.* 9:171–184.

Blasco R, Finlayson C, Rosell J, Marco AS, Finlayson S, Finlayson G, Negro JJ, Pacheco FG, Vidal JR. 2014. The earliest pigeon fanciers. *Sci Rep.* 4:5971.

Blasco R, Rosell J, Fernández Peris J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: A zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat Sci Rev.* 70:124–144.

Blasco R, Rosell J, Fernández Peris J, Cáceres I, Vergès JM. 2008. A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *J Archaeol Sci.* 35:1605–1618.

Blasco R, Rosell J, Rufà A, Sánchez Marco A, Finlayson C. 2016. Pigeons and choughs, a usual resource for the Neanderthals in Gibraltar. *Quat Int.* 421: 62-77.

Bochenski ZM, Tomek T. 2009. A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Preliminary determination. Kraków: Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences.

Bochenski ZM., Tomek T, Wilczyński J, Svoboda J, Wertz K, & Wojtal P. 2009. Fowling during the Gravettian: the avifauna of Pavlov I, the Czech Republic. *J Archaeol Sci.* 36(12): 2655-2665.

Brain CK. 1981. *The Hunters or the hunted? An introduction to African Cave Taphonomy.* Chicago (IL): University of Chicago Press.

Brugal JP. 2006. Petit gibier et fonction de sites au Paléolithique supérieur. Les ensembles faunistiques de la grotte d’Anecrial (Porto de Mos, Estremadura, Portugal). *PALEO* 18:45-68.

Buikstra JE, Swegle M. 1989. Bone modification due to burning: experimental evidence. In: Bonnicksen R, Sorg MH, editors. *Bone Modif.* Orono: University of Maine Center for the Study of the First Americans; p. 247–258.

C.R.P.E.S. 1985. Sota Palou. Campdevàrol. Un centre d’intervenció prehistòrica postglaciària a l’aire lliure. Girona: Diputació de Girona.

Cáceres I. 2002. *Tafonomía de yacimientos antrópicos en karst. Complejo Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos), Vanguard cave (Gibraltar) y Abric Romaní (Capellades, Barcelona).* Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.

Cacho I, Fumanal MP, López P, Pérez Ripoll M, Martínez Valle R, Uzquiano P, Aranz A, Sánchez Marco A, Sevilla P, Morales A, et al. 1995. El Tossal de la Roca (Vall d'Alcalà, Alicante). Reconstrucción paleoambiental y cultural de la transición del Tardiglaciario al Holoceno inicial. *Recer del Mus d'Alcoi*. IV:11–101.

Callou C. 1997. Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre *Oryctolagus*) et du lièvre (genre *Lepus*) en Europe occidentale. In: Desse J, Desse-Berset N, editors. *Fiches d'ostéologie Anim pour l'archéologie Série B Mammifères*. Centre de Valbonne Sophia Antipolis: APDCA.

Callou C. 2003. De la garenne au clapier: étude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale. Paris: Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Casanova J, Martínez-Moreno J, Mora R. 2007. Traçant l'ocupació dels Pirineus: la Balma Guilanyà i els caçadors recol·lectors del Tardiglaciario i l'Holocè antic al Prepireneu Oriental. In: *Trib d'Arqueologia 2006*; p. 59–83.

Casanova J, Martínez-Moreno J, Mora R. 2012. Balma de Guilanyà: ocupacions de muntanya durant el MIS 1 al vessant sud dels Pirineus Orientals. In: *I Jornades d'Arqueologia la Catalunya Cent*, Manresa, 28-30 d'octubre 2010; p. 59–64.

Cochard D. 2004. *Les leporides dans la subsistence paleolithique du sud de la France*. Bordeaux: Université Bordeaux I.

Cochard D. 2007. Caractérisation des apports de Léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologique à la couche VIII de la grotte Vaufréy. In: Evin J, editor. *Un siècle Constr du discours Sci en Préhistoire Actes du Congrès du Centen la Société Préhistorique Française un siècle Constr du discours Sci en Préhistoire* (Avignon, 20 au 24 Sept 2004). Vol. 3. *Mémoire de la Société Préhistorique Française*; p. 467–480.

Cochard D, Brugal J-P. 2004. Importance des fonctions de sites dans les accumulations paléolithiques de Léporidés. In: Brugal J-P, Desse J, editors. *Petits Animaux Sociétés Hum - Du complément Aliment aux ressources Util Actes des XXIVe Rencontres Int d'Archéologie d'Histoire d'Antibes*. Antibes; p. 283–296.

Cochard D, Brugal JP, Morin E, Meignen L. 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quat Int*. 264:32–51.

Codding, B.F., Porcasi JF, Jones TL. 2010. Explaining prehistoric variation in the abundance of large prey: a zooarchaeological analysis of deer and rabbit hunting along the Pecho Coast of Central California. *J Anthropol Archaeol*. 29:47–61.

Cohen A, Serjeantson D. 1996. A manual for the identification of bird bones from archaeological sites. Revised ed. London: Archetype Publications Ltd.

Conard NJ, Malina M, Munzel SC. 2009. New flutes document the earliest musical tradition in southwestern Germany. *Nature*. 460:737–740.

Costamagno S, Griggo C, Mourre V. 1999. A roche experimentale d'un problema taphonomique. Utilisation de combustible osseaux au Paleolithique. *Préhistoire Eur*. 13:167–194.

Costamagno S, Laroulandie V. 2004. L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique: un inventaire taphonomique et archéozoologique. In: Brugal JP, Desse J, editors. *Petits animaux Soc Hum Du complément Aliment aux ressources Util XXIVe Rencontres Int d'Archéologie d'Histoire d'Antibes*. Antibes; p. 403–416.

Costamagno S, Théry-Parisot I, Guilbert R. 2005. Taphonomic consequences of the use of bones as fuel. Experimental data and archaeological applications. In: O'Connor T, editor. *Biosph to Lithosph New Stud Vertebr taphonomy 9th ICAZ Conf Durham 2002*. Oxford: Oxbow Books.

Costamagno S, Thery-Parisot I, Kuntz D, Bon F, Mensan R. 2010. Taphonomic Impact of Prolonged Combustion on Bones used as Fuel. *Taphon Burn Org Residues Combust Featur Archaeol Context*. 2:169–183.

D'Errico F, Laroulandie V. 2000. Bonetechnology at the Middle–Upper Palaeolithic transition. The case of the worked bones from Buran-Kaya III level C (Crimea, Ukraine). In: Orschiedt J, Weniger GC, editors. *Neanderthals Mod humans—discussing Transit Cent East Eur from 50000–30000 BP*. Mettmann: Neanderthal Museum; p. 227–242.

Dodson P, Wexlar D. 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* 5: 275–284.

Domínguez-Rodrigo M, de Juana S, Galán AB, Rodríguez M. 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *J Archaeol Sci*. 36:2643–2654.

Estrada A, García-Argüelles P, Nadal J. 2004. Les excavacions a la Balma del Gai (Moià, Bages). In: Genera M, editor. *Actes les Jornades d'Arqueologia i Paleontol 2001 Vol I. La Garriga: Direcció General del Patrimoni Cultural. Servei d'Arqueologia*; p. 135–143.

Estrada A, Nadal J, García-Argüelles P, Lloveras L, Costa J. 2011. Els darrers caçadors-recol·lectors del Moianès. *La Balma del Gai. Moià: OAL Museu Municipal de Moià*.

Fernández-Jalvo Y. 1992. Estudio tafonomico de microvertebrados en el tafosistema carstico Atapuerca-Ibeas (Burgos) Interpretation paleoecologica y determination de criterios de correlation. Madrid: Universidad Complutense de Madrid.

Fernández-Jalvo Y, Andrews P. 2011. When humans chew bones. *J Hum Evol.* 60:117–123.

Fernández-Jalvo Y, Andrews P, Denys C. 1999. Cut marks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-I. *J Hum Evol.* 36:587–589.

Finlayson C, Brown K, Blasco R, Rosell J, Negro JJ, Bortolotti GR, Finlayson G, Sánchez Marco A, Pacheco FG, Rodríguez-Vidal J, et al. 2012. Birds of a Feather: Neanderthal Exploitation of Raptors and Corvids. *PLoS One.* 7:1–9.

Fiore I, Gala M, Tagliacozzo A. 2004. Ecology and subsistence strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *Int J Osteoarchaeol.* 14:273–286.

Fontana L. 2004. Le statut du lièvre variable (*Lepus timidus*) en Europe Occidentale au Magdalénien: premier bilan et perspectives. In: Brugal JP, Desse J, editors. *Petits animaux Soc Hum Du complément Aliment aux ressources Util XXIVe Rencontres Int d'Archéologie d'Histoire d'Antibes.* Antibes: Editions APDCA; p. 297–312.

Fullola JM, García-Argüelles P. 2006. La cueva del Parco (Alòs de Balaguer, Lleida) y el abrigo del Filador (Margalef de Montsant, Tarragona). In: Alday A, editor. *El mesolítico muescas y denticulados en la cuenca del Ebro y el litoral mediterráneo Penins.* Diputación Foral de Álava, Departamento de Cultura; p. 121–133.

Fullola JM, Petit MA, Mangado X, Bartrolí R, Albert RM, Nadal J. 2004. Occupation Epipaleolithique microlamellaire de la Grotte du Parco (Alòs de Balaguer, Catalogne, Espagne). In: *Actes du XIVème Congrès UISPP, Univ Liège, Belgique, 2-8 setembre 2001 Sect 7 Le Mésolithique.* BAR International Series 1302; p. 121–128.

García-Argüelles P, Nadal J, Estrada A. 2004. Balma del Gai rock shelter: an Epipaleolithic rabbit skinning factory. In: *Actes du XIVème Congrès UISPP, Univ Liège, Belgique, 2-8 setembre 2001 Sect 7 Le Mésolithique.* BAR International Series 1302; p. 115–120.

García-Diez M, Vaquero M. 2015. Looking at the Camp: Paleolithic Depiction of a Hunter-Gatherer Campsite. *PLoS One.* 10:1–17.

García - Argüelles P, Nadal J, Fullola JM. 2005. El abrigo del Filador (Margalef de Montsant, Tarragona) y su contextualización cultural y cronológica en el Nordeste peninsular. *Trab Prehist.* 62:65-83.

García Benito C, Alcolea M, Mazo C. 2016. Experimental study of the aerophone of Isturitz: Manufacture, use-wear analysis and acoustic tests. *Quat Int.* 421:239–254.

García Catalán S, Vaquero Rodríguez M. 2007. La indústria lítica del nivell Asup del Molí del Salt (Vimbodí) dins del Paleolític superior final al sud de Catalunya. *Aplec de Treballs (Montblanc)*. 25:9–22.

Guennouni MKEL. 2001. Les lapins du Pleistocene Moyen et Superieur de quelques sites prehistoriques de l'Europe mediterraneenne: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, La Grotte du Lazaret, La Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. *Étude paleontologique, archeozoologique*. Paris: MNHN.

Guilaine J, Barbaza M, Martzluff M. 2008. Les excavacions a la balma de la Margineda (1979-1991). Vol. IV. Andorra la Vella: Govern d'Andorra.

Guilaine J, Martzluff M. 1995. Les excavacions a la balma de la Margineda (1979-1991), Vol. I. Andorra la Vella: Govern d'Andorra.

Guleç E, Howell CF, White TD. 2009. Dursunlu - a new Lower Pleistocene faunal and artifact-bearing locality in southern Anatolia. In: Ullrich H, editor. *Hominid Evol - lifestyles Surviv Strateg*. Gelsenkirchen/Schwelm: Archaea; p. 349–364.

Hawkes K, O'Connell JF, Blurton Jones NG. 2001. Hunting and Nuclear Families Some Lessons from the Hadza. *Curr Anthropol.* 42:681–709.

Hesse B. 1985. Archaic exploitation of small mammals and birds in northern Chile. *Estud Atacamenas.* 7:42–61.

Hockett BS. 1991. Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *Am Antiq* 56 (4): 667–679.

Hockett BS. 1993. Taphonomy of the leporid bones from Hogup Cave, Utah: Implications for Cultural Continuity in the Eastern Great Basin. Reno: University of Reno.

Hockett BS. 1995. Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and archaeological sites in the Great Basin. In: Moeller RW, editor. *N Am Archeol.* 16 (3): 223–238.

Hockett BS. 1996. Corroded, thinned and polished bones created by Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*): taphonomic implications for archaeological interpretations. *J Archaeol Sci* 23: 587–591.

Hockett B, Bicho NF. 2000. The Rabbits of Picareiro Cave: small mammal hunting during the Late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *J Archaeol Sci.* 27:715–723.

Hockett B, Haws JA. 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *J Archaeol Method Theory*. 9:269–302.

Hockett BS. 1994. A descriptive reanalysis of the leporid bones from Hogup Cave, Utah. *J Calif Gt Basin Anthropol*. 16:106–117.

Huguet R. 2007. Primeras ocupaciones humanas en la Península Ibérica: paleoeconomía en la sierra de Atapuerca (Burgos) y en la cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior. Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.

Ibáñez N. 2006. Origen de la acumulación de lagomorfos y aves en el yacimiento Abric Agut (Cataluña, España). In: Bicho NF, Carvalho AF, editors. *Animais na Pré-história e Arqueol da Península Ibérica*. Faro: Universidade do Algarve; p. 169–178.

Ibáñez N, Saladié P. 2004. Acquisition anthropique d'*Oryctolagus cuniculus* dans le site du Molí del Salt (Catalogne, Espagne). In: Brugal JP, Desse J, editors. *petits animaux sociétés Hum Du complément Aliment aux ressources Util XIIV rencontres Int d'archéologie d'histoire d'Antibes*. Antibes: Éditions APDCA; p. 255–259.

Jones EL. 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *J Anthropol Archaeol*. 25:275–289.

Jones EL. 2015. Archaeofaunal evidence of human adaptation to climate change in Upper Paleolithic Iberia. *J Archaeol Sci Reports*. 2:257–263.

Jones K. 1983. Forager archaeology: The Aché of eastern Paraguay. In: Lemoine GM, MacEachern AS, editors. *Carniv Hum Scav predators A Quest bone Technol*. Calgary: The University of Calgary, Archaeological Association; p. 171–191.

Koch PL, Barnosky AD. 2006. Late quaternary extinctions: State of the Debate. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 37:215–250.

Landt MJ. 2007. Tooth marks and human consumption: ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. *J Archaeol Sci*. 34:1629–1640.

Laroulandie V. 2000. Taphonomie et étimologizare des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège). Bordeaux: Université de Bordeaux I.

Laroulandie V, d'Errico F. 2004. Worked bones from Buran-Kaya III level C and their taphonomic context. In: Chabai V, Monigal K, Marks A, editors. *Paleolit Crimea, III Middle Paleolit Early Up Paleolit East Crimea*. Liège: ERAUL; p. 37–48.

- 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. *Quat Int.* 421:116–133.
- Leroi-Gourhan A, Allain J. 1976. *Lascaux Inconnu*. Gallia Pré. Paris: CNRS.
- Lindner K. 1950. *La Chasse Préhistorique*, Payot. Paris.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2008a. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios.* 41: 91–100.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2008b. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *J Archaeol Sci.* 35: 1–13.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2009a. Butchery, Cooking and Human Consumption Marks on Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) Bones : An Experimental Study. *J Taphon.* 7:179–201.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2009b. The eagle owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator: Taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *Int J Osteoarchaeol.* 19: 573–592.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J, García-Argüelles P, Estrada A. 2011. Aproximación experimental al procesado de carcasas de lepóridos durante el Epipaleolítico. El caso de la Balma del Gai (Moià, provincia de Barcelona, España). In: Morgado A, Baena J, García D, editors. *La Investig Exp Apl a la Arqueol*. Ronda: Imprenta Galindo; p. 337–342.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2012. Feeding the Foxes: An Experimental Study to Assess Their Taphonomic Signature on Leporid Remains. *Int J Osteoarchaeol.* 22: 577–590.
- Lloveras L, Nadal J, Moreno-García M, Thomas R, Anglada J, Baucells J, Martorell C, Vilasís D. 2014a. The role of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator in cliff rock shelters: An analysis of modern bone nest assemblages from North-eastern Iberia. *J Archaeol Sci.* 44: 76–90.
- Lloveras L, Thomas R, Lourenço R, Caro J, Dias A. 2014b. Understanding the taphonomic signature of Bonelli's eagle (*Aquila fasciata*). *J Archaeol Sci.* 49:455–471.
- Lloveras L, Thomas R, Cosso A, Pinyol C, Nadal J. 2016. When wildcats feed on rabbits: an experimental study to understand the taphonomic signature of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). *Archaeol Anthropol Sci.* doi:10.1007/s12520-016-0364-6

Lorenzen ED, Nogués-Bravo D, Orlando L, Weinstock J, Binladen J, Marske K a., Ugan A, Borregaard MK, Gilbert MTP, Nielsen R, et al. 2011. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*. 479:359–364.

Lupo KD, Schmitt DN. 2002. Upper Paleolithic net-hunting , small prey exploitation , and women 's work effort: a view from the ethnographic and ethnoarchaeological record of the Congo Basin. *J Archaeol Method Theory* 9:147–179.

Lupo KD, Schmitt DN. 2005. Small prey hunting technology and zooarchaeological measures of taxonomic diversity and abundance: Ethnoarchaeological evidence from Central African forest foragers. *J Anthropol Archaeol*. 24:335–353.

Lyman RL. 1994. *Vertebrate Taphonomy*. New York: Cambridge University Press.

Mallol C, Hernández CM, Cabanes D, Sistiaga A, Machado J, Rodríguez A, Pérez L, Galván B. 2013. The black layer of Middle Paleolithic combustion structures. Interpretation and archaeostratigraphic implications. *J Archaeol Sci*. 40:2515–2537.

Manhire T, Parkington J, Yates R. 1985. Nets and fully recurved bows: Rock paintings and hunting methods in the Western Cape, South Africa. *World Archaeol*. 17:161–174.

De Marfà R. 2009. *Els lagomorfs (O. Lagomorpha; Cl. Mammalia) del Pliocè i Pleistocè europeus*. Barcelona: Universitat de Barcelona.

Marín-Arroyo AB. 2007. *La fauna de mamíferos en el Cantábrico Oriental durante el Magdaleniense y Aziliense: Nuevos enfoques y líneas de investigación arqueozoológicas*. Santander: Universidad de Cantabria.

Marín-Arroyo AB. 2013. Human response to holocene warming on the cantabrian coast (Northern Spain): An unexpected outcome. *Quat Sci Rev*. 81:1–11.

Martínez-Moreno J, Mora R. 2011a. Spatial organization at Font del Ros, a Mesolithic settlement in the south-eastern Pyrenees. In: Gaudzinski-Windheuser S, Jöris O, Sensburg M, Street M, Turner E, editors. *Site-internal Spat Organ hunter-gatherer Soc case Stud from Eur Paleolit Mesolith*. Mainz: Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums; p. 213–231.

Martínez-Moreno J, Mora R. 2011b. In the Kingdom of IbeX: Continuities and Discontinuities in Late Glacial Hunter-gatherer Lifeways at Guilanyà (South-Eastern Pyrenees). In: Bon F, Costamagno S, Valdeyron N, editors. *Hunt Camps Prehistory Curr Archaeol Approaches Proc Int Symp May 13-15 2009 - Univ Toulouse II - Le Mirail Artic. Palethnology* 3; p. 211–227.

- Martínez-Polanco MF, Blasco R, Rosell J, Ibáñez N, Vaquero M. 2016. Rabbits as food at the end of the Upper Palaeolithic at Molí del Salt (Catalonia, Spain). *Int J Osteoarchaeol*.
- Martínez-Valle R. 1996. Fauna del Pleistoceno Superior en el País Valenciano; aspectos económicos, huellas de manipulación y valoración paleoambiental. Valencia: Universitat de València.
- Martínez G. 2009. Human Chewing Bone Surface Modification and Processing of Small and Medium Prey Amongst the Nukak (Foragers of the Colombian Amazon). *J Taphon*. 7:1–20.
- Mir A, Freixas A. 1993. La Font Voltada, un yacimiento de finales del Paleolítico Superior en Montbrió de la Marca (La Conca de Barberà, Tarragona). *Cypsela*. X:13–21.
- Morales JV. 2013. La transició del Paleolític superior final/Epipaleolític al Mesolític en el territori valencià. Aportacions de l'estudi zooarqueològic del jaciment de Santa Maira (Vastell de Castells, Alacant). In: Sanchis A, Pascual JL, editors. *Anim i Arqueol hui I Jornades d'arqueozoologia*. Valencia: Museu de Prehistòria de València; p. 151–202.
- Morin E. 2012. *Reassessing Paleolithic subsistence*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Morin E, Laroulandie V. 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS One*. 7:1–5.
- Mourer-Chauviré C. 1989. Les oiseaux. In: Campy M, Chaline J, Vuillemeys M, editors. *La Baume Gigny. Supplément à Gallia Préhistoire*; p. 121–129.
- Nadal J. 1998. Les Faunes del Plistocè final-Holocè a la Catalunya Meridional i de Ponent: interpretacions tafonòmiques i paleoculturals. Barcelona: Universitat de Barcelona.
- Nelson RK. 1973. *Hunters of the northern forest: designs for survival among Alaskan Kutchin*. Chicago: University of Chicago Press.
- Newell A. 1990. *Unified theories of cognition*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Nogués-Bravo D, Ohlemüller R, Batra P, Araújo MB. 2010. Climate predictors of late quaternary extinctions. *Evolution*. 64:2442–2449.
- Oliver JS. 1993. Carcass processing by Hadza: bone breakage from butchery to consumption. In: Hudson J, editor. *From bones to Behav ethnoarchaeological Exp Contrib to Interpret faunal Remain*. Board of Trustees, Southern Illinois University; p. 200–227.
- Pales L, Lambert C. 1971. *Atlas ostéologique des mammifères*. Paris: CNRS.
- Patou-Mathis MH. 1987. Les marmottes : animaux intrusifs ou gibiers des préhistoriques du Paléolithique. *Archaeozoologia* 1:93–107.

Pavao B, Stahl P. 1999. Structural density assays of leporid skeletal elements with implications for taphonomic, actualistic and archaeological research. *J Archaeol Sci.* 26:53–66.

Pelletier M, Brugal J-P, Cochard D, Lenoble A, Mallye J-B, Royer A. 2016. Identifying fossil rabbit warrens: Insights from a taphonomical analysis of a modern warren. *J Archaeol Sci Reports.* 10:331–344.

Pelletier M, Royer A, Holliday T, Maureille B. 2015. Lièvre et lapin à Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France) : Études paléontologique et taphonomique de deux accumulations osseuses d'origine naturelle. *PALEO.* 26:161–183.

Peresani M, Fiore I, Gala M, Romandini M, Tagliacozzo A. 2011. Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 108:3888–3893.

Pérez-Luis L. 2014. La gestión de los recursos animales en los Valles de Alcoy durante el Pleistoceno Superior (MIS 3). Estudio zooarqueológico y tafonómico. Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.

Pérez L, Sanchis A, Hernández CM, Galván B, Sala R, Mallol C. 2017. Hearths and bones: an experimental study to explore temporality in archaeological contexts based on taphonomical changes in burnt bones. *J Archaeol Sci Reports.* 11:287–309.

Pérez Ripoll M. 1992. Las marcas de carnicería y la fracturación Intencionada de los huesos de conejo. In: *Marcas carn fract intencionadas y mordeduras carnívoros en huesos prehistóricos del Mediterráneo español.* Alicante; p. 253–262.

Pérez Ripoll M. 1993. Las marcas tafonómicas en huesos de Lagomorfos. In: *Fumanal MP, Bernabeu J, editors. Estud Sobre Cuaternario.* Valencia; p. 227–231.

Pérez Ripoll M. 2001. Marcas antrópicas en los huesos de conejo. In: *Villaverde V, editor. Neandertales a Cromañones El Inicio Del Poblamiento Hum En Tierras Valencia.* Valencia: Universitat de València; p. 119–124.

Pérez Ripoll M. 2002. The importance of taphonomic studies of rabbit bones from archaeological sites. In: *Renzi M de, editor. Curr Top Taphon Foss.* Valencia; p. 499–508.

Pérez Ripoll M. 2004. La consommation humaine des lapins pendant le Paléolithique dans la région de València (Espagne) et l'étude des niveaux Gravétiens de la Cova de les Cendres (Alicante). In: *Brugal J-P, Desse J, editors. Petits animaux sociétés Hum Du complément Aliment aux ressources Util XXiVe rencontres Int d'archéologie d'histoire d'Antibes.* Antibes; p. 191–206.

Pérez Ripoll M. 2005. Characterization of anthropic fractures and their typology in rabbit bones from the gravetian levels in the Cendres Cave (Alicante). *Munibe*. 57:239–254.

Pérez Ripoll M, Morales JV. 2005. Análisis arqueozoológico: macro y mesomamíferos. Epipaleolítico-Mesolítico en las comarcas centrales valencianas. In: Aura E et al., editor. *Memorias yacimientos alaveses El Mesolítico Cuenca del Ebro-Litoral mediterráneo*. p. 82–109.

Petit MA, Mangado X, Fullola JM, Bartrolí R, Berguedà MM, Esteve X. 2009. Els caçadors-recol·lectors de la cova del Parco (Alòs de Balaguer, La Noguera, Lleida). L'Epipaleolític microlaminar: continuïtat o canvi. In: *Els Pirineus i les àrees circumdants durant el Tardiglacial. Mutacions i filiacions tecnoculturals, evolució paleoambiental (16000-10000 BC)*. Puigcerdà: Institut d'Estudis Ceretans; p. 579–591.

Radovčić D, Sršen AO, Radovčić J, Frayer DW. 2015. Evidence for Neandertal Jewelry: Modified White-Tailed Eagle Claws at Krapina. *PLoS ONE* 10(3): e0119802.

Rhodes SE, Walker MJ, López-Jiménez A, López-Martínez M, Haber-Uriarte M, Fernández-Jalvo Y, Chazan M. 2016. Fire in the Early Palaeolithic: Evidence from burnt small mammal bones at Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar, Murcia, Spain. *J Archaeol Sci Reports*. 9:427–436.

Rodríguez N. 2014. Aproximació tipotecnològica de la indústria lítica de l'estrat 2 de l'Abri dels Colls (Margalef de Montsant, Priorat, Tarragona). *Pyrenae*. 45:7–30.

Rodríguez-Hidalgo A, Lloveras L, Moreno-García M, Saladié P, Canals A, Nadal J. 2013. Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the iberian lynx (*Lynx pardinus*). *J Archaeol Sci*. 40: 3031–3045.

Rodríguez-Hidalgo A, Saladié P, Marín J, Canals A. 2015. Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian lynx. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 418: 1–11.

Roger T. 2004. L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne : Orgnac 3, Lazaret (France), Caverna delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie). *Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie*. Paris: MNHN.

Romandini M, Peresani M, Laroulandie V, Metz L, Pastoors A, Vaquero M, Slimak L. 2014. Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: A further assessment on symbolism. *PLoS One*. 9: e101278.

Rosado-Méndez N, Lloveras L, Nadal J. 2015. Tafonomía de las pequeñas presas en el Epipaleolítico catalán. La explotación de lepóridos en la Font Voltada (Montbrió de la Marca, Conca de Barberà). In: III Reun Oikos Bioarqueologia Programa i resums. Barcelona: ACBA i UB; p. 43.

Rosell J. 2001. Patró d'aprovisionament de biomasses animals durant el Pleistocè Inferior i Mig (Sierra de Atapuerca, Burgos) i Superior (Abric Romaní, Barcelona). Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.

Sanchis A. 2012. Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica. Serie de t. Valencia: Servicio de investigación prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia. Diputación de Valencia.

Sanchis A, Pascual J L. 2011. Análisis de las acumulaciones óseas de una guardida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): Implicaciones Arqueológicas. *Archaeofauna*. 20: 47-71.

Sanchis A, Morales JV, Pérez Ripoll M. 2011. Creación de un referente experimental para el estudio de las alteraciones causadas por dientes humanos sobre huesos de conejo. In: Morgado A, Baena J, García D, editors. *La Investig Exp Apl a l. Ronda: Imprenta Galindo*; p. 343-349.

Sanchis A, Real C, Pérez Ripoll M, Villaverde V. 2016. El conejo en la subsistencia humana del Paleolítico superior inicial en la zona central del Mediterráneo ibérico. In: Lloveras L, Rissech C, Nadal J, Fullola JM, editors. *What Bones Tell Us*. Barcelona: SERP; pp. 145-156.

Schmid E. 1972. *Atlas of animal bones for prehistorians, archaeologists and quaternary geologists*. Amsterdam, London, New York: Elsevier Publishing Company.

Shipman P. 1981. Applications of Scanning Electron Microscopy to Taphonomic Problems? In: Cantwell AME, Griffin JR, Rothschild NR, editors. *The research of anthropological museum collections*. New York Academy of Sciences; p. 357-386.

Shipman P, Foster G, Schoeninger M. 1984. Burnt bones and teeth: an experimental study of color, morphology, crystal structure and shrinkage. *J Archaeol Sci*. 11:307-325.

Shipman P, Rose J. 1983. Early hominid hunting, butchering and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *J Anthropol Archaeol*. 2:57-98.

Smith, EA. 1983. Anthropological applications of optimal foraging theory: a critical review [and comments and reply]. *Current Anthropology*. 24:625-651.

Soressi M, Rendu W, Texier J-P, Claud E, Daulny L, D'Errico F, Laroulandie V, Maureille B, Niclot M, Schwartz S, Tillier A-M. 2008. Pech-de l'Azé I (Dordogne, France): nouveau

regard sur un gisement moustérien de tradition acheuléenne connu depuis le XIXe siècle. In: Jaubert JJ, Bordes G, Ortega I, editors. Les sociétés Paléolithiques d'un Gd Sud-Ouest. Nouv gisements, Nouv méthodes, Nouv résultats. Mémoire de la Société Préhistorique Française; p. 95–132.

Soriguer RC, Rogers PM. 1981. The European wild rabbit in Mediterranean Spain. In: Myers K, MacInnes CD, editors. Proc Old World Lagomorph Conf Univ Guelph, Ontario, August 12-16, 1979. Toronto: University of Guelph and Wildlife Research, Ontario Ministry of Natural Resources; p. 600–613.

Soto M. 2015. Áreas y estrategias de aprovisionamiento lítico de los últimos cazadores-recolectores en las montañas de Prades (Tarragona). Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.

Soto M, Gómez de Soler B, Vallverdú J, Vaquero M. 2011. El territori d'aprovisionament del sílex dels caçadors i recol·lectors del Molí del Salt (Vimbodí i Poblet – Conca de Barberà). Aplec Treballs Cent d'Estudis la Conca Barberà. 29:31–52.

Spenneman DH, Colley SM. 1989. Fire in a pit: the effects of burning on faunal remains. *Archaeozoologia*. III: 51–64.

Stahl PW. 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *J Archaeol Method Theory*. 3:31–75.

Stiner M, Kuhn S, Weiner S, Bar-Yosef O. 1995. Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *J Archaeol Sci*. 22:223–237.

Stiner MC. 2001. Thirty years on the 'Broad Spectrum Revolution' and paleolithic demography. *PNAS*. 98:6993–6996.

Stiner MC, Barkai R, Gopher A. 2009. Cooperative hunting and meat sharing 400–200 kya at Qesem Cave, Israel. *Proc Natl Acad Sci USA*. 106:13207–13212.

Stiner MC, Munro ND. 2002. Approaches to prehistoric diet breadth, demography, and prey ranking systems in time and space. *J Archaeol method theory*. 9:181–214.

Stiner MC, Munro ND, Surovell TA. 2000. The tortoise and the hare. Small game use, the broad-spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Curr Anthropol*. 41:39–73.

Stiner MC, Munro ND, Surovell TA, Tchernov E, Bar-Yosef O. 1999. Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science*. 283:190–194.

- Stiner MC, Tchernov E. 1998. Pleistocene species trends at hayonim cave Changes in climate versus human behavior. In: Akazawa T, Aoki K, Bar-Yosef O, editors. Neandertals Mod Hum West Asia. New York: Plenum Press; p. 241–262.
- Straus LG. 1983. From Mousterian to Magdalenian: cultural evolution viewed from Vasco-Cantabrian Spain and Pyrenean France. In: Trinkaus E, editor. Mousterian Leg. London, New-York: BAR International Series 164; p. 73–111.
- Straus LG. 1992. Iberia before the Iberians: the stone age prehistory of Cantabrian Spain. Albuquerque: University of New Mexico Press.
- Straus LG. 2011. Were there human responses to Younger Dryas in Cantabrian Spain? *Quat Int.* 242:328–335.
- Street M, Turner E. 2016. Eating crow or a feather in one's cap: The avifauna from the Magdalenian sites of Gönnersdorf and Andernach-Martinsberg (Germany). *Quat Int.* 421:201–218.
- Stuart AJ. 2015. Late Quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review. *Geol J.* 50:414–433.
- Théry-Parisot I. 2001. *Économie des combustibles au Paléolithique. Expérimentation, taphonomie, anthracologie.* Paris: CNRS Editions.
- Théry-Parisot I. 2002. Fuel management (bone and wood) during the Lower Aurignacian in the Pataud rock shelter (Lower Palaeolithic, Les Eyzies de Tayac, Dordogne, France). Contribution of experimentation. *J Archaeol Sci.* 29:1415–1421.
- Théry-Parisot I, Costamagno S, Brugal JP, Castel JC, Gerbe M, Bouby L, Guilbert R. 2009. La question des os brûlés dans les sites du Paléolithique. *Les nouvelles l'archéologie.* 118:31–36.
- Thurman MD, Willmore LJ. 1981. A replicative cremation experiment. *North Am Archaeol.* 2:275–283.
- Tomek T, Bochenski ZM. 2000. The comparative osteology of European corvids (Aves: Corvidae), with a key to the identification of their skeletal elements. Kraków: Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences.
- Vaquero M, Esteban M, Allué E, Vallverdu J, Carbonell E. 2002. Middle Palaeolithic refugium, or archaeological misconception? A new U-series and radiocarbon chronology of Abric Agut (Capellades, Spain). *J Archaeol Sci.* 29:953–958.

Vaquero M. 2004a. Els darrers caçadors-recol·lectors de la Conca de Barberà: el jaciment del Molí del Salt (Vimbodí). Excavacions 1999-2003. Montblanc: museu-Arxiu de Montblanc i Comarca.

Vaquero M. 2004b. L'Abric Agut (Capellades, Anoia). In: Genera M, editor. Actes les Jornades d'Arqueologia i Paleontol 2001 La Garriga, 29 i 30 novembre, 1 desembre Vol I. [place unknown]: Direcció General del Patrimoni Cultural. Servei d'Arqueologia; p. 67-74.

Vaquero M, Allué E, Alonso S, Campeny G, Estrada A, García M, Gené JM, Gómez Merino G, Ibáñez N, Martínez K, et al. 2005. Una nueva secuencia del Paleolítico Superior final en el sur de Cataluña: el Molí del Salt (Vimbodí, Tarragona). In: Bicho NF, editor. O Paleolítico Actas do IV Congr Arqueol Penins Faro, 14 a 19 Setembro 2004. Faro: Universidade do Algarve; p. 493-508.

Vaquero M, Allué E, Alonso S, García Catalán S, García Díez M, Soto M. 2012. Humans i medi natural en l'entorn de les muntanyes de Prades fa més de 10.000 anys: el jaciment del Molí del salt (Vimbodí i Poblet). In: Actes les Terc jornades sobre el bosc Poblet i les Muntanyes Prades Les polítiques Conserv del Territ i la gestió del medi 5-7 novembre 2010. L'Espluga de Francolí: Paratge Natural d'Interès Nacional de Poblet. Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural; p. 251-263.

Varela S, Rodríguez J. 2004. Atlas Osteológico. Carnívoros Ibéricos. Madrid.

Vilaseca S. 1953. Las industrias de sílex tarraconenses. Madrid: CSIC.

Villa P, Mahieu E. 1991. Breakage patterns of human long bones. *J Hum Evol.* 21:27-48.

Villaverde V, Martínez-Valle R, Guillem PM, Fumanal MP. 1996. Mobility and the role of small game in the Middle Paleolithic of the central region of the Spanish Mediterranean: a comparison of Cova Negra with other paleolithic deposits. In: Carbonell E, Vaquero M, editors. The last Neandertals, the first anatomically modern humans: a tale about the human diversity. Cultural change and human evolution: the crisis at 40 Ka BP. Tarragona: Universitat Rovira i Virgili; p. 267-288.

Virgós E, Cabezas-Díaz S, Malo A, Lozano J, López-Huertas D. 2003. Factors shaping European rabbit abundance in continuous and fragmented populations of central Spain. *Acta Theriol (Warsz).* 48:113-122.

Yll E-I, Watson J, Paz MA. 1994. Les darreres excavacions al Roc del Migdia (Vilanova de Sau, Osona): estat de la qüestió i noves perspectives. In: Trib d'Arqueologia, 1992-1993. p. 15-24.

Yravedra J. 2004. Implications taphonomiques des modifications osseuses faites par les vrais hiboux (*Bubo bubo*) sur les lagomorphes. In: Brugal J-P, Desse J, editors. *Petits animaux Soc Hum Du complément Aliment aux ressources Util XXIVe Rencontres Int d'Archéologie d'Histoire d'Antibes*. Antibes: Editions APDCA; 321-324.

Yravedra J. 2006. Implicaciones tafonómicas del consumo del lagomorfo por búho real (*Bubo bubo*) en la interpretación de los yacimientos arqueológicos. *AnMurcia* 22: 33-47.

9. DISCUSIÓN

A lo largo de esta tesis doctoral, se han estudiado los conjuntos de *small prey* en cinco yacimientos arqueológicos distintos. Entre los lugares que han aportado un mayor número de restos tenemos la Cova de les Teixoneres (Leporidae: 3964; Aves: 492) y el Molí del Salt (*O. cuniculus*: 22627). Por otro lado, tenemos los yacimientos situados en la región del Ardèche, en el curso medio del Ródano (Payre, Abri es Pêcheurs y Grotte des Barasses II), los cuales han contribuido con los conjuntos de aves recuperados en los respectivos sitios (Payre: 57; Abri des Pêcheurs: 727; Barasses II: 282). A pesar de las diferencias entre ellos, dichos conjuntos tienen en común que poseen un registro de pequeñas presas de movimiento rápido que no había sido evaluado en su totalidad hasta el momento, independientemente de los agentes responsables de su acumulación. Ambas áreas geográficas (nordeste de la Península Ibérica en el caso de Teixoneres y Molí del Salt; y sur de Francia, en el caso de los yacimientos franceses) reciben influencias del clima mediterráneo, ya sea por su proximidad al mar, en el caso de los yacimientos peninsulares, o por el efecto corredor del valle del Ródano, que favorece la penetración de climas más cálidos en áreas montañosas entre el Massif Central y los Alpes. No obstante, posibles variaciones debidas a las condiciones específicas de cada región, deberán ser tenidas en cuenta a la hora de discutir cada caso particular.

Igualmente, todas las acumulaciones analizadas provienen de contextos arqueológicos que no parecen estar excesivamente perturbados por procesos post-deposicionales. Esto es especialmente relevante en el caso del Molí del Salt, que a pesar de ser un yacimiento bajo abrigo, y considerando el mal estado de los conjuntos faunísticos cercanos, la preservación de los restos es excepcional, siendo el único caso comparable en la región hasta el

momento. A todo esto hay que añadir que todos los vestigios estudiados provienen de excavaciones recientes, en las que se han utilizado métodos modernos de excavación. Esto ha permitido que, a pesar de tratarse de elementos de pequeñas dimensiones, en algunos casos los restos hayan sido localizados tridimensionalmente. Aún no siendo esto siempre posible, el tamizaje de los sedimentos extraídos del yacimiento ha permitido recuperar aquellos elementos que han pasado desapercibidos durante el proceso de excavación, por lo que la presencia de sesgos debido a excavación se ve substancialmente reducida o descartada. Esto asegura un estudio de la totalidad de los restos, incrementando el grado de confianza en el conjunto estudiado y, en consecuencia de los resultados del estudio.

A parte de las particularidades mencionadas, también hay que valorar el carácter diacrónico de las distintas acumulaciones observadas, que permite distinguir cambios y/o evoluciones en el registro arqueológico a lo largo de un período de tiempo prolongado. Estas variaciones se supeditan a múltiples factores. Desde un punto de vista zooarqueológico, elementos como la variabilidad climática, la duración de las ocupaciones y la funcionalidad del yacimiento pueden reflejar cambios en la representatividad faunística de un emplazamiento (e.g., Brugal, 2000; Blasco et al., 2013). Asimismo, la presencia de otros elementos distorsionadores, como grandes y pequeños mamíferos carnívoros, serán otra variable a tener en cuenta y no menos importante a la hora de interpretar el registro examinado (e.g., Camarós et al., 2013).

Antes de profundizar, es importante destacar un elemento diferenciador entre los yacimientos presentados, como es el grado de explotación de *small prey* por parte de los grupos humanos. Como ya se ha podido observar en los artículos referidos (capítulos 5 a 8), a pesar de disponer de un extenso registro de pequeñas presas, éstas no siempre son explotadas de igual modo en todos los conjuntos. En algunos contextos, como Payre, Abri des Pêcheurs o Grotte des Barasses II, los aportes de aves no parecen estar vinculados a actividades antropogénicas. En el caso de la Cova de les Teixoneres, aunque existe cierto grado de explotación, los humanos tampoco parecen ser los acumuladores principales de estos especímenes. De lo contrario, en el Molí del Salt, la situación cambia radicalmente y las *small prey* se postulan como el aporte cárnico de mayor importancia en el enclave. Para poder indagar a qué se deben estos cambios en la dieta de las poblaciones humanas, es necesario no sólo conocer el registro de *small prey* disponible en el lugar, sino también comprender el resto de dinámicas de explotación que son llevadas a cabo en los yacimientos, su funcionalidad y la disponibilidad ambiental de presas. Igualmente, y como ya se ha mencionado, habrá que tener presente el papel de los carnívoros en estos contextos arqueológicos, ya que sus propias dinámicas etológicas pueden condicionar los

tipos de ocupación que se desarrollen en cada sitio, así como el grado de perturbación y destrucción del registro. Sólo de esta forma se podrá comprender el papel de las *small prey* en cada uno de los contextos arqueológicos estudiados y explorar a qué se debe su explotación o no en determinados sitios.

9.1 Recursos bióticos disponibles y tipo de ocupación de los yacimientos estudiados

A la hora de determinar el papel de las *small prey* en el registro arqueológico es importante comprobar si las condiciones naturales en las que se enmarca el yacimiento en cuestión son propensas para desarrollo de este tipo de taxones. A finales del Pleistoceno medio y durante el Pleistoceno superior, Europa estaba inmersa en una sucesión de cambios ambientales los cuales parecen desembocar en variaciones faunísticas ligadas al aislamiento, desarrollo o extinción de muchas especies. Algunos de estos taxones se mantuvieron más o menos estables hasta mitad del Paleolítico superior, por lo que su presencia se siguió documentando en el registro arqueo-paleontológico europeo. Taxones como el rinoceronte lanudo o el mamut lanudo se ven representados de manera puntual en zonas refugio de la Península Ibérica, como por ejemplo en la Cova de les Teixoneres (Álvarez-Lao et al., 2016), el nivel H de l'Arbreda (Galobart et al., 1996; Álvarez-Lao y García, 2010), en la Riera dels Canyars (Daura et al., 2013) o Padul (Álvarez-Lao et al. 2009), entre otros yacimientos. Todos ellos pueden ser tomados como reflejo de la diversidad ecológica que habitó Europa durante milenios, la cual se vería drásticamente alterada a partir de los 45 ka (Koch y Barnosky, 2006; Stuart y Lister, 2007; Lorenzen et al., 2011; Stuart, 2015). A partir de este momento empieza a detectarse un declive de la megafauna, especialmente aquella habituada a ambientes fríos (ver apartado 2.2). Este hecho se puede percibir claramente en muchas secuencias arqueológicas del Paleolítico superior final, donde precisamente taxones como el mamut o el rinoceronte lanudo dejarán de estar presentes (Stuart et al., 2004; Stuart y Lister, 2007). Por contra, otros taxones más pequeños, con tasas reproductivas más altas y dietas menos restrictivas, se verán menos desfavorecidos ante los cambios ambientales, fomentando su supervivencia y desarrollo (Johnson, 2002; Cardillo, 2003; Varela et al., 2015). Estas variaciones en el registro faunístico necesariamente debieron afectar a las poblaciones humanas, las cuales tendrían que adaptarse a nuevas circunstancias pudiendo ver en estas presas más pequeñas un recurso potencialmente explotable. Por ello, se ha considerado oportuno hacer primero una valoración ecológica de cada uno de los yacimientos estudiados para después determinar el papel de los pequeños animales en contextos arqueológicos

específicos valorando qué otros factores pueden condicionar su incorporación a la dieta homínida.

En primer lugar, es importante mencionar que todos los yacimientos examinados se encuentran en puntos estratégicos. Desde una perspectiva ecológica, la situación de estos sitios da acceso a una amplia variedad de ecosistemas. Además, algunos de estos emplazamientos se encuentran en lugares que, por su condición, son zonas de paso naturales, como podría ser el valle del Ródano, que favorecen los movimientos migratorios de poblaciones animales en busca de alimento durante determinados momentos del año. Igualmente, la topografía accidentada de la región francesa no es un impedimento para los movimientos humanos dentro de la región, ya que existen múltiples lugares de paso que comunican unos valles con otros. Además, esta área posee un abundante número de yacimientos que se suman a los aquí presentados, lo cual ha permitido plantear un modelo de organización territorial más complejo, relacionado precisamente con los movimientos estacionales encaminados hacia la obtención de ungulados (Daujeard et al., 2012). Esto sitúa a cada uno de estos emplazamientos como puntos de referencia en el territorio, con ocupaciones que van desde esporádicas a prolongadas en el tiempo.

Asimismo, la región mediterránea, donde se enmarcan algunos de los yacimientos estudiados, se caracteriza por una diversidad ambiental y geográfica que favorece el desarrollo de biotopos donde proliferan distintos recursos, desde grandes ungulados hasta presas pequeñas, del tamaño de un conejo (e.g., Martínez Valle, 1996; Fiore et al., 2004; Cochard et al., 2012; Blasco y Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Salazar-García et al., 2013; Fiorenza et al., 2015; Martínez Valle et al., 2016). Esto incentivaría que dicha diversidad pueda verse reflejada en el registro fósil, si las situaciones particulares de cada lugar así lo disponen. No obstante, la existencia de enclaves con predominio de un único taxón o de un número limitado de taxones pueden manifestar preferencias de explotación de las poblaciones humanas, encaminadas a la obtención de recursos estacionales concretos y, por lo tanto, podrían reflejar estrategias planificadas y rutas migratorias focalizadas a la adquisición de los recursos disponibles en un área y/o época determinada (e.g., Gaudzinski y Roebroeks, 2000; Gaudzinski, 2006, Rendu et al., 2012; Yravedra et al., 2013). Estas circunstancias podrán igualmente condicionar la representación y el papel de las *small prey* en los distintos escenarios presentados, ya que, aún estando presentes en el entorno, podrían no formar parte de las estrategias de caza de los humanos.

9.1.1 El papel de las pequeñas presas (Aves) en los yacimientos del valle del Ródano: Payre, Abri es Pêcheurs y Grotte des Barasses II

El valle del Ródano es una región donde se documenta un gran número de yacimientos arqueológicos (e.g., Daujeard y Moncel, 2010; Daujeard et al., 2012). Como ya se ha mencionado, esta región dispone de una gran variabilidad de recursos, por lo que cabría esperar que hubiera una explotación amplia del espectro de taxones disponibles. No obstante, algunos de los yacimientos de la región se caracterizan por unas estrategias cinegéticas centradas en la obtención de unos taxones determinados. Aunque esta caza especializada se visualiza claramente en algunos campamentos de larga duración, como Abri du Maras o Saint-Marcel; otros yacimientos con ocupaciones más breves podrían manifestar patrones similares (Daujeard, 2008; Daujeard y Moncel, 2010). Sería el caso de Payre, Abri des Pêcheurs y Grotte des Barasses II.

Por un lado, la secuencia arqueológica de Payre es un ejemplo de la diversidad y riqueza ecológica disponible en su entorno más inmediato (Moncel, 2008; Daujeard, 2008). El yacimiento se encuentra en una encrucijada entre distintos biotopos, por lo que la abundancia de taxones disponibles en el entorno se verá manifestada en su registro. Tal es la variabilidad faunística en Payre que se documentan hasta 19 especies de mamíferos en el nivel G, 28 en el nivel F, y 24 en el nivel D. A estos hay que sumar la presencia de al menos 2 taxones de avifauna en el nivel D, 3 en el nivel F y un espécimen en el nivel G. Algunos taxones se representan en menor frecuencia, siendo ciervos, grandes bóvidos (*Bos/Bison*), caballos, rinocerontes y osos los predominantes en todos los conjuntos. Sin embargo, a pesar de disponer de un espectro faunístico amplio, los humanos parecen centrar su atención en la obtención de unos determinados taxones, utilizando el yacimiento como un alto de caza estacional (Daujeard, 2008; Rivals et al., 2009; Daujeard y Moncel, 2010). Esto significa que no todos los taxones representados serán explotados por igual, y que el tipo de ocupaciones llevadas a cabo en el yacimiento irán encaminadas a la obtención de unos determinados recursos. Así, Payre se caracteriza por un séquito de ocupaciones cortas y repetidas en el tiempo, centradas principalmente en la caza de caballos y bóvidos durante las estaciones cálidas (verano-otoño); mientras que en momentos del año en los que los recursos serían más limitados, la caza se centraría en la obtención de ciervos (Rivals et al., 2009). Estos son los taxones más explotados por los grupos humanos en la cavidad a lo largo de toda la secuencia. Los ciervos, representan alrededor de un 50% del total de fauna con evidencias de procesamiento antrópico (Daujeard y Moncel, 2010).

Por el contrario, la presencia de pequeños animales es escasa en el yacimiento. Únicamente se documentan algunos restos de castor, y hasta 10 huesos de lepórido en el nivel F, los cuales no presentan signos de procesamiento. Las aves tampoco son abundantes en el registro y ningún resto presenta marcas de corte u otras trazas que puedan sugerir un aprovechamiento humano de estos recursos. Los aportes de aves en el lugar parecen producirse debido a pequeñas incursiones de rapaces y pequeños mamíferos carnívoros. Aparentemente, esto podría contradecir los resultados de los análisis de residuos realizados sobre una herramienta del sub-nivel Ga, en la que se documentó la presencia de bálbulas. Este hecho sugeriría, según apuntaron los investigadores del estudio, el procesamiento de plumas en el yacimiento (Hardy y Moncel, 2011). Sin embargo, no se han registrado restos de aves en el sub-nivel Ga donde se recuperó este utensilio, y por tanto, una de las hipótesis que se baraja es la introducción de esta pieza en el yacimiento una vez hubiera sido utilizada (ver la discusión del Capítulo 5). Más allá de esta discusión, el yacimiento parece funcionar como un enclave ecológico potencial para la obtención de ciervos y grandes herbívoros en momentos puntuales del año, cuando estos serían más abundantes en el ambiente (Moncel et al., 2002; Moncel, 2008).

Por otro lado, aunque los yacimientos de Abri des Pêcheurs y Grotte des Barasses II se sitúan en esta misma región, estos pertenecen a biotopos distintos. Se trata de pequeñas cavidades formadas por diaclasis en la roca caliza, por lo que su morfología hace que sean espacios relativamente estrechos. La topografía escarpada y estrecha en la que se enmarcan podrá afectar el tipo de uso de cada cavidad, que igualmente se verá reflejado en el registro mediante un espectro faunístico más restringido. Los humanos verían estos sitios como un refugio puntual (Daujeard, 2008; Daujeard y Moncel, 2010; Moncel et al., 2010; Daujeard et al., 2014).

Las primeras excavaciones llevadas a cabo en Abri des Pêcheurs documentaron 18 taxones (10 carnívoros y 8 especies de herbívoros). No obstante, los nuevos trabajos realizados en el enclave en 2005 -los cuales tomamos como referencia en este trabajo-, sólo han reflejado un total de 9 taxones (4 carnívoros, 4 herbívoros y un resto de castor), todos ellos recuperados en el Sector 4. A estos taxones hay que añadir hasta 24 especies distintas de ave, correspondientes a 14 familias diferentes, sobre las cuales no existen indicios de actividad humana. Tan solo se ha recuperado un fragmento quemado de húmero en el Sector 4, pero es probable que esta alteración se haya producido de manera accidental o post-deposicional (ver Capítulo 5: Rufà et al., 2016a). La cabra es con diferencia el taxón más representado en la acumulación (63,8% de los restos, excluyendo

los especímenes de ave), seguido a mucha distancia por el oso (12,1%). Las condiciones del valle donde se sitúa el yacimiento lo hacen una zona estrecha, sinuosa y escarpada, favorable para el desarrollo de la cabra. No obstante, la presencia de algunas zonas de bosque cercanas en la inmediatez del yacimiento también se documentan (Moncel et al., 2010). Sin embargo, el número de restos de macrofauna no llega a superar los 174 efectivos.

En Grotte des Barasses II, se documenta una situación muy similar a la de Pêcheurs. Entre el registro faunístico recuperado hay un total de 7 especies de carnívoros (6 en el conjunto superior), 6 de ungulados y 1 resto de castor en el conjunto superior. Los lepóridos están presentes de forma anecdótica con la presencia de *Oryctolagus* y *Lepus* en el nivel superior y del primero en el inferior. Los restos de ave incrementan el recuento con un mínimo de 5 taxones más en el registro superior y hasta 10 taxones en el inferior, todos ellos principalmente aportados por pequeños mamíferos carnívoros y sin evidencias de procesamiento por parte de humanos. Aunque existe cierta variabilidad faunística, la mayor parte de taxones están representados por pocos efectivos. Tan solo la cabra representa más de un 50% del conjunto (Daujeard, 2008; Daujeard et al., 2014).

Tanto Abri des Pêcheurs como Grotte des Barasses II, han sido interpretados como emplazamientos donde se llevaron a cabo ocupaciones de carácter muy puntual, también encaminadas a la obtención de recursos específicos (Daujeard, 2008; Moncel et al, 2008, 2010; Daujeard et al., 2014). De hecho, a pesar de la abundancia de las cabras en estos conjuntos, los taxones secundarios - el ciervo y el reno-, son los más explotados por los humanos (Daujeard, 2008; Daujeard y Moncel, 2010). Cabe destacar que estos taxones secundarios están básicamente representadas por individuos juveniles y seniles. Ambos yacimientos han sido interpretados como lugares donde realizar pequeñas paradas o altos en el camino durante la movilidad estacional de los grupos humanos (Daujeard, 2008; Daujeard y Moncel, 2010). Esta temporalidad haría que existiese un aprovechamiento de los recursos más débiles y fáciles de obtener en las áreas circundantes al enclave. A pesar de la abundancia de aves en el registro arqueológico de ambos yacimientos, éstas son aportadas por predadores no humanos.

Pero, al igual que la duración y/o la funcionalidad de un sitio pueden influenciar en el registro macro-faunístico, el espectro de *small prey* podría verse igualmente afectado por las opciones adoptadas por los humanos. En primer lugar, la focalización hacia la caza de un grupo determinado de presas que se desarrolla en los yacimientos estudiados parece ir en contra de que se exploten otros taxones secundarios presentes en el entorno del yacimiento. Esto, de entrada, podría limitar la explotación de pequeñas presas, ya que el

interés principal se encaminará hacia la obtención de otros animales (ungulados). Además, a pesar de su carácter ubicuista, los lepóridos son propensos a ocupar espacios más bien abiertos y arenosos, con pocas masas forestales. Igualmente, tienden a evitar medios montañosos, por lo que su presencia en el territorio debería ser menor, hecho que dificultaría posibles encuentros regulares. No obstante, en el caso de las aves, si éstas estaban presentes en el ambiente, como parece ser el caso, no se puede descartar completamente que existiesen encuentros fortuitos y su consecuente aprovechamiento. De hecho, el posible rol de las aves en las actividades humanas llevadas a cabo en el yacimiento de Payre ya se había planteado con anterioridad mediante evidencias indirectas registradas sobre herramientas líticas (Hardy y Moncel, 2011), aunque el registro óseo no ha permitido confirmarlo.

Por otro lado, si la presencia de *small prey* en un yacimiento no se debe a aportes antropogénicos, deben ser otros los factores que expliquen su presencia, como las muertes naturales o la ocupación de la cavidad por parte de otros depredadores (pequeños mamíferos carnívoros y/o aves rapaces). En el caso de Payre, los restos de avifauna son muy escasos (Nivel A: 21; nivel D: 19; nivel F: 5; nivel Fa: 5; nivel Fb: 1; nivel Fc: 3; nivel Fd: 2; nivel Gb: 1) y las ocupaciones humanas son interpretadas como cortas, mientras que los grandes carnívoros parecen ser habitantes asiduos de la cueva. Este hecho hace que los predadores más pequeños no puedan ocupar la cavidad por largos períodos de tiempo; circunstancia que se traduciría en una menor incidencia de éstos sobre los desechos previos y en una menor proporción de sus aportes en el conjunto. Teniendo en cuenta que los pequeños carnívoros basan gran parte de su dieta a la caza de *small prey*, esto podría explicar el escaso número de restos de ave recuperados en los niveles F y G. En los niveles superiores (A y D), aunque la cavidad seguiría siendo ocupada por humanos y grandes carnívoros, la presencia de aves parece incrementarse, siendo aún escaso el número de efectivos. Las ocupaciones humanas en el nivel D parecen realizarse en momentos más fríos, las cuales se alternarían con la hibernación de grandes carnívoros (Rivals et al., 2009). La cavidad podría quedar libre en otros momentos entre primavera y verano, favoreciendo el desarrollo de actividades por parte de otros predadores.

En lo que refiere a los conjuntos de avifauna de Abri des Pêcheurs y Grotte des Barasses II, explicaciones similares a las mencionadas con anterioridad pueden plantearse. El claro direccionamiento hacia el aprovechamiento de unos recursos determinados, junto con el carácter aún más efímero de sus ocupaciones, podría no reflejar el consumo humano oportunista de pequeñas presas como las aves. Igualmente, al tratarse de acciones puntuales, las probabilidades de encuentro serían menores, y se traducirían en una falta

de representación en el registro arqueológico. Este hecho se ha observado también en otros contextos arqueológicos que igualmente funcionan como altos de caza especializados y donde la mayor parte de los aportes de avifauna se deben a acumulaciones por muerte natural de los individuos o a actividades de pequeños carnívoros, como Grotte du Noisetier, Baume Vallée o el nivel VIII de Vaufrey (Fiore et al., 2005; Gala et al., 2005; Mourre et al., 2008; Laroulandie, 2010).

No obstante, y contrariamente a Payre, los yacimientos de Abri des Pêcheurs y Grotte des Barasses II disponen de un extenso conjunto de avifauna, probablemente debido a una mayor presencia de pequeños mamíferos carnívoros y aves rapaces en el yacimiento. Al tratarse de ocupaciones humanas puntuales, donde la presencia de grandes carnívoros también es menor, se posibilita su uso de manera más extensa por parte de predadores más pequeños, lo cual se ve reflejado en el registro. De hecho, sólo en el Sector 4 de Abri des Pêcheurs, el número de fósiles de ave recuperado duplica los especímenes de macrofauna presentes en el lugar (número total de restos de ave: 374). Teniendo en cuenta la naturaleza de los aportes de avifauna en el sitio, los cuales parecen producirse por acción de mamíferos carnívoros y aves rapaces nocturnas (ver Rufà et al., 2016a: Capítulo 5), y dada la elevada incidencia de los carnívoros sobre los restos de macrofauna, la ocupación humana de Abri des Pêcheurs parece reafirmarse como una ocupación de carácter muy puntual.

Igualmente, el registro de aves es importante en Grotte des Barasses II. Allí, las aves representan un 1% del conjunto superior y un 7,6% del inferior, si se consideran el número total de restos recuperados. Sin embargo, únicamente teniendo en cuenta los elementos determinados, el porcentaje de restos de ave adquiere importancia, representando entre un 14,1% y un 71,6% del registro total (33 restos en el conjunto superior y 249 en el inferior). Igual que en el caso anterior, Grotte des Barasses II se caracteriza por una alta actividad de pequeños mamíferos carnívoros sobre los restos de avifauna, lo cual indicaría que estos predadores frecuentarían la cavidad.

A pesar de que la explotación humana de *small prey* no se vea favorecida en estos contextos en los que el tipo de ocupación y funcionalidad del yacimiento van muy direccionados, los restos de ave nos aportan otros datos indirectos. Por un lado, una identificación de aportes de carácter natural y de pequeños mamíferos carnívoros y/o rapaces en estos yacimientos, junto con la documentada presencia de otros grandes predadores, nos indica momentos de larga desocupación de la cavidad. La localización y morfología de estos enclaves, de dimensiones más bien pequeñas, favorecería un establecimiento humano más transitorio, por lo que la actividad de carnívoros podría

hacerse más extensa. Por otro lado, la abundancia o no de aves en el registro ayuda a conocer mejor los predadores que ocuparon estos espacios. Este tipo de presas serían principalmente cazadas por animales tales como lince, zorros, gatos salvajes, aves rapaces, etc. Los grandes carnívoros, como el oso o la hiena, tendrían mayor limitación en este aspecto, que unido a la capacidad masetera de sus mandíbulas, haría que los restos se fracturasen sin apenas llegar a dejar señales de alteraciones mecánicas (Castel, 1999). Precisamente por ello, la alta presencia de este tipo de modificaciones tanto en Abri des Pêcheurs (S1: 11,9%; S2: 11,1%; S3: 9,4%; S4: 9,4%) como en Grotte de Barasses II (Superior: 21,2%; Inferior: 22,5%) alerta de la existencia de pequeños mamíferos carnívoros o rapaces actuando sobre los restos de forma más o menos habitual, reforzando su papel en las acumulaciones presentadas (Rufà et al., 2016a, 2017).

9.1.2 El papel de las pequeñas presas (Leporidae y Aves) en la Cova de les Teixoneres

Como sucede en Payre, el espectro faunístico de Teixoneres es muy variado. El listado de animales presentes en el yacimiento refleja desde taxones típicos de bosque (*Ursus spelaeus*, *Lynx* sp., *Capreolus capreolus*, *Sus scrofa*), pasando por animales típicos de zonas más rocosas (*Capra pyrenaica*, *Rupicapra rupicapra*), hasta animales característicos de praderas abiertas (*Equus*, *Bos/Bison*). Igualmente están presentes taxones más ubicuistas, como por ejemplo el ciervo (*Cervus elaphus*). El registro paleobotánico y micro-paleontológico también documenta este ambiente boscoso con alternancia de espacios abiertos (López-García et al., 2012). Un estudio reciente encabezado por Álvarez-Lao (Álvarez-Lao et al., 2016) confirma un amplio espectro de ungulados en el registro arqueológico con 9 taxones en el nivel II y hasta 10 en el nivel III. A estos hay que sumarles 6 taxones correspondientes a mamíferos carnívoros de grande y pequeño tamaño, un gran roedor (*Hystrix* sp.), dos especies de lepóridos (*Oryctolagus cuniculus* y *Lepus* sp.), y al menos 9 especies de aves distintas (ver apartado 7.2). Aunque hasta el momento no se dispone de datos absolutos de la macrofauna del nivel II, la actividad humana parece centrarse en la caza de ungulados en ambos niveles. Entre ellos, destacan el ciervo y el caballo (Rosell et al., 2010a, 2017). Recientemente, también se ha documentado la presencia de rinoceronte lanudo y un mamut juvenil (Álvarez-Lao et al., 2016). Aunque se desconoce cómo fueron introducidos en el yacimiento, no se puede descartar que sean resultado de actividad antrópica. Sin embargo, y a diferencia de Payre, la explotación de presas en Teixoneres se extiende más allá de caballos y ciervos, siendo también explotados corzos, asnos, bóvidos y presas de menor tamaño, tales como lepóridos (Rufà

et al., 2014; Rosell et al., 2017). Esto, de entrada, advierte de ciertas diferencias con respecto a los yacimientos franceses.

La gran variabilidad de taxones representados y explotados en el yacimiento de Teixoneres permite hacerse una idea de la disponibilidad de recursos en el entorno inmediato del yacimiento, no solo debido al mosaico ecológico existente, sino a su abundancia. Tal y como demuestran los análisis tafonómicos, los humanos obtendrían todo tipo de presas, desde grandes ungulados hasta lepóridos, aunque estos últimos serían explotados de manera puntual. Esto no significa que las pequeñas presas no fueran abundantes en el entorno. De hecho, los lepóridos representan alrededor de una cuarta parte del registro faunístico recuperado en el nivel III y más de un 70% del total de restos con atribución taxonómica. Igualmente, los restos de ave recuperados representan un 4,5% del total de restos del nivel². La propia presencia de lagomorfos y aves en el yacimiento, sean aportados o no por grupos humanos, nos alerta de su presencia en el entorno del yacimiento. Por lo tanto, estos podrían ser igualmente explotados. No obstante, su rol en la dieta humana no parece estar muy extendido. Una explicación a este fenómeno podría relacionarse con el tipo de ocupación realizada en la cavidad. Las ocupaciones en Teixoneres se consideran de carácter corto y estacional (Sánchez-Hernández et al., 2014, 2016): pequeñas paradas en el camino con la finalidad de aprovechar los recursos abundantes dentro de un entorno en mosaico (Rosell et al., 2010a).

En base a esto, cabría esperar que en ocupaciones cortas como las observadas en Teixoneres, la diversidad de presas cazadas se viera limitada por la temporalidad del propio asentamiento. Por el contrario, una mayor diversidad taxonómica podría ser el resultado de un establecimiento más estable en el territorio, en el que las poblaciones humanas sabrían dónde y cómo obtener determinados recursos a lo largo del año. No obstante, hay que tener en cuenta que, en muchas ocasiones, las ocupaciones de carácter corto se caracterizan por una explotación de animales que no estaría sujeta a una selección específica, sino que iría directamente relacionada con las *encounter rates* con las presas. En consecuencia, los taxones más abundantes en el entorno serían aquellos que tuvieran mayor probabilidad de ser cazados. Esto, sin embargo, no descarta que otros taxones sean adquiridos en momentos puntuales debido a encuentros fortuitos. Estos encuentros accidentales se verán igualmente representados en el registro arqueológico. Si las tasas de sedimentación en los lugares donde se depositan los restos una vez

² Estos datos deben ser tomados con cautela, ya que los restos de lepórido y/o ave tienden a ser determinados con mayor facilidad que los de otros taxones de mayores dimensiones.

consumidos son bajas, esto supondrá la mezcla y/o solapamiento de distintos eventos que *a posteriori* serán imposibles de separar, creando los llamados palimpsestos. En este sentido, el registro faunístico estudiado podrá reflejar una variabilidad específica “ficticia”, relacionada con la diversidad de taxones cazados durante un período prolongado en el tiempo, cuando en realidad podría tratarse de cacerías aisladas de un determinado taxón (e.g., Blasco et al., 2013). Además, podrán confundirse con ocupaciones más prolongadas en el tiempo si no se tienen en cuenta otros factores.

En el caso de Teixoneres, la sucesión de diferentes ocupaciones, unida a un comportamiento no especializado, podría explicar el porqué a pesar del carácter ocupacional breve del yacimiento, la explotación de pequeñas presas se pone de manifiesto. Los lepóridos, igual que otros taxones, abundarían en el entorno del yacimiento y serían igualmente susceptibles de ser cazados, si las coyunturas lo disponen. Esto, a su vez, indica que su incorporación o exclusión en la dieta no estaría relacionada con las habilidades en la caza de los Neandertales, sino que estaría más bien vinculada a las decisiones tomadas por los humanos según la disponibilidad de presas y el carácter de la ocupación, entre otros factores socio-culturales.

Sin embargo, el carácter corto de las ocupaciones humanas en Teixoneres también favorece una mayor presencia de carnívoros en el yacimiento. Así, es necesario abordar el rol que éstos -especialmente pequeños mamíferos carnívoros y aves rapaces- tuvieron en los aportes de *small prey*. Aunque algunos restos proceden de aportes antrópicos, los análisis tafonómicos confirman que buena parte de las pequeñas presas recuperadas fueron contribuciones por parte de predadores no humanos (Rufà et al., 2014, 2016b). Su abundancia en el registro, y la alta incidencia de modificaciones que estos predadores dejaron sobre los restos, es un buen indicador del amplio desarrollo de actividades que llevaron a cabo en el lugar. Por lo tanto, a la hora de interpretar las ocupaciones de Teixoneres, será necesario tener en consideración el papel de los pequeños carnívoros, no sólo como indicador de periodos de desocupación relativamente largos, sino también como posibles elementos distorsionadores.

Cuando las cavidades son usadas por carnívoros, estos pueden no únicamente alterar los restos que ellos consumen, sino también actuar sobre aquellos elementos abandonados por los humanos. Por ejemplo, los grandes carnívoros pueden causar importantes modificaciones sobre los huesos, pero también alteran espacialmente los lugares de ocupación humana, llegando a dificultar su interpretación (Camarós et al., 2013). Aunque sus alteraciones son menos conocidas, los pequeños carnívoros, especialmente los pequeños mamíferos carnívoros, también pueden causar grandes perturbaciones en el

registro antrópico, que podrían igualmente dificultar su lectura. Por su etología, los pequeños mamíferos carnívoros acostumbran a cazar presas de pequeñas dimensiones, que son llevadas a sus guaridas para ser consumidas. No obstante, también son animales oportunistas, por lo que no dejarán de carroñear animales de talla mayor si se les presta ocasión. Así, a pesar de que sus dimensiones les limiten la caza, podrán introducir en su dieta carroña de presas de mayor tamaño, ya sea aprovechando los desechos de la actividad de carnívoros mayores, o de actividad humana (Castel, 1999). Por este motivo no es extraño que algunos pequeños carnívoros tengan una relación próxima con los humanos y los grandes predadores y, en consecuencia, tampoco será sorprendente encontrar restos de su actividad cuando los lugares que ocupan humanos y grandes carnívoros estén disponibles. Una alta frecuentación de estos espacios se verá plasmada no únicamente en un incremento de los restos de sus actividades y de las presas cazadas (e.g., conejos y aves), sino también en una posible removilización de los restos de actividades humanas previas. Esto dificultará la discriminación de posibles áreas de actividad. Aunque el grado de distorsión por parte de pequeños mamíferos carnívoros no ha sido estudiado en profundidad, se estima que puede ser importante, especialmente en aquellos contextos que han podido ser usados como cubil (e.g., Castel, 1999). La Cova de les Teixoneres se podría asociar a este tipo de contexto, ya que las ocupaciones humanas son cortas y se alternan con ocupación de grandes y pequeños mamíferos carnívoros, e incluso aves rapaces. El elevado número de *small prey* probablemente cazadas por estos predadores así lo demuestra; sugiriendo estos agentes como un elemento que añade mayor complejidad a la hora de interpretar las ocupaciones humanas en el lugar.

9.1.3 Cambio en la dieta y reorientación hacia la explotación intensiva de *small prey*: el ejemplo del Molí del Salt

Dentro ya del Paleolítico superior final, encontramos como caso de estudio en este trabajo el yacimiento del Molí del Salt. A diferencia de los yacimientos anteriormente mencionados, este enclave contempla un escenario muy distinto, donde las ocupaciones humanas parecen ser más estables y prolongadas en el tiempo (Allué et al., 2010). El espectro faunístico representado en el yacimiento muestra que en su inmediatez existen distintos ecosistemas a los que los humanos tienen acceso. Por ejemplo, el corzo o el jabalí indican la presencia de zonas boscosas. Igualmente, la existencia de un gran bóvido en el nivel A señala la existencia de espacios abiertos, que a su vez se alternarían con zonas más rocosas, donde habitaría la cabra. Sin embargo, y a pesar de que estos taxones nos ayudan a hacer una reconstrucción paisajística del lugar, éstos no parecen ser explotados por los humanos de manera reiterada, sino que las estrategias cinegéticas ejercidas por los grupos

humanos se dirigen principalmente hacia las *small prey*, y en especial, al conejo. A pesar de la presencia de taxones típicos de distintos ambientes, la proporción en la que se disponen no es clara. Si entendemos que la fauna representada en un yacimiento debería reflejar su abundancia en el entorno, las proporciones en las que los distintos taxones se ven representados indicarían una tendencia hacia espacios abiertos, o no excesivamente frondosos, aptos para el desarrollo de taxones como el conejo. En este sentido, sería útil disponer de datos arqueobotánicos para complementar la información ecológica obtenida del conjunto faunístico. No obstante, los análisis polínicos no han dado resultados concluyentes hasta el momento, y únicamente se dispone de datos antracológicos y carpológicos para hacer estimaciones. Estos últimos son igualmente escasos. Además, los carbones recuperados en los distintos niveles del Molí del Salt, apuntan hacia la presencia de algunos taxones leñosos cercanos, pero la elevada frecuentación de taxones arbóreos entre los elementos carbonizados puede no reflejar bien el ambiente real en la inmediatez del yacimiento. En primer lugar, las maderas han sido recolectadas intencionalmente para ser usadas como combustible, por lo que puede existir una selección de materiales según su eficiencia energética durante el proceso de cremación (Allué et al., 2010). Esto podría suponer que algunos taxones se vean representados con valores superiores a los que se encuentran en el entorno, mientras que otros menos eficientes pero igualmente presentes podrían verse infra-representados. En segundo lugar, queda sin documentar la presencia de otras especies arbustivas o herbáceas que podrían igualmente existir en el entorno, pero que no son utilizadas durante la combustión, o desaparecen durante el proceso. En referencia a la microfauna, también escasa y no ha reflejado resultados concluyentes para poder realizar reconstrucciones paisajísticas adecuadas.

Teniendo en cuenta esto, sería conveniente discutir sobre la abundancia o el descenso de algunos taxones dentro del registro arqueológico. Como se puede ver en el Molí del Salt, el espectro faunístico representado se ve mucho más restringido que en los ejemplos anteriormente mencionados. El nivel donde se documentan un mayor número de taxones es el nivel A, donde existen un máximo de 13 taxones representados, incluyendo carnívoros (*Vulpes vulpes*, *Lynx* sp., *Felis silvestris*), conejos y hasta 4 especies de ave. No obstante, en muchos de estos casos, están representados por pocos elementos, siendo carnívoros y ungulados los peor representados en el yacimiento. Por un lado, el tipo de ocupación del yacimiento puede influir en la menor presencia de carnívoros en el lugar. Las ocupaciones humanas en el Molí del Salt parecen ser más estables que en los casos anteriormente mencionados, por lo que no es extraño que estos predadores sean menos frecuentes en el registro (Vaquero, 2004a; Allué et al., 2010). No obstante, se evidencian ocasionales episodios de carroñeo por parte de pequeños carnívoros.

En lo que refiere a la disminución de los ungulados en el registro y a la mayor presencia del conejo en el sitio, habría que buscar explicación en otros fenómenos más globales. La expansión del conejo y otros *fast moving game* en el registro explotado antrópicamente no es un fenómeno exclusivo del Molí del Salt, sino que se extiende a lo largo del Paleolítico superior final en buena parte de la vertiente levantina de la Península Ibérica y el sur de Francia (e.g., Aura et al., 2002, 2009; Pérez Ripoll, 2004). La variación en la dieta y la focalización hacia pequeñas presas de movimiento rápido de manera sistemática hace preguntarse a los investigadores sobre las causas que incentivaron dicho cambio de manera tan evidente. En este sentido, hay autores que intentan justificar estas variaciones con la llegada de los humanos modernos en Eurasia, los cuales habrían modificado sus estrategias de subsistencia en función de sus necesidades poblacionales y tecnológicas (Stiner et al., 1999, 2000; Stiner, 2001; Stiner y Munro, 2002). Asimismo, se planteó que la llegada de *Homo sapiens* conllevó un aumento demográfico que acarreó una presión cinegética mucho más grande sobre las poblaciones faunísticas (Stiner et al., 1999; 2000; Stiner, 2001; Stiner y Munro, 2002). Según algunos autores, la disminución de grandes ungulados por sobre-explotación, forzaría a los grupos humanos a reorientar sus actividades cinegéticas sobre otros animales que hasta el momento pudieron ser explotados de manera ocasional, quizás por su bajo retorno energético, pero que se volvían rentables ante la ausencia de ungulados. Además, las altas tasas de reproducción de los lepóridos permitían mantener el equilibrio necesario entre una explotación suficiente para sustentar a una población humana estable sin que eso disminuyera sustancialmente las poblaciones animales. A todo ello hay que añadirle la incorporación de innovaciones técnicas que harían más rentable la explotación de estas pequeñas presas de movimiento rápido por parte de los grupos humanos (e.g., Stiner et al., 1999, 2000; Stiner, 2001; Aura et al., 2002; Hockett y Haws, 2002; Stiner y Munro, 2002). Además, algunos investigadores mencionan que la explotación sistemática de *small prey* podría también relacionarse con el establecimiento de asentamientos más prolongados en el tiempo y con una reducción de la movilidad territorial. Desde esta perspectiva, los lepóridos serían animales con tasas de reproducción altas que estarían disponibles con relativa abundancia durante todo el año (Villaverde et al., 1996; Aura et al. 2002).

Sin embargo, estos planteamientos se basan en postulados teóricos surgidos a partir de la OFT y la BSR (ver Capítulo 2), y no siempre se ajustan a la realidad arqueológica existente. Algunos casos tempranos de explotación sistemática los encontramos en la Cova del Bolomor (MIS 9-5e), en el nivel 4 de Les Canalettes (MIS 5/4), o en Gorham's Cave (MIS 3), donde la explotación regular de *small prey* se remonta a momentos anteriores a la llegada de los humanos modernos y donde no se detectan variaciones demográficas importantes

que hagan pensar en posibles cambios en la dieta por presión cinegética (Blasco, 2011; Blasco y Fernández Peris, 2012a, 2012b; Cochard et al., 2012; Blasco et al., 2013, 2014). Igualmente, en algunos niveles de Bolomor, como el nivel XI, se han identificado ocupaciones cortas con abundancia de *small prey*, como las anátidas del género *Aythya*, por lo que la explotación de estos recursos no tiene por qué relacionarse de manera directa con una mayor estabilidad de ocupación.

Por otro lado, las capacidades tecnológicas de las distintas poblaciones humanas no pueden ser evaluadas desde un punto de vista de especie y/o cronológico, ya que se ha demostrado que los Neandertales eran capaces de explotar distintos ambientes y recursos durante el Paleolítico medio e inferior, así como de aprovechar los recursos obtenidos de sus presas con otras finalidades distintas a las nutricionales (e.g., Stringer et al., 2008; Brown et al., 2011; El Zaatari et al., 2011; Henry et al., 2011; Peresani et al., 2011; Finlayson et al., 2012; Morin y Laroulandie, 2012; Salazar-García et al., 2013; Romandini et al., 2014; Fiorenza et al., 2015; Radovčić et al., 2015; Weyrich et al., 2017). Asimismo, nada indica que poblaciones anteriores a los HAM no pudieran utilizar algún método de obtención de presas que nos es desconocido. En el nivel 4 de Les Canalettes y el nivel IV de Bolomor, por ejemplo, se planteó la posibilidad de que un predominio de hembras de conejo en sus conjuntos pudiera ser resultado de la aplicación de métodos de trampeo en masa en zonas de madriguera (Cochard et al., 2012; Blasco et al., 2013), métodos que hoy en día siguen usándose por algunas tribus como lo Cahuilla (Bean, 1974), y que también se plantearon en otros yacimientos de *Homo sapiens* del Paleolítico superior, como Pont d'Ambon (Jones, 2006). Por lo tanto, no se debe descartar la posibilidad que especies humanas diferentes a *Homo sapiens* pudieran emplear métodos de captura de *small prey* similares a los conocidos en la actualidad desde periodos muy antiguos, los cuales no han dejado evidencia arqueológica o que no han llegado hasta nuestros días.

Otro posible escenario que podría explicar las variaciones en la dieta humana se vincula a la presión ambiental. Esta propuesta sugiere que los cambios climáticos surgidos a finales del Pleistoceno superior dieron lugar a cambios ecológicos que afectaron a los habitantes de los distintos biotopos existentes. En consecuencia, muchas especies residentes en esos ambientes vieron reducidas sus poblaciones y se vieron obligadas a desplazarse hacia otras zonas donde las condiciones fueran favorables para su pervivencia. Aún así, algunos taxones no fueron capaces de sobreponerse al nuevo escenario ecológico que se estaba dibujando en Eurasia y el resto del mundo, por lo que acabaron por desaparecer (Koch y Barnosky, 2006; Stuart, 2015; Lorenzen et al., 2011). Este fenómeno se inicia a partir de los 50-45 ka, y parece extenderse hasta el Holoceno (Lorenzen et al., 2011).

Paralelamente a estos acontecimientos, se detecta un incremento de otros taxones, capaces de adaptarse con mayor facilidad a las nuevas circunstancias medioambientales. Se trata de especies más versátiles, la plasticidad ecológica suficiente como para adaptarse a ambientes muy dispares (Crawley, 1983). Animales como el ciervo y los lagomorfos entrarían dentro de esta categoría. El calentamiento progresivo al final del Pleistoceno, debió perjudicar a aquellas especies bien adaptadas a ambientes fríos. Por el contrario, otros taxones que hasta el momento se veían reducidos a zonas refugio del sur de Europa, se propagarían por el continente en consonancia con el desarrollo de condiciones más benignas. Asimismo, las altas tasas de reproducción registradas en algunos de ellos favorecerían su abundancia en el ambiente. En consecuencia, las *encounter rates* de los grupos humanos con estos animales se incrementarían, incentivando su explotación (Lorenzen et al., 2011).

Los niveles arqueológicos del Molí del Salt se enmarcan dentro de este panorama general. Su secuencia arqueológica empieza en un momento en el que gran parte de los taxones adaptados a condiciones más frías ya han desaparecido en buena parte de Europa (ca. 14,1-12,6 ka cal BP). El rinoceronte lanudo (*Ceolodonta antiquitatis*) se extingue ca. 14 ka, probablemente debido a la desaparición de las grandes estepas del centro y norte de Europa (Stuart y Lister, 2007; Lorenzen et al., 2011). Igualmente, el ciervo gigante (*Megaloceros giganteus*), el bisonte de las praderas (*Bison priscus*) y el mamut lanudo (*Mammuthus primigenius*), verán sus poblaciones reducidas a partir de este momento, y quedarán restringidos al norte de Siberia, donde desaparecerán posteriormente (Stuart y Lister, 2007; Stuart, 2015). Así pues, buena parte de la megafauna que había habitado en Europa hasta el momento dejó de estar presente en las regiones meridionales de Europa. Este hecho provocó que las poblaciones humanas reorientaran su atención hacia otros recursos disponibles en el entorno. Como se ha mencionado, los lepóridos son un taxón especialmente abundante en el Levante peninsular, por lo que los humanos verían en ellos un recurso potencial y altamente aprovechable, en aquellas regiones donde se presentaba en abundancia. El área circundante del Molí del Salt no sería una excepción. Igualmente, al ser un recurso constante, pudo favorecer el desarrollo de ocupaciones humanas más estables en el territorio (e.g., Villaverde et al., 1996; Aura et al., 2002, 2009).

Por otro lado, en estos contextos de mayor estabilidad de asentamiento, se puede observar una menor frecuentación de cuevas y abrigos por parte de carnívoros. Esto implicaría menores distorsiones en el registro arqueológico. También hay que añadir que, durante la última fase del Pleistoceno superior tiene lugar la extinción de grandes carnívoros en Eurasia. El oso de las cavernas (*Ursus arctos*) o la hiena moteada (*Crocuta crocuta*)

desaparecen en torno a los 31-27 ka, y el león de las cavernas (*Panthera spelaea*) se extingue cerca de los 14 ka (Stuart, 2015). Con la desaparición de estos grandes predadores, se excluyen otros agentes potencialmente alteradores del registro arqueológico. Además, la competencia por los recursos y los espacios de hábitat se vería igualmente reducida.

Considerando todos los parámetros anteriormente mencionados, los cambios ecológicos y ambientales locales podrían postularse como motor de cambio en la dieta de las poblaciones humanas. Su motivación no se vincularía exclusivamente a avances tecnológicos o presiones poblacionales, sino que tendría también relación directa con la disponibilidad de recursos en el territorio por el que se movían estos grupos. Dicha accesibilidad podría variar en función de los cambios ambientales de cada región en un momento dado, condicionados también por la geografía de cada lugar. Este fenómeno explicaría por qué algunas presas son explotadas por los humanos en algunas áreas, mientras que en otras no; o por qué algunos taxones son explotados en unos momentos y no en otros. En el caso del Molí del Salt, la situación del yacimiento, en zonas con espacios abiertos, con manchas de bosque incentivaría la abundancia natural de los conejos en el entorno, hecho que se ve reflejado en el registro. Aunque estarían presentes otros taxones, éstos serían menos abundantes. Unas *encounter rates* más reducidas harían que se vieran igualmente reflejados en el registro, pero de forma más anecdótica, favoreciendo la importancia de los lepóridos, así como su explotación intensiva (Lorenzen et al., 2011; Bulte et al., 2006; Blasco et al., 2013). Situaciones similares podrían producirse en yacimientos próximos y contemporáneos al Molí del Salt, como la Font Voltada, donde los lepóridos también se presentarían en abundancia (Nadal, 1998).

Teniendo en cuenta el papel que pudo tener la ecología y otros factores en la representación de *small prey* en el registro arqueológico, es esperable que su incorporación en la dieta no siga una evolución lineal. A lo largo del Pleistoceno se han documentado distintas oscilaciones climáticas que afectaron a comunidades animales de maneras muy diversas, fomentando el desarrollo o la desaparición de unos taxones u otros y marcando nuevas relaciones entre ellos. Las pequeñas presas también se vieron afectadas por estos cambios. Por eso, a lo largo de las secuencias arqueológicas europeas podemos encontrar casos donde existiría el procesado de *small prey* de manera reiterada. No obstante, las condiciones ambientales locales o regionales de estos sitios no son iguales para el resto de yacimientos de cronologías similares y, por eso, las pequeñas presas no se explotan regularmente en todas las regiones por igual. Además, estos casos excepcionales sirven como precedente para evaluar algunas de las evidencias más antiguas de procesado

de pequeñas presas, pero las dinámicas marcadas en estos yacimientos no parecen repetirse en el tiempo de manera continua. No será hasta el Paleolítico superior cuando el procesado de *small prey* se extenderá ampliamente por toda la región mediterránea, coincidiendo con una mejora climática y la expansión de espacios favorables a su proliferación. Por esta misma razón, en otras regiones donde la ecología no sea proclive al desarrollo del conejo, el registro arqueológico seguirá centrando su atención en otros recursos. De este modo, también se puede entender que algunos yacimientos del Paleolítico superior del Norte de Europa o incluso de la cornisa cantábrica carezcan o apenas se registren pequeñas presas en su registro arqueológico, a pesar de que su extendido consumo en toda la región mediterránea. Si el entorno ecológico en el que se sitúan estos yacimientos es accidentado y escarpado, estos espacios serán desfavorables para el desarrollo de lepóridos, más acostumbrados a espacios llanos y abiertos. Por el contrario, animales como la cabra o el rebeco podrán estar presentes en abundancia, por encontrarse en su entorno natural (e.g., Guilaine y Martzluff, 1995; Guilaine et al., 2008; Terradas et al., 1993; Casanova et al., 2007; Martínez-Moreno and Mora, 2011b). Por ello, la hipótesis ambiental se podría postular como principal para argumentar algunas de las variaciones en la dieta humana ocurridas a lo largo del Pleistoceno. Sin embargo, y a pesar de que parece haber una relación directa entre las condiciones paleoecológicas/paleoambientales y la presencia de determinados taxones en el registro arqueológico, los avances tecnológicos o los factores socio-culturales pudieron también influir de modo significativo en el espectro de presas cazadas (e.g., Morin, 2012). En consecuencia, la incorporación de pequeñas presas en la dieta humana debe evaluarse como un fenómeno complejo, en el que tomarían parte múltiples factores, ambientales pero también otros relacionados con la propia diversidad comportamental humana.

Siguiendo esta misma línea, tampoco hay que desestimar otros factores, como la funcionalidad o duración de la ocupación, los cuales podrían también influir en el registro representado. Así, tal como se ha podido observar en los yacimientos del valle del Ródano, la topografía del terreno no tiene por qué estar correlacionada con la explotación recurrente de taxones propios de estos contextos (Daujeard, 2008; Daujeard y Moncel, 2010). Este fenómeno también se ha podido documentar en otras regiones y por tanto, el escenario del valle del Ródano no debería ser tomado como un caso aislado (e.g., Yravedra y Cobo-Sánchez, 2015). Además, este tipo de conducta no tiene por qué ser exclusiva de la macrofauna, sino que puede afectar de igual manera a las *small prey*. Etnográficamente, la caza de conejos y aves se ha documentado en algunos momentos, asociada a la escasez de otros recursos durante determinadas épocas del año (Lindner, 1950; Murdock, 1975). En relación con esto, en algunos yacimientos se puede asociar la caza especializada de perdiz

nival a determinados períodos del año, cuando otros recursos faunísticos son más escasos y menos eficientes desde un punto de vista energético (e.g., Díez-Lomana et al., 1995; Laroulandie, 2000, 2005a; Louchart y Soave, 2002). Del mismo modo, la caza puede estar condicionada por otros propósitos no alimenticios. En el caso de los lepóridos, el valor y la calidad de sus pieles u otros productos secundarios es alta (Charles y Jacobi, 1994; Fontana, 2003; Haws y Hockett, 2004; Hockett y Haws, 2005). Así, la reorientación hacia la explotación de conejos, liebres o aves podría asociarse en algunas ocasiones a estos subproductos. En el yacimiento magdalenense de Gazel, por ejemplo, aunque los grupos humanos tendían a cazar manadas de renos para su consumo, se ha detectado una elevada explotación de liebre variable (*Lepus timidus*) exclusivamente durante los meses de invierno, por lo que se ha asociado su captura a la obtención de pieles (Fontana, 1999, 2004). En otros yacimientos, el procesado de lepóridos no se limita exclusivamente a la obtención de nutrientes, sino que también hay un importante uso de sus pieles (e.g., Charles y Jacobi, 1994; García-Argüelles et al., 2004). Este tipo de comportamiento no únicamente se ha podido observar a nivel arqueológico, sino que los estudios etnográficos manifiestan que algunas de estas costumbres siguen desarrollándose en grupos actuales como los Cahuilla (Bean, 1974).

Casos arqueológicos similares pueden aplicarse para las plumas de las aves, sus garras u otros huesos concretos que parecen tener significado más allá de los nutrientes cárnicos que puedan aportar (Conard et al., 2009; Peresani et al., 2011; Finlayson et al., 2012; Morin y Laroulandie, 2012; Romandini et al., 2014, 2016, Radovčić et al., 2015; García-Benito et al., 2016; Laroulandie, 2016). Estos elementos, por sus propiedades podrían usarse con múltiples finalidades. Así lo sugiere un estudio realizado sobre acumulaciones de golondrinas generadas por esclavos náufragos durante el siglo XVIII en la isla de Tromelin. Las autoras de dicha investigación abogaban que las propiedades de las plumas de ave -más resistentes a fenómenos meteorológicos extremos que otros materiales-, podrían hacerlas atractivas como materia prima, especialmente a la hora de afrontar situaciones climáticas adversas. De hecho, plantean la hipótesis que las plumas de golondrina podrían haberse usado como vestimenta para protegerse del sol, el viento y la lluvia. El uso particular de esta materia prima habría conllevado un tipo de representación arqueológica particular, con una mayor preservación de los huesos del ala proximal (Laroulandie y Lefèvre, 2014).

A parte de las variables mencionadas, otros condicionantes como las dimensiones del grupo, su grado de cohesión, el tipo de organización interna o las propias estrategias de caza utilizadas podrían también influir en la explotación de *small prey*. Las pequeñas

presas son un recurso fácil de obtener que no requiere aptitudes físicas concretas y su captación no supone un peligro importante. Por lo tanto, no se puede descartar que algunas de las tareas de caza de estos animales fueran gestionadas por los individuos aparentemente “más débiles” del grupo a nivel de fuerza física (como mujeres, niños y ancianos), mientras los hombres del grupo se dedicasen a la obtención de la caza mayor. En distintos estudios etnográficos, se ha podido observar como estas costumbres existe en poblaciones actuales (e.g., Empeaire, 1963; Nelson, 1973; Woodburn, 1970; Bean, 1974; Murdock, 1975; Hawkes et al., 2001), e incluso funcionan como parte del juego de los niños, cuando empiezan a utilizar arcos y flechas (Clastres, 1986; Radcliffe-Brown, 1964; Woodburn, 1970). También la caza colectiva se menciona entre los Cahuilla, los Kutchin y otros grupos actuales y subactuales, en la que podrían participar buena parte de los miembros del grupo (e.g., Nelson, 1973; Bean, 1974). Aunque no hay evidencias arqueológicas que lo demuestren, estos comportamientos podrían aplicarse a las poblaciones prehistóricas. La capacidad de planificar estrategias de caza colectivas, puede no únicamente favorecer una mayor presencia de pequeñas presas en los conjuntos arqueológicos, sino también fomentar la cohesión de grupo al tener que organizarse por estas cacerías colectivas de *small prey*.

Todas estas variables estacionales, utilitarias, organizativas o culturales influyen sobre el espectro faunístico representado en un determinado conjunto –a nivel específico y en sus frecuencias de representación-, y nos indican que, aunque hay un trasfondo ecológico importante a tener en cuenta, muchos otros factores pueden condicionar la representación de *small prey* y de otros taxones en los yacimientos arqueológicos con independencia del marco temporal.

10. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE FUTURO

Con este trabajo se ha pretendido destacar la importancia del estudio tafonómico de las *small prey* en un periodo clave de tránsito que se inicia ya a finales del Pleistoceno medio y que desemboca en la llegada de los HAM a Europa y con la eclosión del Paleolítico superior. Dentro de este periodo, las *small prey* parecen ser una herramienta más a tener en cuenta a la hora de interpretar el registro arqueológico, ya que su estudio puede evidenciar cambios no sólo desde la perspectiva económica sino también desde el punto de vista socio-cultural. Con esta finalidad, se ha intentado ver su relación con los humanos en cada conjunto analizado, así como cuales fueron los precedentes que incentivaron su explotación. Evidentemente, los carnívoros no pueden quedar al margen, ya que las *small prey* son una presa potencial para ellos, especialmente para pequeños carnívoros tales como el lince, el zorro o el tejón.

1. En lo que refiere al origen de las distintas acumulaciones analizadas, todos los conjuntos parecen corresponder a contribuciones mixtas, en las que, los pequeños mamíferos carnívoros y aves rapaces tendrían un papel predominante en el caso de los yacimientos del valle del Ródano y de la Cova de les Teixoneres, mientras que los humanos destacarían como principal acumulador en el Molí del Salt. La combinación de distintas características en cada uno de los conjuntos estudiados, como los patrones de representación anatómica, la edad, el grado de fragmentación de los restos, o las señales observadas sobre los fósiles, han facilitado una aproximación a los agentes participantes en cada acumulación. Asimismo, y no menos importante es el papel de los referentes neotafonómicos, los cuales han sido una herramienta comparativa significativa a la hora de evaluar cada conjunto (e.g., Laroulandie, 2000, 2002; Cochard, 2004; Lloveras et al.,

2008a, 2008b; 2009a; 2012; 2016; Sanchis, 2012; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015, 2016).

2. En los conjuntos estudiados se observa que el grado de explotación antropogénica de *small prey* va desde un aprovechamiento nulo hasta una explotación intensiva. Observando las condiciones de cada uno de los sitios presentados, parece que son múltiples los factores que afectan a las estrategias de subsistencia humanas. En primer lugar, es importante tener en cuenta los condicionantes ecológicos, los cuales serán determinantes a la hora de favorecer la abundancia de determinados taxones. No obstante, otras variables como la duración, la funcionalidad y/o el objetivo de cada ocupación, la dimensión del grupo o la propia variabilidad comportamental dentro de éste serán elementos importantes a tener en cuenta para explicar la diversidad en la presencia y el procesamiento de *small prey* en cada contexto particular.

En el caso de Payre, Abri des Pêcheurs y Grotte des Barasses II, las condiciones ambientales dibujan un escenario propenso para el desarrollo de distintas especies de aves. Por contra, el registro fósil no ha permitido evidenciar la explotación de estos animales por parte de humanos. Dichos sitios funcionan como altos de caza especializados, donde las estrategias de subsistencia parecen estar bien dirigidas a la adquisición y explotación estacional de determinados ungulados -ciervos, caballos y bóvidos (Daujeard, 2008; Daujeard y Moncel, 2010; Daujeard et al., 2012). Esta predilección hacia un espectro faunístico limitado, sumado al carácter corto de las mencionadas ocupaciones -especialmente marcado en Abri des Pêcheurs y Grotte des Barasses II-, se traduce en un escaso o nulo aprovechamiento de *small prey*. Únicamente en el caso de Payre, existirían evidencias indirectas de procesamiento de aves proporcionadas por estudios de residuos y funcionalidad sobre una pieza lítica del sub-nivel Ga (Hardy y Moncel, 2011). Sin embargo, estas evidencias no han podido ser confirmadas por el registro fósil, por lo que dichas acumulaciones de aves siguen relacionándose tafonómicamente con la existencia de pequeños carnívoros.

Por el contrario, un escenario algo distinto se da en la Cova de les Teixoneres, donde no parece haber una selección de presas tan exhaustiva como en los casos anteriores. En este sitio, las estrategias cinegéticas parecen ser más oportunistas, lo que favorece una mayor flexibilidad en la obtención de recursos. Esto se traduce en una amplia diversidad de presas explotadas por los Neandertales y la posibilidad de incorporar *small prey* como parte ocasional de su dieta, debido a encuentros fortuitos y probablemente no selectivos. No obstante, la mayor parte de las pequeñas presas recuperadas en el yacimiento parecen ser aportes de pequeños mamíferos carnívoros y aves rapaces, que nos siguen indicando

importantes periodos de desocupación humana en el enclave. Aunque la explotación de *small prey* es minoritaria, estos datos refuerzan la idea que los humanos previos a los HAM eran capaces de explotar una gran variedad de recursos. Por lo tanto, la explotación de pequeñas presas parece estar más relacionada con factores tales como la disponibilidad de presas, la funcionalidad del sitio y/o diversos elementos socio-culturales que por limitaciones en las habilidades de los neandertales.

3. Igualmente importante es recalcar que, a lo largo del Paleolítico superior, algunos conjuntos arqueológicos muestran un cambio en las estrategias de obtención de presas, especialmente en la cuenca mediterránea. En algunos de estos sitios se observa una reorientación hacia la explotación intensiva de *small prey*, especialmente hacia los lepóridos. Las razones que incentivaron dicho cambio han sido motivo de intensos e interesantes debates durante las últimas décadas (e.g., Villaverde et al., 1996; Stiner et al., 1999, 2000; Stiner, 2001; Aura et al., 2002, 2009; Hockett y Haws, 2002, 2005; Stiner y Munro, 2002). Estas discusiones han llevado a plantear una concatenación de factores en los que los postulados teóricos basados en el forrajeo óptimo y la BSR no parecen ajustarse totalmente a la realidad arqueológica. En este punto debe considerarse el escenario ecológico como base principal del cambio, en el que a partir de los 45 ka comienzan a producirse limitaciones y extinciones de la megafauna euroasiática. Esto necesariamente causó que las poblaciones humanas tuvieran que reorientar sus estrategias hacia otros recursos más favorecidos por los cambios de finales del Pleistoceno superior. A este hecho se ha de añadir la condición de ubiquidad de algunos taxones y sus elevadas tasas de reproducción que pudieron hacer de ellos un recurso clave en el que focalizar la explotación, siendo abundantes y estables durante todo el año. Esta situación es la que parece manifestarse en el Molí del Salt.

No obstante, y a pesar de la importancia del clima en algunos de los cambios ocurridos en el registro faunístico, la variación en las estrategias de subsistencia no puede atribuirse a un único factor, sino que se trata de una situación más compleja en la que otras variables y condicionantes socio-culturales deben tenerse en cuenta. Por ello, la evaluación del contexto arqueológico de donde proceden los restos cobra una importancia relevante, ya que sólo teniendo en cuenta estos parámetros, se podrán extraer conclusiones válidas que permitan explicar la variabilidad comportamental del género humano.

4. A pesar de que hasta la actualidad el estudio de conjuntos *small prey* ha dado un salto cualitativo y cuantitativo importante, quedan aún muchas facetas por prospectar. En este sentido, como perspectivas de futuro, se pretende seguir las líneas de investigación

iniciadas en esta tesis doctoral, así como incorporar nuevas metas de investigación que permitan profundizar en el conocimiento de las *small prey*, sus acumulaciones y los predadores que las generan.

4.1. Una línea que ha quedado por explorar es el uso de métodos estadísticos aplicados al GIS para observar posibles patrones de distribución espacial de restos de *small prey* en función de las alteraciones tafonómicas observadas. Esto podría no sólo reforzar algunas de las conclusiones obtenidas sobre las actividades realizadas en los yacimientos estudiados, sino también desvelar nuevos datos sobre los agentes acumuladores en el lugar, así como su grado de implicación en la formación de los conjuntos. Este método ya se ha aplicado con éxito en algunos yacimientos, como por ejemplo el nivel A9 de Fumane (Fiore et al., 2016).

4.2. Asimismo, será importante ampliar el ámbito geográfico y cronológico de estudio de las *small prey*, incorporando nuevos conjuntos arqueológicos que ayuden a comprender mejor las dinámicas de explotación de estos animales en otros contextos ecológicos y otros periodos.

4.3. Igualmente, otra línea de investigación abierta iría encaminada a desarrollar series experimentales y observaciones actualistas que ayuden a una mejor caracterización de las acumulaciones de *small prey*, especialmente las producidas por aves, las cuales han sido poco exploradas hasta el momento (e.g. Laroulandie, 2000; Laroulandie et al., 2008).

10. CONCLUSIONS AND OUTLOOK

Throughout this work, we emphasize the importance of taphonomic studies on small prey during a crucial transitional period, which had already started by the end of the Middle Pleistocene and resulted in the arrival of HAM at Europe and the emergence of the Upper Paleolithic. Within that period, small prey is one more element to take into account when interpreting the archaeological record. Its study may unveil changes not only from an economic perspective but also from a socio-cultural one. To this end, we attempted to discover the relation of small prey to humans for each of the studied assemblages as well as which precedents encouraged its exploitation. Obviously, carnivores cannot be ignored, because small animals are potential prey for them as well, especially for small mammalian carnivores such as the lynx, the fox, and the badger.

1. According to our studies, all the small prey collections analyzed were mainly the result of mixed contributions. Small mammalian carnivores and raptors had an important role in the Rhône Valley sites and at Teixoneres Cave, while human input was more important at Molí del Salt. We reached these conclusions after combining different variables, such as anatomical representation, the ages of the individuals, the percentage of bone fragmentation, and the taphonomic signs observed on bone surfaces. Neo-taphonomic referents were also essential for assessing the origins of small prey assemblages (e.g., Laroulandie, 2000, 2002; Cochard, 2004; Lloveras et al., 2008a, 2008b; 2009a; 2012; 2016; Sanchis, 2012; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015, 2016).

2. Concerning anthropogenic contributions, the studied sequences revealed from no anthropogenic exploitation of small prey to intense exploitation. Multiple factors influenced human subsistence strategies, depending on the specific circumstances of each

site. First, it is important to pinpoint ecological components, which are crucial to understanding the abundance of certain taxa. Notwithstanding, other elements such as the duration of each occupation, its functionality and/or its purpose, the group size, and its own behavioral variability were important, as they may explain the diversity in the representation of small prey, as well as its processing in each particular context.

On the one hand, at Payre, Abri des Pêcheurs, and Grotte des Barasses II, the environmental data point to propitious conditions for the development of different bird species. In contrast, the fossil record does not provide evidence of human exploitation of small prey. These sites seem to have been used as specialized hunting places, where subsistence strategies were directed toward the acquisition and exploitation of certain ungulates—red deer, horse, and large bovids (Daujeard, 2008; Daujeard and Moncel, 2010; Daujeard et al., 2012). This predilection for a limited faunal spectrum added to the short-term nature of the occupation of these sites—which is especially pronounced at Abri des Pêcheurs and Grotte des Barasses II—may have resulted in a restricted or non-existent procurement of small prey. Only in the Payre is indirect evidence of bird processing documented through the residue and use-wear analyses of a lithic tool from sub-unit Ga (Hardy and Moncel, 2011). However, this evidence is not confirmed by the fossil record, as taphonomic analysis of bird remains points to small carnivore contributions.

On the other hand, a diversification of prey exploitation seems to have taken place at Teixoneres Cave. There, the hunting strategies seem to have been more opportunistic, which promotes greater flexibility in the procurement of animal resources. This is supported by the wide diversity of species that were exploited by humans and the occasional inclusion of small prey in the Neanderthal diet through casual and probably non-selective encounters. Nevertheless, most of the small prey accumulations documented in the site are from small mammalian carnivores and raptors. Their presence reinforces the short and expeditious nature of human occupation of the site. Although small prey exploitation was limited, these data reinforce the idea that Premodern Humans were capable of exploiting a wide variety of resources. Thus, the exploitation of small prey appears to be more related to factors such as prey availability, the functionality of the site, and/or other socio-cultural elements rather than Neanderthal skills.

3. Likewise, it is important to note that some changes on procurement strategies can be observed during the Upper Paleolithic. These changes are especially pronounced in the Mediterranean Basin, where there was a reorientation in the intensive exploitation of small prey, especially leporids. The factors encouraging this shift have been an intense

topic of debate over the past decades (e.g., Villaverde et al., 1996; Stiner et al., 1999, 2000; Stiner, 2001; Aura et al., 2002, 2009; Hockett and Haws, 2002, 2005; Stiner and Munro, 2002). A concatenation of factors has arisen from these discussions, where the theoretical assumptions based on the optimal foraging and the BSR do not totally fit with archaeological reality. At this point, the ecological scenario must be understood as the main basis for change, because limitations on, and extinctions of, Euroasiatic megafauna occurred as of 45 ka. These limitations and extinctions necessarily forced human populations to redirect their attention to other resources more favored by the changes that took place at the end of the Upper Pleistocene. In addition, the ubiquity of some species and their high reproductive rates may have made them a crucial resource to exploit, as they were abundant and stable throughout the year. Molí del Salt appears to exemplify this scenario.

Even though the environment is an important influencing factor on the faunal record, the variability in subsistence strategies does not only depend on one element, but rather represents a complex situation relying on other factors and socio-cultural components that should be taken into account. Thus, the evaluation of the archaeological context from which the remains derive becomes crucial. This is the only way to draw reliable conclusions to explain the behavioral variability of the *Homo* genus.

4. Although there is much work to be done, the study of small prey has undergone important qualitative and quantitative leaps. In this respect, we would like to continue the research lines commenced in the present PhD thesis into the future and incorporate new research goals that will achieve deeper knowledge about small prey and its accumulations and predators.

4.1. First of all, we would like to explore the application of statistics to GIS to observe the possible patterns of spatial distribution of small prey in some of the studied sites. The spatial distribution of taphonomic alterations observed on bones may reinforce some of the conclusions about the studied sites. It may also reveal new data about the accumulator agents in these scenarios and the degree of involvement of each predator. This method has been successfully implemented in other sites, such as for the bird remains of level A9 of Fumane (Fiore et al., 2016).

4.2. Moreover, it is important to broaden the geographical area and the chronological framework of study, incorporating new archaeological sequences that would help to better comprehend the dynamics of small prey exploitation in other contexts and in other periods.

4.3. Another line of future research, which is already under way, is to develop experimental series and actualistic observations that will help to better characterize the accumulations of small prey, especially birds, which have yet to be thoroughly explored (e.g., Laroulandie, 2000; Laroulandie et al., 2008).

11. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

A

Adovasio, J.M., Soffer, O., Klíma, B., 1996. Upper Palaeolithic fibre technology: interlaced woven finds from Pavlov I, Czech Republic, c. 26,000 years ago. *Antiquity* 70, 526–534.

Albizuri, S., Colomer, S., Buisan, C. 1993. Experimentación sobre la exposición del tejido óseo a focos de calor. *Estudios de la Antigüedad* 6-7, 91-97.

Alhaique, F., 1995. Taphonomic study of the faunal remains from the "M" and "P" layers of the Arene Candide (Savona, Italy). *Quaternaria Nova* IV, 263-295.

Allué, E., Ibáñez, N., Saladié, P., Vaquero, M., 2010. Small preys and plant exploitation by late pleistocene hunter-gatherers. A case study from the Northeast of the Iberian Peninsula. *Archaeological Anthropological Sciences* 2, 11–24.

Alperson-Afil, N., 2012. Archaeology of fire: Methodological aspects of reconstructing fire history of prehistoric archaeological sites. *Earth-Science Reviews* 113, 111–119.

Alperson-Afil, N., Goren-Inbar, N., 2010. The Acheulian site of Gesher Benot Ya'aqov Volume II: ancient flames and controlled use of fire. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series*, Springer, Dordrecht.

Alperson-Afil, N., Richter, D., Goren-Inbar, N., 2007. Phantom hearths and the use of fire at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *PaleoAnthropology* 1–15.

Alroy, J., 2001. A multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. *Science*. 292, 1893–1896.

Altuna, J., 1984. Primer hallazgo de mamut (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) en el País Vasco Meridional. *Munibe (Antropología-Arkeologia)* 36, 27–32.

Altuna, J., 1992. El medio ambiente durante el Pleistoceno superior en la región Cantábrica con referencia especial a sus faunas de mamíferos. The environment during the Upper Pleistocene in the Cantabrian region, with especial reference to its mammal faune. *Munibe* 43, 13–29.

Altuna, J., 1994. Los Macromamíferos durante el Solutrense de la Península Ibérica. *Férvedes* 1, 47–55.

Alvarez, M.T., Morales, A., Sesé, C., 1992. Mamíferos Del Yacimiento Del Pleistoceno Superior De Cueva Millan (Burgos, España). *Estudios geológicos* 48, 193–204.

Álvarez-Fernández, E., 2011. Humans and marine resource interaction reappraised: archaeofauna remains during the late Pleistocene and Holocene in Cantabrian Spain. *Journal of Anthropological Archaeology* 30, 327–343.

Álvarez-Lao, D.J., García, N., 2010. Chronological distribution of Pleistocene coldadapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International* 212, 120–128.

Álvarez-Lao, D.J., García, N., 2011. Geographical distribution of Pleistocene cold adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International* 233, 159–170.

Álvarez-Lao, D.J., García, N., 2012. Comparative revision of the Iberian woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) record into a European context. *Quaternary Science Reviews* 32, 64–74.

Álvarez-Lao, D.J., Méndez, M., 2016. Latitudinal gradients and indicator species in ungulate paleoassemblages during the MIS 3 in W Europe. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 449, 455–462.

Álvarez-Lao, D.J., Kahlke, R.D., García, N., Mol, D., 2009. The Padul mammoth finds - On the southernmost record of *Mammuthus primigenius* in Europe and its southern spread during the Late Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 278, 57-70.

- Álvarez-Lao, D.J., Rivals, F., Sánchez-Hernández, C., Blasco, R., Rosell, J., 2016. Ungulates from Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain): Presence of cold-adapted elements in NE Iberia during the MIS 3. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 466, 287–302.
- Andrés, M., Gidna, A.O., Yravedra, J., Domínguez-Rodrigo, M., 2012. A study of dimensional differences of tooth marks (pits and scores) on bones modified by small and large carnivores. *Archaeological and Anthropological Sciences* 4, 209–219.
- Andrews, P., 1990. *Owls, Caves and Fossils*. University of Chicago Press, London.
- Andrews, P., Cook J., 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man (New Series)* 20, 675–691.
- Antunes, M.T., 2000. Gruta da Figueira Brava: Pleistocene marine mammals. *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa. Classe de Ciências XXXVIII*, 245-258.
- Aparicio, C., Rufà, A., Blasco, R., 2015. Breaking the bones. Fresh breakage on rabbit bones: an experimental approach. En: *Postgraduate Zooarchaeology Forum (PZAF2015)*, IPHES, Tarragona, poster.
- Armstrong, A., 2016. Eagles, owls, and coyotes (oh my!): Taphonomic analysis of rabbits and guinea pigs fed to captive raptors and coyotes. *Journal of Archaeological Science Reports* 5, 135–155.
- Aura, J.E., Villaverde, V., Morales, M., Sainz, C., Zilhao, J., Straus, L.G., 1998. The Pleistocene–Holocene transition in the Iberian Peninsula: continuity and change in human adaptations. *Quaternary International* 49–50, 87–103.
- Aura, J.E., Villaverde, V., Pérez Ripoll, M., Martínez Valle, R., Guillem, P., 2002. Big game and small prey: Paleolithic and Epipaleolithic economy from Valencia (Spain). *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 215–268.
- Aura, J.E., Jordá, J., Pardo, J.F., Morales, J.V., Pérez, M., Villalba, M.P., Alcover, J.A., 2009. Economic transitions in finis terra: the western Mediterranean of Iberia, 15 – 7 ka BP. *Before Farming Archaeol. Anthropol. Hunter-Gatherers* 2009, 1–17.
- Avery, G. 1985. Late Holocene use of penguin skins: evidence from a coastal shell midden at Steenbras Bay, Lüderitz Peninsula, South West Africa-Namibia. *Annals of the South African Museum* 96(3), 55-65.
-

B

Baales, M. 1992. Accumulations of bones of lagopus in Late Pleistocene sediments. Are they caused by man or animals? *Cranium* 9, 17–22.

Baena, J., Moncel, M.-H., Cuartero, F., Chacón, M.G., Rubio, D., in press. Late Middle Pleistocene genesis of Neanderthal technology in Western Europe: the case of Payre site (south-east France). *Quaternary International* 436 (A), 212-238.

Baldwin, J.R., 1974. Sea bird fowling in Scotland and Faroe. *Folk Life* 12, 60-130.

Ballesteros, F., 2007. *Lepus europaeus*. En: Atlas y libro rojo de los mamíferos de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM, Madrid, pp. 473–475.

Balter, V., Simon, L. 2006. Diet behavior of the Saint-Césaire Neanderthal inferred from biogeochemical data inversion. *Journal of Human Evolution* 51(4), 329-338.

Banfield, A.W.F., 1961. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer*. *Natural Museum Canada Bulletin* 177, pp.1-137.

Barbetti, M., 1986. Traces of fire in the archaeological record, before one million years ago? *Journal of Human Evolution* 15, 771–781.

Barisic, M., 2006. Étude de l'effet du piétinement humain sur des ossements de faune mélangés à un amas de taille. Tesis de máster, Institut de Préhistoire et de Géologie du Quaternaire, Université Bordeaux I, Bordeaux.

Barnosky, A.D., 2005. Effects of quaternary climatic change on speciation in mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 12, 247–264.

Barnosky, A.D., Kock, P.L., Feranec, R.S., Wing, S.L., Shabel, A.B., 2004. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* 306, 70–75.

Barone, R., 1976. Anatomie comparée des mammifères domestiques. Vigot Freres, Editeurs, Paris.

Barone, R., Pavoux, C., Blin, P.C., Cuq, P., 1973. Atlas d'anatomie du lapin. Masson & C., Paris.

- Barroso, C.; Bailón, S., Guennouni, K., Desclaux, E., 2007: Les lagomorphes (Mammalia, Lagomorpha) du Pléistocène supérieur de la Grotte du Boquete de Zafarraya, La Grotte du Zafarraya, Málaga, Andalousie. (C. Barroso, H. De Lumley, dirs.), Tome II, pp. 893-926.
- Baumel, J.J., 1979. *Nomina Anatomica Avium*. Academic Press, London.
- Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E., Berge, J.C.V., 1993. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge.
- Bean, L.J., 1974. *Mukat's people. The Cahuilla indians of Southern California*. University of California Press, London.
- Behrensmeyer, A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4, 150-162.
- Behrensmeyer, A.K., Gordon K.D., Yanagi, G.T., 1986. Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature* 319, 768-771.
- Behrensmeyer, A.K., Gordon, K.D., Yanagi, G.T., 1989. Non human bone modification in Miocene fossils from Pakistan. En: R. Bonnicksen, M.H. Sorg (eds.), *Bone modification*. University of Maine Center for the Study of the First Americans, Orono, pp. 99-120.
- Behrensmeyer, A.K., Stayton, C.T., Chapman, R.E., 2003. Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology* 29, 52-70.
- Bellomo, R.V., 1993. A methodological approach for identifying archaeological evidence of fire resulting from human activities. *Journal of Archaeological Sciences* 20(5), 525-553.
- Bellomo, R.V., 1994. Methods of determining early hominid behavioral activities associated with the controlled use of fire at Fxj 20 Main, Koobi Fora, Kenya. *Journal of Human Evolution* 27, 173-195.
- Bennett, J.L., 1999. Thermal alteration of buried bone. *Journal of Archaeological Science* 26, 1-8.
- Berna, F., Goldberg, P., Horwitz, L.K., Brink, J., Holt, S., Bamford, M., Chazan, M., 2012. PNAS Plus: Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa. *Proceedings of the National Academy of Science* 109, E1215-E1220.

Bickart, K.J., 1984. A field experiment in avian taphonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4, 525-535.

Binford, L. R., 1978. Dimensional analysis of behavior and site structure: learning from an eskimo hunting stand. *American Antiquity* 43(3), 330-361.

Binford, L.R., 1981. *Bones. ancient men and modern myths*. Academic Press, New York.

Bird, D.W., Bird, R., Codding, B., 2009. In pursuit of mobile prey: Martu hunting strategies and archaeofaunal interpretation. *American Antiquity* 74, 3-29.

Blasco, R., 2008. Human consumption of tortoises at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 35, 2839-2848.

Blasco, R., 2011. La amplitud de la dieta cárnica en el Pleistoceno medio peninsular: una aproximación a partir de la Cova del Bolomor (Tavernes de la Valldigna, Valencia) y del subnivel TD10-1 de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos). Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Blasco, R., Fernández Peris, J., 2009. Middle Pleistocene bird consumption at Level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36(10), 2213-2223.

Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012a. Small and large game: Human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 11, 265-282.

Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012b. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary International* 252, 16-31.

Blasco, R., Fernández Peris, J., Rosell, J., 2010. Several different strategies for obtaining animal resources in the late Middle Pleistocene: The case of level XII at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 9, 171-184.

Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Cáceres, I., Vergès, J.M., 2008. A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 35, 1605-1618.

Blasco, R., Blain, H.-A., Rosell J., Díez, J.C., Huguet, R., Rodríguez, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. Earliest evidence for human consumption of tortoises

in the European Early Pleistocene from Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 61, 503-509.

Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: A zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary Science Reviews* 70, 124–144.

Blasco, R., Finlayson, C., Rosell, J., Marco, A.S., Finlayson, S., Finlayson, G., Negro, J.J., Pacheco, F.G., Vidal, J.R., 2014. The earliest pigeon fanciers. *Science Reports* 4, 5971.

Blasco, R., Rosell, J., Rufà, A., Sánchez Marco, A., Finlayson, C., 2016. Pigeons and choughs, a usual resource for the Neanderthals in Gibraltar. *Quaternary International* 421, 62-77.

Blasco Sancho, M.F., 1992. *Tafonomía y prehistoria: métodos y procedimientos de investigación*. Monografías Arqueológicas 254, Zaragoza.

Blasco Sancho, M.F., 1995. La interacción hombre/carnívoro: definición de dos modelos de explotación de las presas en el Paleolítico medio. En: *Los homínidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio europeo*. Actas del congreso internacional de paleontología humana, Orce, pp. 619–631.

Blois, J.L., McGuire, J.L., Hadly, E.A., 2010. Small mammal diversity loss in response to late-Pleistocene climatic change. *Nature* 465, 771–774.

Blumenschine, R.J., 1988. An experimental model of the timing of hominid and carnivore influence on archaeological bone assemblages. *Journal of Archaeological Science* 15, 483-502.

Blumenschine, R.J., Selvaggio, M., 1988. Percussion marks on bone surfaces as a new diagnostic of hominid behavior. *Nature* 333, 763-765.

Bocheński, Z.M., 1994. The comparative osteology of grebes (Aves: Podicipediformes) and its systematic implications. *Acta zoologica cracoviensa* 37(1), 191-346.

Bochenski, Z.M., 1997. Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by Snowy Owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. *Acta Zoologica Cracoviensia* 40, 279–292.

Bochenski, Z.M., 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. En: T. O'Connor (ed.), *Biosphere to lithosphere. New studies in vertebrate taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, pp. 31–45.

Bochenski, Z.M., Nekrasov, A.E., 2001. The taphonomy of sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 44, 279–292.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1994. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Long-eared Owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 37, 177–190.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 372–387.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 2009. A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Preliminary determination. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Bochenski, Z.M., Tornberg, R., 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 30, 1665–1671.

Bochenski, Z.M., Boev, Z., Mitev, I., Tomek, T., 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 36, 313–328.

Bochenski, Z.M., Korovin, V. A., Nekrasov, A.E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of bird bones in food remains of Imperial Eagles (*Aquila heliaca*). *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 165–171.

Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P.S., 1998. Damage to bird bones in pellets of Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 25, 425–433.

Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Sulkava, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8, 31–39.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., Tornberg, R., Wertz, K., 2009a. Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla*,

with comments on the punctures made by the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Journal of Archaeological Science* 36, 122–129.

Bochenski, Z. M., Tomek, T., Wilczyński, J., Svoboda, J., Wertz, K., Wojtal, P., 2009b. Fowling during the Gravettian: the avifauna of Pavlov I, the Czech Republic. *Journal of Archaeological Science* 36(12), 2655-2665.

Bocherens, H., Drucker, D., 2006. Dietary competition between Neanderthals and Modern Humans: insights from stable isotopes. En: Conard, N. (ed.), *When Neanderthals and Modern Humans met*, Publications in Prehistory. KernsVerlag, Tübingen, pp. 129-143.

Boissier, A., 1984. Un habitat et un mode de vie traditionnel. En: N. Desse-Berset (ed.), *Notes et monographies techniques 16*. CNRS 2nd Fish Osteoarchaeology meeting, CNRS, Valbonne, pp. 195-200.

Bonifay, E., 2002. L'Homme de Néandertal et l'ours (*Ursus arctos*) dans la grotte du Régourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France). En: T. Tillet, L.R. Binford (eds.), *L'Ours et l'Homme*. Actes du Colloque d'Auberives-en-Royans (1997). ERAUL, Liège, pp. 247-254.

Bovy, K.M., 2002. Differential avian skeletal part distribution: explaining the abundance of wings. *Journal of Archaeological Science* 29, 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, 2049-2059.

Bovy, K.M., Watson, J.E., Dolliver, J., Parrish, J.K., 2016. Distinguishing offshore bird hunting from beach scavenging in archaeological contexts: the value of modern beach surveys. *Journal of Archaeological Science* 70, 35–47.

Bowler, J.M., 1986. Spatial variability and hydrologic evolution of Australian lake basins: analogue for Pleistocene hydrologic change and evaporite formation. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 54, 21-41.

Brain, C. K., 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago.

Brain, C. K., Sillen, A., 1988. Evidence from the Swartkrans cave for the earliest use of fire. *Nature* 336, 464–466.

Bramwell, D., Yalden, D.W., Yalden, P.E., 1987. Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *Journal of Archaeological Science* 14, 195–200.

Bromage, T. G., 1984. Interpretation of Scanning Electron Microscope Images of abraded forming bone surfaces. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 161-78.

Bromage, T.G., Boyde, A., 1984. Microscopic criteria for the determination of directionality of cutmarks on bone. *American Journal of Physical Anthropology* 65, 339-366.

Broughton, J.M., Mullins, D., Ekker, T., 2007. Avian resource depression or intertaxonomic variation in bone density? A test with San Francisco Bay avifaunas. *Journal of Archaeological Science* 34, 374–391.

Brothwell D., Jones, R. 1978. The relevance of small mammal studies to archaeology, in Brothwell D. R., Thomas K.D., Clutton-Brock J. (eds.), *Research problems in zooarchaeology*, Insitute of Archaeology Occasional Publication 3, London, 47-57.

Brown, K., Fa, D.A., Finlayson, G., Finlayson, C., 2011. Small game and marine resource exploitation by Neanderthals: the evidence from Gibraltar. En: N. Bicho, J. Haws (eds.), *Trekking the shore: changing coastlines and the antiquity of coastal settlement. Interdisciplinary contribution to archaeology*. Springer, New York, pp. 247-271.

Brugal, J.-P. 2000. Comments on M.C. Stiner et al.'s "The tortoise and the hare: small game use, the broad spectrum revolution and Palaeolithic demography". *Current Anthropology* 41, 62–63.

Brugal, J.P., 2006. Petit gibier et fonction de sites au Paléolithique supérieur. Les ensembles faunistiques de la grotte d'Anecrial (Porto de Mos, Estremadure, Portugal). *PALEO* 18, 45-68.

Brugal, J.-P., Fosse, P., 2004. Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'ouest. *Revue de Paléobiologie* 23(2), 575-595.

Buikstra, J.E., Swegle, M., 1989. Bone modification due to burning: experimental evidence. En: R. Bonnichsen, R., M.H. Sorg (eds.), *Bone Modification*. University of Maine Center for the Study of the First Americans, Orono, pp. 247–258.

Buisson, D., 1990. Les flûtes paléolithiques d'Isturitz (Pyrénées-Atlantiques). *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 87 (10), pp. 420-433.

Bulte, E., Horan, R.D., Shogren, J.F., 2006. Megafauna extinction: A paleoeconomic theory of human overkill in the pleistocene. *Journal of Economic Behavior Organization* 59, 297–323.

C

Cáceres, I., 2002. Tafonomía de yacimientos antrópicos en karst. Complejo Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos), Vanguard Cave (Gibraltar) y Abric Romaní (Capellades, Barcelona). Tesis doctoral. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Cáceres, I., Bravo, P., Esteban, M., Expósito, I., Saladié, P., 2002. Fresh and heated bones breakage. An experimental approach. En: M. De Rienzi, M.V. Pardo Alonso, M. Belinchón, E. Peñalver, P. Montoya, A. Márquez-Aliaga (eds.), *Current topics on taphonomy and fossilization*. Valencia, pp. 471-479.

Cacho, I., Fumanal, M.P., López, P., Pérez Ripoll, M., Martínez Valle, R., Uzquiano, P., Arnanz, A., Sánchez Marco, A., Sevilla, P., Morales, A., Roselló, E., Garralda, M.D., Carcía-Carrillo, M., 1995. El Tossal de la Roca (Vall d'Alcalà, Alicante). Reconstrucción paleoambiental y cultural de la transición del Tardiglaciario al Holoceno inicial. *Recerques del Museu d'Alcoi* IV, 11–101.

Cain, C.R., 2005. Using burned animal bone to look at middle stone age occupation and behavior. *Journal of Archaeological Science*. 32, 873–884.

Callapez, P., 2000. Upper Pleistocene marine invertebrates from Gruta da Figueira Brava (Arrábida, Portugal). *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa. Classe de Ciências* XXXVIII, 83-103.

Callou, C., 1997. Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre *Oryctolagus*) et du lièvre (genre *Lepus*) en Europe occidentale. En: J. Desse, N. Desse-Berset, (eds.), *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. Série B: Mammifères*. APDCA, Valbonne Sophia Antipolis.

Callou, C., 2003. De la garenne au clapier: étude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris.

Camarós, E., Cueto, M., Teira, L.C., Tapia, J., Cubas, M., Blasco, R., Rosell, J., Rivals, F., 2013. Large carnivores as taphonomic agents of space modification: An experimental approach with archaeological implications. *Journal of Archaeological Science* 40, 1361–1368.

Carbonell, E., Rosell, J., 2004. Ocupaciones de homínidos en el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca. En: E. Baquedano, S. Rubio (eds.), Zona Arqueológica 4. Miscelánea en Homenaje a Emiliano Aguirre. Museo Regional, Alcalá de Henares, pp. 102-115.

Cardillo, M., 2003. Biological determinants of extinction risk: why are smaller species less vulnerable? *Animal Conservation* 6, 63-69.

Casanova, J., Martínez-Moreno, J., Mora, R., 2007. Traçant l'ocupació dels Pirineus: la Balma Guilanyà i els caçadors recol·lectors del Tardiglacial i l'Holocè antic al Prepirineu Oriental. En: *Tribuna d'Arqueologia*. pp. 59-83.

Casanova, J., Martínez-Moreno, J., Mora, R., 2012. Balma de Guilanyà: ocupacions de muntanya durant el MIS 1 al vessant sud dels Pirineus Orientals. En: *I Jornades d'Arqueologia de la Catalunya Central*, Manresa, 28-30 D'octubre de 2010. pp. 59-64.

Cassoli, P.F., Tagliacozzo, A., 1995. I Macromammiferi dei livelli tardopleistocenici delle Arene Candide (Savona, Italia): Considerazioni paleontologiche e archeozoologiche, *Quaternaria Nova* IV, 101-262.

Castel, J.-C., 1999. Le rôle des petits carnivores dans la constitution et l'évolution des ensembles archéologiques du Paléolithique supérieur. L'exemple du solutréen de Combe Saunière, Dordogne, France. *Anthropozoologica* 29, 33-54.

Charles, R., Jacobi, R.M., 1994. The late glacial fauna from the Robin Hood Cave, Creswell Crags: a re-assessment. *O.J.A.* 13(1), 1-32.

Chase, P.G., 1986. The Hunters of Combe Grenal: Approaches to Middle Pleistocene Subsistence in Europe. *BAR International Series* 286, Oxford, pp. 211-224.

Clastres, P., 1986. *Crónica de los indios Guayaquis*. Altafulla, Barcelona.

Cochard, D., 2004a. Les léporides dans la subsistance paléolithique du sud de la France. Tesis doctoral, Université Bordeaux I, Bordeaux.

Cochard, D., 2004b. Étude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle: apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. *Revue de Paléobiologie* 23(2), 659-673.

Cochard, D., 2004c. Influence de l'âge des proies sur les caractéristiques des accumulations de léporidés produites par le hibou grand-duc. En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits*

animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003, Éditions APDCA, Antibes, pp. 313–316.

Cochard, D., 2007. Caractérisation des apports de léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologique à la couche VIII de la grotte Vaufrey. En: J. Evin (ed.), Un siècle de construction du discours scientifique en préhistoire. Actes du congrès du centenaire de la Société Préhistorique Française: un siècle de construction du discours scientifique en préhistoire (Avignon, 20 Au 24 Septembre 2004). Mémoire de la Société Préhistorique Française, pp. 467–480.

Cochard, D., 2008. Discussion sur la variabilité intraréfèrentiel d'accumulations osseuses de petits prédateurs. *Annales de Paléontologie* 94, 89–101.

Cochard, D., Brugal, J.-P., 2004. Importance des fonctions de sites dans les accumulations paléolithiques de léporidés. En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003*, Éditions APDCA, Antibes, pp. 283–296.

Cochard, D., Brugal, J.P., Morin, E., Meignen, L., 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quaternary International* 264, 32–51.

Codding, B.F., Porcasi, J.F., Jones, T.L., 2010. Explaining prehistoric variation in the abundance of large prey: A zooarchaeological analysis of deer and rabbit hunting along the Pecho Coast of Central California. *Journal of Anthropological Archaeology* 29, 47–61.

Cohen, A., Serjeantson, D., 1996. A manual for the identification of bird bones from archaeological sites, Archetype Publications Ltd, London.

Conard, N.J., Malina, M., Munzel, S.C., 2009. New flutes document the earliest musical tradition in southwestern Germany. *Nature* 460, 737–740.

Cortes-Sanchez ,M., Morales-Muñiz, A., Simón-Vallejo, M.D., Lozano-Francisco, M.C., Vera-Peláez, J.L., Finlayson, C., Rodríguez-Vidal, J., Delgado-Huertas, A., Jiménez-Espejo, F.K., Martínez-Ruiz, F., Martínez-Aguirre, M.A., Pascual-Granged, A.J., Berguedà-Zapata, M.M., Gibaja-Bao, J.F., Riquelme-Cantal, J.A., López-Sáez, J.A., Rodrigo-Gámiz, M., Sakai, S.,

Sugisaki, S., Finlayson, G., Fa, D.A., Bicho, N.F., 2011. Earliest known use of marine resources by Neanderthals. *PLoS One* 6(9), e24026.

Costamagno, S., Laroulandie, V., 2004. L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique: un inventaire taphonomique et archéozoologique. En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003*, Éditions APDCA, Antibes, pp. 403-416.

Costamagno, S., Griggo, C., Mourre, V., 1999. A roche experimentale d'un problema taphonomique. Utilisation de combustible osseaux au Paleolithique. *Préhistoire Euréenne* 13, 167-194.

Costamagno, S., Théry-Parisot, I., Guilbert, R., 2005. Taphonomic consequences of the use of bones as fuel. Experimental data and archaeological applications. En: T. O'Connor (ed.), *Biosphere to lithosphere: new studies in vertebrate taphonomy. 9th ICAZ Conferences, Durham 2002*. Oxbow Books, Oxford, pp. 51-62.

Costamagno, S., Thery-Parisot, I., Kuntz, D., Bon, F., Mensan, R., 2010. Taphonomic Impact of Prolonged Combustion on Bones used as Fuel. En: I. Thery-Parisot, L. Chabal, S. Costamagno (ed.), *The taphonomy of burned organic residues and combustion features in archaeological contexts*, *Revue Palethnologie*, Toulouse, pp. 169-183.

Courtin, J., Villa, P., 1982. Une expérience de piétinement. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 79(4), 117- 123.

Courty, M.A.; Goldberg, P., MacPhail, R., 1989. *Soils and micromorphology in archaeology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Cramp, S., Simmons, K.E.L., 1980. *The birds of western Palearctic*, vol. 2. Oxford University Press, Oxford, U.K.

Crawley, M.J., 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press, Berkeley.

C.R.P.E.S., 1985. Sota Palou. Campdevàdol. Un centre d'intervenció prehistòrica postglaciari a l'aire lliure. Diputació de Girona, Girona.

Cruz, I., 2005. La representación de partes esqueléticas de aves. Patrones naturales e interpretación arqueológica. *Archaeofauna* 14, 69–81.

Cruz, I., 2008. Avian and mammalian bone taphonomy in southern continental Patagonia: A comparative approach. *Quaternary International* 180, 30–37.

Cruz-Uribe, K., Klein, R.G., 1998. Hyrax and hare bones from modern South African eagle roosts and the detection of eagle involvement in fossil bone assemblages. *Journal of Archaeological Science* 25, 135–147.

D

Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjörnsdottir, A.E., Jouzel, J., Bond, G., 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250 kyr ice-core record. *Nature* 364, 218–220.

Daujeard, C., 2008. Exploitation du milieu animal par les Neanderthaliens dans le Sud-Est de la France. *BAR International Series. Archaeopress, Oxford*.

Daujeard, C., Moncel, M.H., 2010. On Neanderthal subsistence strategies and land use: A regional focus on the Rhone Valley area in southeastern France. *Journal of Anthropological Archaeology* 29, 368–391.

Daujeard C., Moncel M.-H., Rivals F., Fernandez P., Aureli D., Auguste P., Bocherens H., Crégut-Bonnoure É., Debard É., Liouville M., 2011. Quel type d'occupation dans l'ensemble F de Payre (Ardèche, France)? Halte de chasse spécialisée ou campement de courte durée? Un exemple d'approche multidisciplinaire. En : F. Bon, S. Costamagno, N. Valdeyron (dir.), Haltes de chasse en Préhistoire. Quelles réalités archéologiques?, Actes du colloque international du 13 au 15 mai 2009, université Toulouse II - Le Mirail, *P@lethnologie* 3, 77-101.

Daujeard, C., Fernandes, P., Guadelli, J.L., Moncel, M.H., Santagata, C., Raynal, J.P., 2012. Neanderthal subsistence strategies in Southeastern France between the plains of the Rhone Valley and the mid-mountains of the Massif Central (MIS 7 to MIS 3). *Quaternary International* 252, 32–47.

Daujeard, C., Moncel, M.-H., Raynal, J.-P., Argant, A., Béarez, P., Blasco, R., Brochard, S., Courty, M.-A., Crégut-Bonnoure, É., Delvigne, V., Desclaux, E., Fernandes, P., Foury, Y., Gallotti, R., Lafarge, A., Lateur, N., Le Pape, J.-M., Manzano, A., Piboule, M., Rufà, A., Roger, T.,

Rué, M., Tallet, P., 2014. La Grotte des Barasses II. Balazuc (Ardèche). Rapport de synthèse 2011–2013. Service Régional d'Archéologie de Rhône-Alpes, Lyon.

Daura, J., Sanz, M., García, N., Allué, E., Vaquero, M., Fierro, E., Carrión, J.S., López-García, J.M., Blain, H.A., Sánchez-Marco, A., Valls, C., Albert, R.M., Fornós, J.J., Julià, R., Fullola, J.M., Zilhão, J., 2013. Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the "Ebro frontier" and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Science Reviews* 60, 26–48.

Dawson, M.R., 1967. Lagomorph History and the Stratigraphic Record. En: C. Raymond (ed.), *Essays in Paleontology and Stratigraphy*, Moore commemorative volume, University of Kansas, Department of Geology, Special publication 2, pp. 287-316.

Debard, E., 1988. Le Quaternaire du Bas-Vivarais d'après l'étude des remplissages d'ovens, de grottes et d'abris sous roche. Dynamique sédimentaire, paléoclimatologie et chronologie. *Documents des laboratoires de géologie de Lyon* 103.

De Marfà, R.J., 2006. Els Lagomorfs (Lagomorpha; Mammalia) del Pleistocè inferior d'Orce (Granada) i Atapuerca (Burgos). Treball de recerca, Universitat de Barcelona, Barcelona.

De Marfà, R., 2009. Els lagomorfs (O. Lagomorpha; Cl. Mammalia) del Pliocè i Pleistocè europeus. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona.

Decheseaux, C., 1952. Lagomorpha (Duplicidentata). En: J. Piveteau (ed.), *Traité de Paléontologie*. Édition Mason, Paris, pp. 648-658.

Defleur, A., Bez, J.F., Crégut-Bonnoure, E., Desclaux, E., Onoratini, G., Radulescu, C., Thinon, M., Vilette, P., 1994. Le Niveau Mousterien de la Grotte de l'Adaouste (Jouques, Bouches-du-Rhône). Approche culturelle et paléoenvironnements. *Bulletin du Musée d'anthropologie Préhistorique de Monaco* 37, 11–48.

DeFrance, S.D., 2005. Late Pleistocene marine birds from southern Peru: distinguishing human capture from El Niño-induced windfall. *Journal of Archaeological Science* 32, 1131–1146.

Delaney-Rivera, C., Plummer, T.W., Hodgson, J.A., Forrest, F., Hertel, F., Oliver, J.S., 2009. Pits and pitfalls: taxonomic variability and patterning in tooth mark dimensions. *Journal of Archaeological Science* 36, 2597–2608.

Delibes, M., 1980. El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva. *Acta Vertebrata* 7(3), Sevilla.

Delibes, M., Hiraldo, F., 1981. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. En: K. Myers, C.D. MacInnes (eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference*, University of Guelph, Ontario, pp. 614–622.

Delpech, F., 1983. Les faunes du Paléolithique Supérieur dans le Sud-Ouest de La France. *Cahiers du Quaternaire* 6. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique.

D'Errico, F., Laroulandie, V., 2000. Bonetechnology at the Middle–Upper Palaeolithic transition. The case of the worked bones from Buran-Kaya III level C (Crimea, Ukraine). En: J. Orschiedt, G.C. Weniger (eds.), *Neanderthals and Modern Humans—discussing the Transition: Central and Eastern Europe from 50.000–30.000 B.P.* Neanderthal Museum, Mettmann, pp. 227–242.

Desclaux, E., 1992. Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago à Biostratigraphie, paléoécologie et taphonomie. Tesis doctoral, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Desclaux E., Hanquet C., El Guennouni K., 2011. Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale. En : V. Laroulandie, J.B. Mallye, C. Denys (eds.), *Taphonomie des petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles*. BAR International Series 2269, Oxford, pp. 110-118.

Dibble, H.L., Berna, F., Goldberg, P., McPherron, S.P., Mentzer, S., Niven, L., Richter, D., Sandgathe, D., Théry-Parisot, I., Turq, A., 2009. A Preliminary Report on Pech de l'Azé IV, Layer 8 (Middle Paleolithic, France). *PaleoAnthropology* 182–219.

Díez, C., 2006. Huellas de descarnado en el Paleolítico Medio: La cueva de Valdegoba (Burgos). *Zona Arqueológica* 7(1), 305-318.

Díez Fernández-Lomana, J.C., Sánchez Marco, A., Sanchez, A., Moreno Lara, V., 1995. Grupos avicaptadores del Tardiglacial: Las aves de Berroberria. *Munibe* 47, 3-22.

Díez, J.C., Alonso, R., Bengoechea, A., Colina, A., Jordá Pardo, J.F., Navazo Ruiz, M., Ortiz, J.E., Pérez, S., Torres, T., 2008. El Paleolítico Medio en el valle del Arlanza (Burgos): los sitios de La Ermita, Millán y La Mina. *Cuaternario y Geomorfología* 22 (3-4), 135-157.

Dirrigl, F.J.J., 2001. Bone Mineral Density of Wild Turkey (*Meleagris gallopavo*) Skeletal Elements and its Effect on Differential Survivorship. *Journal of Archaeological Science* 28, 817–832.

Dodson, P., Wexlar, D., 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* 5, 275–284.

Doerthy, S. 2013. New perspectives on urban cockfighting in Roman Britain. *Archaeological Review from Cambridge* 28.2, 82-95.

Domínguez-Rodrigo, M., Piqueras, A., 2003. The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. *Journal of Archaeological Science* 30, 1385–1391.

Domínguez Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. P., 2007. Deconstructing Oldovai. A taphonomy study of the Bed I sites. *Vertebrate Paleobiology and Paleanthropology Series XVI*, Springer.

Domínguez-Rodrigo, M., De Juana, S., Galán, A.B., Rodríguez, M., 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *Journal of Archaeological Science* 36, 2643–2654.

Driver, J.C., 1982. Medullary bone as an indicator of sex in bird remains from archaeological sites. En: B.N. Wilson, C. Grigson, S. Payne (eds), *Ageing and Sexing Animal Bones from Archaeological Sites*. BAR International Series 109, Oxford, pp. 251-254.

E

Eastham, A.S., 1998. Magdalenians and snowy owls: bones recovered at the Grotte de Bourrouilla, Arancou (Pyrénées-Atlantiques). *Paléo* 10, 95–107.

Emperaire, J., 1963. *Los Nómades del Mar*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago de Chile.

Erbersdobler, K., 1968. *Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender mittelgrosser Hühnervögel*. Universität München, München.

Ericson, P.G.P., 1987. Interpretations of archaeological bird remains: A taphonomic approach. *Journal of Archaeological Science* 14, 65-75.

Estrada, A., García-Argüelles, P., Nadal, J., 2004. Les excavacions a la Balma del Gai (Moià, Bages). En: M. Genera (ed.), *Actes de les jornades d'arqueologia i paleontologia 2001*, Vol I. Direcció General del Patrimoni Cultural, Servei d'Arqueologia, La Garriga, pp. 135-143.

Estrada, A., Nadal, J., García-Argüelles, P., Lloveras, L., Costa, J., 2011. Els darrers caçadors-recol·lectors del Moianès. *La Balma del Gai*. OAL Museu Municipal de Moià, Moià.

Evin, J., Marchal, J., Marien, G., 1985. Lyon natural radiocarbon measurements X. Radiocarbon 27 (2B), 386-454.

F

Fa, J.E., Stewart, J.R., Lloveras, L., Vargas, J.M., 2013. Rabbits and hominin survival in Iberia. *Journal of Human Evolution* 64(4), 233-241.

Fernandes, P., Raynal, J.-P., Moncel, M.-H., 2008. Middle Palaeolithic raw material gathering territories and human mobility in the southern Massif Central, France: first results from a petro-archaeological study on flint. *Journal of Archaeological Science* 35, 2357-2370.

Fernandes, P., Moncel, M.-H., Lhomme, G., 2010. Analyse des comportements face aux ressources minérales de deux sites du Paléolithique moyen: Payre, Abri des Pêcheurs (Ardèche, France). *Rivista di Scienze Preistoriche* LVII, 31-42.

Fernández-Jalvo, Y., 1992. *Tafonomía de microvertebrados del complejo kárstico de Atapuerca (Burgos)*. Tesis doctoral, Departamento de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2000. The taphonomy of Pleistocene caves, with particular reference to Gibraltar. En: Stringer, C.B. (ed.), *Neanderthals on the Edge*. Oxbow Books, Oxford, pp. 171-182.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., 1999. Cut marks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-I. *Journal of Human Evolution* 36, 587-589.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2011. When humans chew bones. *Journal of Human Evolution* 60, 117-123.

Fernández-Laso, M.C., 2010. Remontajes de restos faunísticos y relaciones entre áreas domésticas en los niveles K, L y M del Abric Romaní (Capellades, Barcelona, España). Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Ferrer, X., Martínez i Vilalta, A., Muntaner, J., 1986. Ocells. En: Història Natural dels Països Catalans. Enciclopèdia Catalana, Barcelona.

Fick, O., 1974. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen europäischer Taubenarten. Dissertation Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin, München.

Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J.J., Bortolotti, G.R., Finlayson, G., Sánchez Marco, A., Pacheco, F.G., Rodríguez-Vidal, J., Carrión, J.S., Fa, D.A., Rodríguez Llanes, J.M., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS One* 7(9), e45927. doi:10.1371/journal.pone.0045927

Fiore, I. 2003: Lo sfruttamento dei mammiferi di piccola e media taglia nell'Epigravettiano di Grotta Romanelli. En: P.F. Fabbri, E. Ingravallo, A. Mangia (eds.), Grotta Romanelli nel centenario della sua scoperta (1900-2000). Congedo, Galatina, pp. 137-148.

Fiore, I., Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004. Ecology and subsistence strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 273–286.

Fiore, I., Rayna, J.-P., Tagliacozzo, A., 2005. Archeozoologia E Aspetti Tafonomici Del Sito Musteriano Di Baume Vallée (Massiccio Centrale Francese). En: Atii 3° Convegno Nazionale di Archeozoologia, Siracusa, Associazione Italiana di Archeozoologia, 3-5 Novembre 2000. pp. 1–14.

Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Cocca, E., Tagliacozzo, A., Peresani, M., 2016. From feathers to food: Reconstructing the complete exploitation of avifaunal resources by Neanderthals at Fumane cave, unit A9. *Quaternary International* 421, 134–153.

Fiorenza, L., Benazzi, S., Henry, A.G., Salazar-García, D.C., Blasco, R., Picin, A., Wroe, S.W., Kullmer, O., 2015. To meat or not to meat? New perspectives on Neanderthal ecology. *Yearbook of Physical Anthropology* 156, 43–71.

Fiorillo, A.R., 1991. Pattern and process in bone modifications. *Anthropologie* 29(3), 157-161.

Folch i Guillèn, R., 1986. Ocells. Història Natural dels Països Catalans, vol. 12. Enciclopèdia Catalana S.A., Barcelona.

Fontana, L., 1999. Mobilité et subsistance au Magdalénien dans le Bassin de l'Aude. Bulletin de la Société Préhistorique Française 96, 175-190.

Fontana, L., 2003. Characterization and exploitation of the artic hare (*Lepus timidus*) during the Magdalenian: surprising data from Gazel Cave (Aude France). En: S. Costamagno, V. Laroulandie (eds.), Mode de vie au Magdalénien: apports de l'archéozoologie. BAR International Series 1144, pp. 101-118.

Fontana, L., 2004. Le lièvre variable au Magdalénien en Europe occidentale: un statut particulier? En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003, Éditions APDCA, Antibes, pp. 297-312.

Foury, Y., Desclaux, E., Daujeard, C., DeFleur, A., Moncel, M.-H., Raynal, J.-P. 2016. Évolution des faunes de rongeurs en moyenne vallée du Rhône (rive droite, Ardèche, France) au cours du Pléistocène Moyen final et du Pléistocène Supérieur ancien, du MIS 6 au MIS 4. Quaternaire 27, 55-79.

Fullola, J.M., García-Argüelles, P., 2006. La cueva del Parco (Alòs de Balaguer, Lleida) y el abrigo del Filador (Margalef de Montsant, Tarragona). En: A. Alday (ed.), El Mesolítico de muescas y denticulados en la cuenca del Ebro y el litoral mediterráneo peninsular. Diputación Foral de Álava, Departamento de Cultura, pp. 121-133.

Fullola, J.M., Petit, M.A., Mangado, X., Bartrolí, R., Albert, R.M., Nadal, J., 2004. Occupation Epipaleolithique microlamellaire de la Grotte du Parco (Alòs de Balaguer, Catalogne, Espagne). BAR International Series 1302, Oxford, pp. 121-128.

G

Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004 - L'exploitation des oiseaux pendant le Paléolithique supérieur et le Mésolithique a Grotta della Madonna di Praia a Mare (Calabre, Italie). En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003, Éditions APDCA, Antibes, pp. 173-177.

Galobart, A., Maroto, J., Ros, X., 1996. Las faunas cuaternarias de mamíferos de la cuenca de Banyoles-Besalú (Girona). *Revista Española de Paleontología (Extraordinary number)*, 248-255.

Galván, B., Hernández, C.M., 2013. El Salt d'Alcoi. En: Cucart, C. (ed.), *Jornades de difusió del quaternari. Neandertals, excavacions en curs*. Vall d'Albaida, Otinyent, pp. 5-7.

Galván, B., Hernández, C.M., Francisco, M.I., 2007-2008. Elementos líticos apuntados en el Musteriense alcoyano. El Abric del Pastor (Alicante). *Veleia* 24-25, 367- 383.

Galván, B., Hernández, C.M., Alberto, V., Barro, A., Francisco, M.I., Rodríguez, A., 2001. Las sociedades cazadoras-recolectoras Neandertalianas en los Valles de Alcoi (Alicante, España). El Salt como un centro referencial. *Tabona* 10, 7-33.

García-Argüelles, P., Nadal, J., Estrada, A., 2004. Balma del Gai rockshelter: an epipaleolithic rabbit skinning factory. En: *Actes du XIVème Congès UISPP, Université de Liège, BAR International Series 1302, Oxford*, pp. 115-120.

García-Argüelles, P., Nadal, J., Fullola, J.M., 2005. El abrigo del Filador (Margalef de Montsant, Tarragona) y su contextualización cultural y cronológica en el Nordeste peninsular. *Trabajos de Prehistoria* 62, 65-83.

García Benito, C., Alcolea, M., Mazo, C., 2016. Experimental study of the aerophone of Isturitz: Manufacture, use-wear analysis and acoustic tests. *Quaternary International* 421, 239-254.

García Catalán, S., Vaquero Rodríguez, M., 2007. La indústria lítica del nivell Asup del Molí del Salt (Vimodí) dins del Paleolític superior final al sud de Catalunya. *Aplec de Treballs (Montblanc)* 25, 9-22.

García-Diez, M., Vaquero, M., 2015. Looking at the Camp: Paleolithic Depiction of a Hunter-Gatherer Campsite. *PLoS One* 10, 1-17. doi:10.1371/journal.pone.0143002

Gardeisen, A., Valenzuela, S., 2004. À propos de la présence de lapins en contexte gallo-romain à Lattara (Lattes, Hérault, France). En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003*, Éditions APDCA, Antibes, pp. 235-254.

Gaudzinski, S., 2006. Monospecific or species-dominated faunal assemblages during the Middle Palaeolithic in Europe. En: E. Hovers, S. Kuhn (eds.), *Transitions before the transition*, Springer, New York, pp. 137–148.

Gaudzinski, S., Roebroeks, W., 2000. Adults only. Reindeer hunting at the Middle Palaeolithic site Salzgitter Lebenstedt, Northern Germany. *Journal of Human Evolution* 38, 497–521.

Gaudzinski-Windheuser, S., Niven, L., 2009. Hominin Subsistence Patterns During the Middle and Late Paleolithic in Northwestern Europe. En: J.-J. Hublin, M.P. Richards (eds.) *The evolution of hominid diets: integrating approaches to the study of Palaeolithic subsistence*. Springer Netherlands, pp. 97–109.

Gaudzinski-Windheuser, S., Roebroeks, W., 2011. On Neanderthal subsistence in Last Interglacial forested environments in Northern Europe. En: N.J. Conard, J. Richter (eds.), *Neanderthal lifeways, subsistence and technology*. Springer, New York, pp. 61-71.

Gerbe, M., Thiébaud, C., Mourre, V., Bruxelles, L., Coudenneau, A., Jeannet, M., Laroulandie, V., 2014. Influence des facteurs environnementaux, économiques et culturels sur les modalités d'exploitation des ressources organiques et minérales par les Néandertaliens des Fieux (Miers, Lot). En: J. Jaubert, N. Fourment, P. Depaepe (eds.), *Transitions, ruptures et continuités en Préhistoire, Actes du XXVIIème Congrès Préhistorique de France, Bordeaux les Eyzies 31 mai-5 juin 2010*, vol. 2, pp. 257-279.

Gerber, J.-P., 1972. La faune de grands mammifères du Würm ancien dans le sud-est de la France. Tesis doctoral, Université de Provence, Marseille.

Gilbert, B.M., Martin, L.D., Savage, H.G., 1981. *Avian osteology*. Wyo, Laramie.

Gifford-Gonzalez, D.P., Damrosch, D.B., Damrosch, D.R., Pryor, J., Thunen, R.L., 1985. The third dimension in site structure: an experiment in trampling and vertical dispersal. *American Antiquity* 50(4), 803-818.

Graff, G., 1961. Gross effects of a primitive hearth. *South African Archaeological Bulletin* 16, 25–26.

Grayson, D.K. 1984. "Nineteenth-century explanations of Pleistocene extinctions: A review and analysis. En: P.S. Martin, R.G. Klein (eds.), *Quaternary extinctions: A prehistoric revolution*, University of Arizona Press, Tucson, pp. 5-39.

Griesbach, E.K., 1972. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen - Und Mitteleuropäischer kleinerer Hühnervogel. Tesis doctoral, Universität München, München.

Guennouni, M.K.E.L., 2001. Les lapins du Pléistocène Moyen et Supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, La Grotte du Lazaret, La Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude paléontologique, archéozoologique et taphonomique. Tesis doctoral, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Guilaine, J., Martzluff, M., (eds.) 1995. Les excavacions a la balma de la Margineda (1979-1991), Vol. I. Govern d'Andorra, Andorra la Vella.

Guilaine, J., Barbaza, M., Martzluff, M., (eds.) 2008. Les excavacions a la balma de la Margineda (1979-1991). Vol. IV. Govern d'Andorra, Andorra la Vella.

Guilday, J.E., 1967. Differentiation of extinction during late-Pleistocene and Recent times. En: P.S. Martin, H.E. Wright (eds.), Pleistocene extinctions: the search for a cause, Yale University Press, New Haven, pp. 121-140.

Guillem, P.M., Martínez Valle, R., 1991. Estudio de la alimentación de las rapaces nocturnas aplicado a la interpretación del registro faunístico arqueológico. *Saguntum* 24, 23-34.

Guillon, F., 1986. Os brules secs ou frais? *Anthropologie physique et archeologie*. CNRS, Paris, pp. 191-194.

Guleç, E., Howell, C.F., White, T.D., 2009. Dursunlu - a new Lower Pleistocene faunal and artifact-bearing locality in southern Anatolia. En: H. Ullrich (ed.), *Hominid Evolution - Lifestyles and Survival Strategies*. Archaea, Gelsenkirchen/Schwelm, pp. 349-364.

H

Haynes, G. 1980. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and recent mammalian bones. *Paleobiology* 6, 341-351.

Hardy, B.L., Moncel, M.H., 2011. Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago. *PLoS One* 6, e23768. doi:10.1371/journal.pone.0023768

Hardy, K., Buckley, S., Collins, M.J., Estalrich, A., Brothwell, D., Copeland, L., García-Taberner, A., García-Vargas, S., De la Rasilla, M., Lazuela-Fox, C., Huguet, R., Bastir, M., Santamaría, D., Madella, M., Wilson, J., Fernández Cortés, A., Rosas, A., 2012. Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften* 99 (8), 617–626.

Hardy, B.L., Moncel, M.H., Daujeard, C., Fernandes, P., Béarez, P., Desclaux, E., Chacon Navarro, M.G., Puaud, S., Gallotti, R., 2013. Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quaternary Science Reviews* 82, 23–40. doi:10.1016/j.quascirev.2013.09.028

Hargrave, L.L., 1970. Mexican Macaws. Comparative Osteology and Survey of Remains from the Southwest. *Anthropological Papers of the University of Arizona* 20, 1–67.

Hawkes, K., O'Connell, J.F., 1982. Why hunters gather: optimal foraging and the Ache of eastern Paraguay. *American Ethnologist* 9, 379–398.

Hawkes, K., O'Connell, J.F., Blurton Jones, N.G., 2001. Hunting and nuclear families. Some lessons from the Hadza about men's work. *Current Anthropology* 42(5), 681–709.

Haws, J.A., 2003. An Investigation of Late Upper Paleolithic and Epipaleolithic hunter-gatherer subsistence and settlement patterns in Central. Tesis doctoral, University of Wisconsin-Madison.

Haws, J.A., Hockett, B.S., 2004. Theoretical perspectives on the dietary role of small mammals in human evolution. En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003*, Éditions APDCA, Antibes, pp. 533-544.

Henry, A.G., Brooks, A.S., Piperno, D.R., 2011. Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *Proceedings of the National Academy of Science* 108 (2), 486–491.

Hesse, B., 1985. Archaic exploitation of small mammals and birds in northern Chile. *Estudios Atacamenas* 7, 42-61.

Higgins, J., 1999. Túnel: A case study of avian zooarchaeology and taphonomy. *Journal of Archaeological Science* 26, 1449–1457.

Hill, A., 1978. Taphonimical background to fossil man – problems in palaeoecology. En: W.W. Bishop (ed.), *Geological background to fossil man*, Scottish Academic Press, Edimburgh, pp. 87-101.

Hockett, B.S., 1989. Archaeological significance of rabbit-raptor interactions in Southern California. *North American Archaeologist* 10, 123-139.

Hockett, B.S., 1991. Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *American Antiquity* 56, 667–679.

Hockett, B.S., 1993. Taphonomy of the leporid bones from Hogup Cave, Utah: implications for cultural continuity in the Eastern Great Basin. Tesis doctoral, University of Reno, Nevada, USA.

Hockett, B.S., 1994. A descriptive reanalysis of the leporid bones from Hogup Cave, Utah. *Journal of California and Great Basin Anthropology* 16, 106–117.

Hockett, B.S., 1995. Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and archaeological sites in the Great Basin. En: R.W. Moeller (ed.), *North American Archaeologist* 16 (3), pp. 223–238.

Hockett, B.S., 1996. Corroded, thinned and polished bones created by golden eagles (*Aquila chrysaetos*): taphonomic implications for archaeological interpretations. *Journal of Archaeological Science* 23, 587–591.

Hockett, B.S., 1999. Taphonomy of a carnivore-accumulated rabbit bone assemblage from Picareiro Cave, central Portugal. *Journal of Iberian Archaeology* 1, 225–230.

Hockett, B., Bicho, N.F., 2000. The rabbits of Picareiro Cave: small mammal hunting during the late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Sciences* 27, 715–723.

Hockett, B., Haws, J.A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the western Mediterranean basin. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 269–302.

Hockett, B., Haws, J.A., 2005. Nutritional ecology and the human demography of Neandertal extinction. *Quaternary International* 137, 21–34.

Hockett, B.S., Haws, J.A., 2009. Continuity in animal resource diversity in the Late Pleistocene human diet of Central Portugal. *Before Farming* 2009(2), 1–14.

Hoffmann, J.L., Hays, C., 1987. The eastern wood rat (*Neotoma floridana*) as taphonomic factor in archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 14, 325–337.

Holdaway, R.N., 1999. Introduced predators and avifaunal extinction in New Zealand. En: R.D.E. MacPhee (ed.), *Extinctions in Near Time: causes, contexts, and consequences*. Springer US, Boston, pp. 189–238.

Holm, S.R., Svenning, J.-C., 2014. 180,000 Years of climate change in Europe: avifaunal responses and vegetation implications. *PLoS One* 9, e94021. doi:10.1371/journal.pone.0094021

Huguet, R., 2007. Primeras ocupaciones humanas en la Península Ibérica: paleoeconomía en la sierra de Atapuerca (Burgos) y en la cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior. Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

I

Ibáñez, N., 2006. Origen de la acumulación de lagomorfos y aves en el yacimiento Abric Agut (Cataluña, España). En: N.F. Bicho, A.F. Carvalho (eds.), *Animais na Pré-história e arqueologia da Península Ibérica*. Universidade do Algarve, Faro, pp. 169–178.

Ibáñez, N., Saladié, P., 2004. Acquisition anthropique d'*Oryctolagus cuniculus* dans le site du Molí del Salt (Catalogne, Espagne). En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003, Éditions APDCA, Antibes, pp. 255–259.

Iturbe, G., Fumanal, M.P., Carrión, J.S., Cortell, E., Martínez, R., Guillem, P.G., Garralda, M.D., Vandermeersch, B., 1993. Cova Beneito (Muro, Alicante): una perspectiva interdisciplinar. *Recerques del Museu d'Alcoi* II, 23–88.

J

Janossy, D., 1983. Humeri of Central European Smaller Passeriformes. *Fragmenta mineralogica et palaeontologica* 11, 85-112.

Johnson, E. 1985. Current developments in bone technology. *Advances in Archaeological Method and Theory* 8, 157-235.

Johnson, C.N., 2002. Determinants of loss of mammal species during the Late Quaternary “megafauna” extinctions: life history and ecology, but not body size. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269, 2221–2227.

Johnson, C.N., Prideaux, G.J., 2004. Extinctions of herbivorous mammals in the late Pleistocene of Australia in relation to their feeding ecology: No evidence for environmental change as cause of extinction. *Austral Ecology* 29, 553–57.

Jones, K., 1983. Forager archaeology: The Aché of eastern Paraguay. En: G.M. Lemoine, A.S. MacEachern (eds.), *Carnivores, human scavengers & predators: a question of bone technology*. The University of Calgary, Archaeological Association, Calgary, pp. 171–191.

Jones, E.L., 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Anthropological Archaeology* 25, 275–289.

Jones, E.L., 2015. Archaeofaunal evidence of human adaptation to climate change in Upper Paleolithic Iberia. *Journal of Archaeological Science: Reports* 2, 257–263.

Jullien, R., 1964. Micromammifères du gisement de l'Hortus. Valflaunès (Hérault). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco* 11, 121-126.

K

Kalai, C., Moncel, M.-H., Renault-Miskovsky, J., 2001. Le paleoenvironnement vegetal des occupations humaines de la Grotte de Payre à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur (Ardèche, France). *Trabajos de Prehistoria* 58, 143–151.

Karkanas, P., Shahack-Gross, R., Ayalon, A., Bar-Matthews, M., Barkai, R., Frumkin, A., Gopher, A., Stiner, M.C., 2007. Evidence for habitual use of fire at the end of the Lower Paleolithic: site-formation processes at Qesem Cave, Israel. *Journal of Human Evolution* 53, 197–212.

Kiszely, I., 1973. Derivatographic examination of subfossil and fossil bones. *Current Anthropology* 14, 280-286.

Klein, R.G., Scott, K., 1986. Re-analysis of faunal assemblages from the Haua Fteah and other Late Quaternary archaeological sites in Cyrenaican Libya. *Journal of Archaeological Science* 13, 515-542.

Kraft, E., 1972. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen Nord- und Mitteleuropäischer Kleinerer Hühnervogel. Universität München, München.

Krajcarz, M., Krajcarz, M.T., 2012. The Red Fox (*Vulpes vulpes*) as an accumulator of bones in cave-like environments. *International Journal of Osteoarchaeology*, 1-17.

Krief, S., Daujeard, C., Moncel, M.-H., Lamon, N., Reynolds, V., 2015. Flavouring food: the contribution of chimpanzee behaviour to the understanding of Neanderthal calculus composition and plant use in Neanderthal diets. *Antiquity* 89, 464-471.

Koby, F.E., 1959. Contribution au diagnostic ostéologique différentiel de *Lepus timidus* Linné et *L. europaeus* Pallas. *Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 70: 19-44.

Koch, P.L., Barnosky, A.D., 2006. Late Quaternary extinctions: state of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 215-250.

L

Landt, M.J., 2004. Among contemporary Bofi foragers of the Central African Republic. Tesis de máster, Washington State University, Washington.

Landt, M.J., 2007. Tooth marks and human consumption: ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. *Journal of Archaeological Science* 34, 1629-1640.

Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège). Tesis doctoral, Université de Bordeaux I, Bordeaux.

Laroulandie, V., 2001. Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux: apport de l'expérimentation. En: L. Bourguignon, I. Ortega, M.C. Frère Sautot (eds.), *Préhistoire et Approche Expérimentale*. Montagnac, pp. 97–101.

Laroulandie, V., 2002. Damage to Pigeon long bones in pellets of the Eagle Owl *Bubo bubo* and food remains of Peregrine Falcon, *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 45, 331–339.

Laroulandie, V., 2005a. Bird exploitation pattern: the case of Ptarmigan *Lagopus* sp. in the Upper Magdalenian site of La Vache (Ariège, France). En: G. Grupe, J. Peters (eds.), *Feathers, Grit and symbolism: birds and humans in the ancient old and new worlds*, Rahden, pp. 165–178.

Laroulandie, V., 2005b. Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction. En: T. O'Connor (ed.), *Biosphere to Lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, pp. 25–30.

Laroulandie, V., 2009. De la plume à l'œuf: exploitation des ressources aviaires au Magdalénien dans le Sud de la France. En: L. Fontana, F.-X. Chauvière, A. Bridault (eds.), *Proceedings of the XVth UISPP World Congress, Session C 61, Sep 2006, Lisbonne, Portugal*. BAR International Series 2040, pp. 71–89.

Laroulandie, V., 2010. Alpine chough *Pyrrhocorax graculus* from Pleistocene sites between Pyrenees and Alps: natural versus cultural assemblages. En: W. Prummel, J.T. Zeiler, D.C. Brinkhuizen, (eds.), *Birds in Archaeology. Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Bird Working Group in Groningen (23.8–27.8.2008)*. Barkhuis, Groningen University Library, Groningen, pp. 219–232.

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., D'Errico F., 2004. Worked bones from Buran-Kaya III level C and their taphonomic context. En: V. Chabai, K. Monigal, A. Marks (eds.), *The Paleolithic of Crimea, III. The Middle Paleolithic and Early Upper Paleolithic of Eastern Crimea*. ERAUL, Liège, pp. 37–48.

Laroulandie, V., Lefèvre, C., 2014. The use of avian resources by the forgotten slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). *International Journal of Osteoarchaeology* 24, 407–416.

Laroulandie, V., Costamagno, S., Cochard, D., Mallye, J.-B., Beauval, C., Castel, J.C., Ferrié, J.G., Gourichon, L., Rendu, W., 2008. Quand désarticuler laisse des traces: le cas de l'hyperextension du coude. *Annales de Paléontologie* 94, 287–302.

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.

Laudet, F., Fosse, P., 2001. Un assemblage d'os grignoté par les rongeurs au Paléogène (Oligocène Supérieur, Phosphorites du Quercy). *Comptes Rendus Academie des Sciences* 333, 195-200.

Le Pape, J.M., 2012. Etude archéozoologique et taphonomique de la faune du site paléolithique moyen de la grotte des Barasses II (Balazuc, Ardèche). Tesis de máster, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Lebreton, L., Moigne, A.-M., Filoux, A., Perrenoud, C., 2017. A specific small game exploitation for Lower Paleolithic: The beaver (*Castor fiber*) exploitation at the Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales, France). *Journal of Archaeological Science: Reports* 11, 53–58.

Lefèvre, C., 1988. Choix des espèces aviaires par les indiens « canoeros » de Patagonie. Approche ethno-archéologique. *Anthropozoologica*, número especial. L'animal dans l'alimentation humaine: les critères de choix, 35-39.

Lefèvre, C., Pasquet, E., 1994. Les modifications post-mortem chez les oiseaux: l'exemple de l'avifaune holocène de Patagonie australe. *Artefacts* 9, 217–229.

Lentacker, A., Van Neer, W., 1996. Bird Remains from Two Sites on the Red Sea Coast and some Observations on Medullary Bone. *International Journal of Osteoarchaeology* 6, 488–496.

Leroi-Gourhan, A., Allain, J., 1976. Lascaux Inconnu, Gallia Préhistoire. CNRS, Paris.

Lie, R.W., 1980. Minimum Number of Individuals from osteological samples. *Norwegian Archaeological Review* 13(1): 24-30.

Lindner, K., 1950. La Chasse Préhistorique. Payot, Paris.

Livingston, S.D., 1989. The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *Journal of Archaeological Science* 16, 537–547.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008a. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science* 35, 1–13.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008b. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91–100.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009a. The eagle owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator: taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *International Journal of Osteoarchaeology* 19, 573–592.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009b. Butchery, cooking and human consumption marks on rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) bones: an experimental study. *Journal of Taphonomy* 7, 179–201.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012a. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 577–590.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012b. Assessing the variability in taphonomic studies of modern leporid remains from Eagle Owl (*Bubo bubo*) nest assemblages: The importance of age of prey. *Journal of Archaeological Science* 39, 3754–3764.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Maroto, J., Soler, J., Soler, N., 2010. The application of actualistic studies to assess the taphonomic origin of Musterian rabbit accumulations from Arbreda Cave (North-East Iberia). *Archaeofauna* 19, 99–119.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Zilhão, J., 2011a. Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean leporid accumulations from Gruta do Caldeirão (Tomar, Portugal). *Journal of Archaeological Science* 38, 2434–2449.

Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., García-Argüelles, P., Estrada, A., 2011b. Aproximación experimental al procesado de carcasas de lepóridos durante el Epipaleolítico. El caso de la Balma del Gai (Moià, provincia de Barcelona, España). En: A. Morgado, J. Baena, D. García (eds.), *La investigación experimental aplicada a la arqueología*. Imprenta Galindo, Ronda, pp. 337–342.

Lloveras, L., Thomas, R., Lourenço, R., Caro, J., Dias, A., 2014a. Understanding the taphonomic signature of Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*). *Journal of Archaeological Science* 49, 455–471.

Lloveras, L., Nadal, J., Moreno-García, M., Thomas, R., Anglada, J., Baucells, J., Martorell, C., Vilasís, D., 2014b. The role of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator in cliff rock shelters: An analysis of modern bone nest assemblages from North-eastern Iberia. *Journal of Archaeological Science* 44, 76–90.

Lloveras, L., Thomas, R., Cosso, A., Pinyol, C., Nadal, J., 2016a. When wildcats feed on rabbits: an experimental study to understand the taphonomic signature of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). *Archaeological Anthropological Sciences*. doi:10.1007/s12520-016-0364-6

Lloveras, L., Maroto, J., Soler, J., Thomas, R., Moreno-García, M., Nadal, J., Soler, N., 2016b. The role of small prey in human subsistence strategies from Early Upper Palaeolithic sites in Iberia: the rabbits from the Evolved Aurignacian level of Arbreda Cave. *Journal of Quaternary Science* 3, 458–471.

López-García, J.M., Blain, H.-A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J.I., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J., 2012. A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of South- western European Neanderthals: the contribution of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary Science Reviews* 43, 33–44.

López-González, F., Grandal-d'Anglade, A., Vidal-Romaní, J.R., 2006. Deciphering bone depositional sequences in caves through the study of manganese coatings. *Journal of Archaeological Science* 33, 707–717.

López Martínez, N., 1989. Revisión sistemática y bioestratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Memorias del Museo de la Universidad de Zaragoza* 3(3), Colección Arqueología y Paleontología 9, Serie Paleontología aragonesa, Zaragoza.

Lorenzen, E.D., Nogués-Bravo, D., Orlando, L., Weinstock, J., Binladen, J., Marske, K. a., Ugan, A., Borregaard, M.K., Gilbert, M.T.P., Nielsen, R., Ho, S.Y.W., Goebel, T., Graf, K.E., Byers, D., Stenderup, J.T., Rasmussen, M., Campos, P.F., Leonard, J. a., Koepfli, K.-P., Froese, D., Zazula, G., Stafford, T.W., Aaris-Sørensen, K., Batra, P., Haywood, A.M., Singarayer, J.S., Valdes, P.J., Boeskorov, G., Burns, J. a., Davydov, S.P., Haile, J., Jenkins, D.L., Kosintsev, P. a, Kuznetsova,

T., Lai, X., Martin, L.D., McDonald, H.G., Mol, D., Meldgaard, M., Munch, K., Stephan, E., Sablin, M., Sommer, R.S., Sipko, T., Scott, E., Suchard, M. a., Tikhonov, A., Willerslev, R., Wayne, R.K., Cooper, A., Hofreiter, M., Sher, A., Shapiro, B., Rahbek, C., Willerslev, E., Stafford Jr, T.W., 2011. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature* 479, 359–364.

Lothrop, S.K., 1928. The indians of Tierra del Fuego. An account of the Ona, Yaghan, Alcaluf and Haush natives of the Fuegian Archipelago. Zagier and Urruti, Buenos Aires.

Louchart, A., Soave, R., 2002. Changement d'ampleur de l'exploitation des oiseaux entre le Magdalénien et l'Azilien: l'exemple du Taï 2 (Drôme). *Quaternaire* 13 (3/4), 297-312.

Lozano, J., 2008. Ecología del gato montés ("*Felis silvestris*") y su relación con el conejo de monte ("*Oryctolagus cuniculus*"). Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

Lozano, J., Moleón, M., Virgós, E., 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: Factors affecting the trophic diversity. *Journal of Biogeography* 33, 1076–1085.

Lumley, H., Echassoux, A., Bailon, S., Cauche, D., Marchi, M.P., Desclaus, E., Guennouni, K., Lacombat, F., Roger, T., Valenci, V., 2004. Le sol d'occupation acheuléen de l'unité archéostratigraphique UA 25 de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Edisud, Aix-en-Provence.

Lupo, K.D., 2007. Evolutionary foraging models in zooarchaeological analysis: recent applications and future challenges. *Journal of Archaeological Research* 15, 143–189.

Lupo, K.D., Schmitt, D.N., 2002. Upper Paleolithic net-hunting, small prey exploitation, and women's work effort: a view from the ethnographic and ethnoarchaeological record of the Congo Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 147–179.

Lupo, K.D., Schmitt, D.N., 2005. Small prey hunting technology and zooarchaeological measures of taxonomic diversity and abundance: Ethnoarchaeological evidence from Central African forest foragers. *Journal of Anthropological Archaeology* 24, 335–353.

Lyman, R. L., 1984. Bone density and differential survivorship of fossil classes. *Journal of Anthropological Archaeology* 3, 259–299.

Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, New York.

Lyman, R.L., 2008. Quantitative Paleozoology. Cambridge Manuals in Archaeology, Cambridge University Press, Cambridge.

M

MacPherson, H.A., 1897. A history of fowling. Douglas, Edimburgh.

Maguire, J.M., Pemberton, D., Collett, M.H., 1980. The Makapansgat limeworks grey breccia: hominids, hyaenas, hystricids or hillwash. *Paleontologia africana* 23, 75-98.

Majkić, A., Evans, S., Stepanchuk, V., Tsvelykh, A., d'Errico, F., 2017. A decorated raven bone from the Zaskalnaya VI (Kolosovskaya) Neanderthal site, Crimea, *PLoS One*. doi:10.1371/journal.pone.0173435.

Mallol, C., Hernández, C.M., Cabanes, D., Sistiaga, A., Machado, J., Rodríguez, Á., Pérez, L., Galván, B., 2013. The black layer of Middle Paleolithic combustion structures. Interpretation and archaeostratigraphic implications. *Journal of Archaeological Science* 40, 2515-2537.

Mallye, J.B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paléontologie* 94, 187-208.

Manhire, T., Parkington, J., Yates, R., 1985. Nets and recurved bows: rock paintings and hunting methods in the Western Cape, South Africa. *World Archaeology* 17, 161-174.

Manne, T.H., Bicho, N.F., 2009. Vale Boi: rendering new understandings of resource intensification and diversification in southwestern Iberia. *Before Farming* 2009/ 2, 1-21.

Manne, T., Cascalheira, J., Évora, M., Marreiros, J., Bicho, N., 2012. Intensive subsistence practices at Vale Boi, an Upper Paleolithic site in southwestern Portugal. *Quaternary International* 264, 83-99.

Marean, C.W., Spencer, L.M., Blumenschine, R.J., Capaldo, S.D., 1992. Captive hyena bone choice and destruction, the schlepp effect, and Olduvai Gorge archaeofaunas. *Journal of Archaeological Science* 18, 101-121.

Marín-Arroyo, A.B., 2007. La fauna de mamíferos en el Cantábrico oriental durante el Magdaleniense y Aziliense: nuevos enfoques y líneas de investigación arqueozoológicas. Tesis doctoral, Universidad de Cantabria, Santander.

Marín-Arroyo, A.B., 2013. Human response to Holocene warming on the cantabrian coast (Northern Spain): an unexpected outcome. *Quaternary Science Reviews* 81, 1–11.

Marín Arroyo, A.B., Landete Ruiz, M.D., Vidal Bernabeu, G., Seva Román, R., González Morales, M.R., Straus, L.G., 2008. Archaeological implications of human-derived manganese coatings: a study of blackened bones in El Mirón Cave, Cantabrian Spain. *Journal of Archaeological Science* 35, 801–813.

Martin, P.S., 1984. Prehistoric overkill: the global model. En: P.S. Martin, R.G. Klein (eds.), *Quaternary extinctions*, University of Arizona Press, Tucson, pp. 354–403.

Martínez, G., 2009. Human chewing bone surface modification and processing of small and medium prey amongst the Nukak (foragers of the Colombian Amazon). *Journal of Taphonomy* 7(1), 1–20.

Martínez Moreno, J., 1993. *Tafonomía y subsistencia; aproximación metodológica para la verificación de la caza en las comunidades cazadoras-recolectoras del Pleistoceno*. Tesis de licenciatura inédita, Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra.

Martínez-Moreno, J., Mora, R., 2011a. Spatial organization at Font del Ros, a Mesolithic settlement in the south-eastern Pyrenees. En: S. Gaudzinski-Windheuser, O. Jöris, M. Sensburg, M. Street, E. Turner (eds.), *Site-internal spatial organization of hunter-gatherer societies: case studies from the European Paleolithic and Mesolithic*. Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, Mainz, pp. 213–231.

Martínez-Moreno, J., Mora, R., 2011b. In the kingdom of ibex: continuities and discontinuities in late Glacial hunter-gatherer lifeways at Guilanyà (South-Eastern Pyrenees). En: F. Bon, S. Costamagno, N. Valdeyron (eds.), *Hunting camps in Prehistory. Current archaeological approaches. Proceedings of the International Symposium, May 13–15 2009 - University Toulouse II - Le Mirail*. *Palethnology* 3, pp. 211–227.

Martínez-Polanco, M.F., Blasco, R., Rosell, J., Ibáñez, N., Vaquero, M., 2016. Rabbits as Food at the end of the Upper Palaeolithic at Molí del Salt (Catalonia, Spain). *International Journal of Osteoarchaeology*. doi:10.1002/oa.2541

Martínez Valle, R., 1996. Fauna del Pleistoceno superior en el País Valenciano: aspectos económicos, huella de manipulación y valoración paleoambiental. Tesis doctoral, Universidad de Valencia, Valencia.

Martínez Valle, R., Guillem Calatayud, P.M., Villaverde Bonilla, V., 2016. Bird consumption in the final stage of Cova Negra (Xàtiva, Valencia). *Quaternary International* 421, 85-102.

Masaoudi, H., Falguères, C., Bahain, J.-J., Yokohama, Y., Lhomme, G., 1994. Datation d'ossements et de planchers stalagmitiques provenant de l'abri des Pêcheurs (Ardèche) par la méthode des déséquilibres des familles de l'uranium. *Quaternaire* 5(2), 79-83.

Massone, M., 1982. Cultura Selknam (Ona). Departamento de Extensión Cultural del Ministerio de Educación, Santiago de Chile.

Meehan, B., 1983. A matter of choice? Some thoughts on shell gathering strategies in northern Australia. En: J. Clutton-Brock, C. Grigson (eds), *Animals and Archaeology 2. Shell Middens, Fishes and Birds*, Bar International Series, 183, Oxford, pp. 3-17.

Meggers, B.J., 1981. Amazonia, un paraíso ilusorio. Siglo XXI, Madrid.

Mein, P., Antunes, M.T., 2000. Gruta da Figueira Brava: petits mammifères – Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha. *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa. Classe de Ciências XXVIII*, 163-177.

Michel, V., Bocherens, H., Théry-Parisot, I., Valoch, K., Valensi, P., 2006. Coloring and preservation state of faunal remains from the neanderthal levels of Kůlna Cave, Czech Republic. *Geoarchaeology* 21, 479-501.

Mir, A., Freixas, A., 1993. La Font Voltada, un yacimiento de finales del Paleolítico Superior en Montbrío de la Marca (La Conca de Barberà, Tarragona). *Cypsela* X, 13-21.

Mlíkovský, J., 1996. New data on the food of the white-tailed sea eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal. *Buteo* 8, 115-118.

Mlíkovský, J., 2009. The food of the white-tailed sea eagle (*Haliaeetus albicilla*) at lake Baikal, East Siberia. *Slovak Raptor Journal* 3, 35-39.

Moncel, M.-H. (ed.), 2008. Le site de Payre. Occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pleistocène moyen et au début du Pleistocène supérieur. *Mémoires de la Société Préhistorique Française* 46.

Moncel, M.-H., 2010. L'Abri des Pêcheurs (Ardèche, sud-est France). Des occupations néandertaliennes dans une "grotte en forme de fissure". *Annales d'Université Valahia Targoviste, Section d'Archéologie et d'Histoire* XII(2), 7-21.

Moncel, M.-H., Condemi, S., 1996. Découverte de dents humaines dans le site Paléolithique moyen de Payre (Ardèche, France). *CRAS* 322(IIa), 251-257.

Moncel, M.-H., Condemi, S., 2007. The human remains of the site of Payre (S-E France, MIS 7-5). Remarks on stratigraphic position and interest. *Anthropologie* XLV(1), 19-29.

Moncel, M.-H., Debard, É., Desclaux, E., Dubois, J.-M., Lamarque, F., Patou- Mathis, M., Vilette, P., 2002. Le cadre de vie des hommes du paléolithique moyen (stades isotopiques 6 et 5) dans le site de Payre (Rompon, Ardèche): d'une grotte à un abri sous roche effondré. *Bulletin de la Société Préehistorique Française* 99(2), 249-275.

Moncel, M.-H., Brugal, J.-P., Prucca, A., Lhomme, G., 2008. Mixed occupation during the Middle Palaeolithic: case study of a small pit-cave site of Les Pêcheurs (Ardèche, south-eastern France). *Journal of Anthropological Archaeology* 27, 382-398.

Moncel, M.-H., Chacón, M.G., Coudenneau, A., Fernandes, P., 2009. Points and convergent tools in the European Early Middle Palaeolithic site of Payre (SE, France). *Journal of Archaeological Science* 36, 1892-1909.

Moncel, M.-H., Daujeard, C., Crégut, E., Bonnoure, É., Boulbes, N., Puaud, S., Debard, É., Bailon, S., Desclaux, E., Escudé, E., Roger, T., Dubar, M., 2010. Nouvelles données sur les occupations humaines du début du Pléistocène supérieur de la moyenne vallée du Rhône (France). Les sites de l'Abri des Pêcheurs, de la Baume Flandin, de l'Abri du Maras et de la Grotte du Figuier (Ardèche). *Quaternaire* 21(4), 385-413.

Moncel, M.-H., Allué, E., Bailon, S., Barshay-Szmidt, C., Bearez, P., Crégut, E., Daujeard, C., Desclaux, E., Debard, E., Lartigot-Campin, A.-S., Puaud, S., Roger, T., 2015. Evaluating the integrity of palaeoenvironmental and archaeological records in MIS 5 to 3 karstic sequences from southeastern France. *Quaternary International* 378, 22-39.

Monchot, H., Gendron, D., 2011. Les restes d'une tanière de renard en milieu périglaciaire (Île Digges, rive sud du détroit d'Hudson, Canada). En: V. Laroulandie, J.-B. Mallye, C. Denys (eds.), *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*, BAR International Series 2269, Oxford, pp. 65-76.

Mondini, M., 2000. Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicaciones arqueológicas. *Archaeofauna* 9, 151–164.

Montalvo, C.I., Tallade, P.O., Fernández, F.J., Moreira, G.J., Rafuse, D.J., De Santis, L.J.M., 2011. Bone damage patterns found in the avian prey remains of crested caracara *Caracara plancus* (Aves, Falconiformes). *Journal of Archaeological Science* 38, 3541-3548.

Morales, J.V., 2013. La transició del Paleolític superior final/Epipaleolític al Mesolític en el territori valencià. Aportacions de l'estudi zooarqueològic del jaciment de Santa Maira (Vastell de Castells, Alacant). En: A. Sanchis, J. Pasqual (eds.), *Animals i arqueologia hui. I Jornades d'arqueozoologia*, Museu de Prehistòria de València, pp. 151–202.

Moreno, E., 1985. Clave osteológica para la identificación de los passeriformes ibéricos. I. Aegithalidae, Remizidae, Paridae, Emberizidae, Passeridae, Fringillidae, Alaudidae. *Ardeola* 32, 295-377.

Morin, E., 2012. Reassessing Paleolithic subsistence: the Neandertal and modern human foragers of Saint-Césaire. Cambridge University Press, Cambridge.

Morin, E., Laroulandie, V., 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS One* 7, e32856. doi:10.1371/journal.pone.0032856

Mourer-Chauviré, C., 1972. Les oiseaux du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). En: H. de Lumley (ed.), *La Grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). Les chasseurs Néandertaliens et leur milieu de vie. Elaboration d'une chronologie du Würmien II dans le Midi Méditerranéen. Études Quaternaires Mémoire*, vol. 1, pp. 271-288.

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., 1979. La chasse aux oiseaux pendant la Préhistoire. *La Recherche* 106, 1202-1210.

Mourer-Chauviré C., 1983. Les oiseaux dans les habitats paléolithiques: gibier des hommes ou proies des rapaces? En: C. Grigson, J. Clutton-Brock (eds). *Animal and Archaeology 2. Shell Middens, Fishes and Birds. BAR International Series* 183, Oxford, pp. 111-124.

Mourer-Chauviré, C., 1989. Les oiseaux. En: M. Campy, J. Chaline, M. Vuillemeys (eds.), *La Baume de Gigny (Jura). Supplément à Gallia Préhistoire*, pp. 121-129.

Mourre, V., Costamagno, S., Thiébaud, C., Allard, M., Bruxelles, L., Colonge, D., Cravinho, S., Jeannet, M., Juillard, F., Laroulandie, V., Maureille, B., 2008. Le site moustérien de la Grotte du Noisetier à Fréchet-Aure (Hautes-Pyrénées) – premiers résultats des nouvelles fouilles. En: J. Jaubert, J.G. Bordes, I. Ortega (eds), *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest de la France: nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*, Actes des journées SPF, Université de Bordeaux 1, Talence 24-25 novembre 2006. Société Préhistorique Française, XLVII, Paris, pp. 189-202.

Murdock, G.P., 1975. *Nuestros contemporáneos primitivos*. Fondo de cultura económica, Mexico.

N

Nabais, M., Pimenta, C., 2015. Bird bones from Gruta da Figueira Brava (Arrábida, Portugal). Programme and abstracts book. 5th Postgraduate Zooarchaeology Forum, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, Tarragona, p. 27.

Nadal, J., 1998. *Les Faunes del Plistocè final-Holocè a la Catalunya Meridional i de Ponent: interpretacions tafonòmiques i paleoculturals*. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona.

Negro, J., Blasco, R., Rosell, J., Finlayson, C., 2016. Potential exploitation of avian resources by early humans: an overview from ethnographic and historical data. *Quaternary International* 421, 6–11.

Nelson, R., 1973. *Hunters of the Northern Forest*. The University of Chicago Press, Chicago.

Newell, A., 1990. *Unified theories of cognition*. Harvard University Press, Cambridge.

Nicholson, R., 1993. A morphological investigation of burnt animal bone and an evaluation of its utility in archaeology. *Journal of Archaeological Science* 20, 411-28.

Nicholson, R.A., 1996. Bone degradation, burial medium and species representation: debunking the myths, an experiment-based approach. *Journal of Archaeological Science* 23, 513 – 533.

Nogués-Bravo, D., Ohlemüller, R., Batra, P., Araújo, M.B., 2010. Climate predictors of late quaternary extinctions. *Evolution* 64(8), 2442–2449.

Núñez-Lahuerta, C., Cuenca-Bescós, G., Huguet, R., 2016. First report on the birds (Aves) from level TE7 of Sima del Elefante (Early Pleistocene) of Atapuerca (Spain) 421, 12–22.

O

O'Connell, J.F., 2006. How did modern humans displace Neanderthals? Insights from hunter-gatherer ethnography and archaeology. En: N.J. Conard (ed.), *When Neanderthals and Modern Humans Met*. Kerns Verlag, Tübingen, pp. 43–65.

Oliver, J.S., 1993. Carcass processing by Hadza: bone breakage from butchery to consumption. En: J. Hudson (ed.), *From bones to behavior: ethnoarchaeological and experimental contributions to the interpretation of faunal remains*. Board of Trustees, Southern Illinois University, Carbondale, pp. 200–227.

Oliver, J.S., Graham, R.W., 1994. A catastrophic kill of ice-trapped coots; time-averaged versus scavenger-specific disarticulation patterns. *Paleobiology* 20, 229–244.

Olsen, S., Shipman, P., 1988. Surface modification on bone: tramling versus butchery. *Journal of Archaeological Science* 15, 535–553.

P

Pales, L., Lambert, C., 1971. *Atlas ostéologique des mammifères*. CNRS, Paris.

Patou-Mathis, M.H., 1987. Les marmottes: animaux intrusifs ou gibiers des préhistoriques du Paléolithique. *Archaeozoologia*, 93–107.

Patou-Mathis, M., 1993. Étude taphonomique et palethnographique de la faune de l'abri des Canalettes. En: L. Meignen (ed.), *L'Abri des Canalettes. Un Habitat Moustérien sur les Grands Causses (Nant, Aveyron)*. CNRS Editions, Paris, pp. 199–237.

Patou-Mathis, M., Boukhima, H., 1996. Les grands mammifères des grottes des Hyènes et du Pape à Brassempouy (Landes): résultats préliminaires. En: H. Delporte, J. Clottes, (eds.), *Pyrénées Préhistoriques, Actes du 118e congrès National des sociétés historiques et scientifiques, PAU 1993*. C.T.H.S, Paris, pp. 457–472.

Pavao, B., Stahl, P., 1999. Structural density assays of leporid skeletal elements with implications for taphonomic, actualistic and archaeological research. *Journal of Archaeological Science* 26, 53–66.

Payne, S., Munson, P.J., 1985. Ruby and how many squirrels? The destruction of bones by dogs. En: N.R.J. Fieller, D.D. Gilbertson, N.G.A. Ralph (eds.): *Palaeoecological investigations. Research design, methods and date analysis. Symposium of the association for environmental archaeology*, BAR International Series 266, Oxford, pp. 31-39.

Pedergrana, A., Blasco, R., 2016. Characterising the exploitation of avian resources: An experimental combination of lithic use-wear, residue and taphonomic analyses. *Quaternary International* 421, 255-269.

Pelletier, M., Royer, A., Holliday, T., Maureille, B., 2015. Lièvre et lapin à Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France): Études paléontologique et taphonomique de deux accumulations osseuses d'origine naturelle. *PALEO* 26, 161-183.

Pelletier, M., Brugal, J.-P., Cochard, D., Lenoble, A., Mallye, J.-B., Royer, A., 2016. Identifying fossil rabbit warrens: insights from a taphonomical analysis of a modern warren. *Journal of Archaeological Science: Reports* 10, 331-344.

Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 3888-3893.

Pérez, L., 2014. La gestión de los recursos animales en los Valles de Alcoy durante el Pleistoceno Superior (MIS 3). Estudio zooarqueológico y tafonómico. Tesis de máster, Universitat Rovira I Virgili, Tarragona.

Pérez, L.J., 2015. Aproximación experimental a los indicadores de desocupación humana en yacimientos del Pleistoceno superior a partir de los restos termoalterados de conejo. En: A. Sanchis, J.L. Pascual (eds.), *Preses petites i grups humans en el passat. II Jornades d'arqueozoologia*. Valencia, pp. 27-46.

Pérez, L., Sanchis, A., Hernández, C.M., Galván, B., Sala, R., Mallol, C., 2017. Hearths and bones: an experimental study to explore temporality in archaeological contexts based on taphonomical changes in burnt bones. *Journal of Archaeological Science: Reports* 11, 287-309.

Pérez Ripoll, M., 1977. Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra. *Serie Trabajos Varios* 53. Servicio de Investigación Prehistórica de la Diputación de Valencia, Valencia.

Pérez Ripoll, M., 1991. Estudio zooarqueológico. En: J.M. Soler (ed.), *La Cueva del Lagrimal*. Alicante, pp. 145–158.

Pérez Ripoll, M., 1992. Marcas de carnicería, fracturas intencionadas y mordeduras de carnívoros en huesos prehistóricos del Mediterráneo español. Instituto de Cultura Juan Gil-Albert, Diputación Provincial de Alicante, Alicante.

Pérez Ripoll, M., 1993. Las marcas tafonómicas en huesos de lagomorfos. En: M.P. Fumanal, J. Bernabeu (eds.), *Estudios sobre Cuaternario*, Valencia, pp. 227–231.

Pérez Ripoll, M., 2001. Marcas antrópicas en los huesos de conejo. En: V. Villaverde (ed.), *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en tierras valencianas*, Universidad de Valencia, Valencia, pp. 119–124.

Pérez Ripoll, M., 2002. The importance of taphonomic studies of rabbit bones from archaeological sites. En: M. de Renzi (ed.), *Current topics on taphonomy and fossilization*, Valencia, pp. 499–508.

Pérez Ripoll, M., 2004. La consommation humaine des lapins pendant le Paléolithique dans la région de València (Espagne) et l'étude des niveaux gravétiens de la Cova de les Cendres (Alicante). En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003*, Éditions APDCA, Antibes, pp. 191–206.

Pérez Ripoll, M., 2005. Caracterización de las fracturas antrópicas y sus tipologías en huesos de conejo procedentes de los niveles gravetienses de la Cova de les Cendres (Alicante). *Characterization of anthropic fractures and their typology in rabbit bones from the gravetian levels in the Cendres Cave (Alicante)*. *Munibe*, 57(1), 239-254.

Pérez Ripoll, M., 2006. Estudio tafonómico de los huesos de conejo de Falguera. En: O. García, J.E. Aura (coord.): *El abrigo de la Falguera (Alcoi, Alacant): 8000 años de ocupación humana en la cabecera del río de Alcoi*. Vol. 1, pp. 252-255.

Pérez Ripoll, M., Morales, J.V., 2005. Análisis arqueozoológico: macro y mesomamíferos. Epipaleolítico-Mesolítico en las comarcas centrales valencianas. En: E. Aura et al., *Memorias de yacimientos alaveses. El Mesolítico. Cuenca del Ebro-Litoral mediterráneo* (A. Alday, coord.), nº 11. *El Mesolítico de muescas y denticulados en la cuenca del Ebro y el litoral mediterráneo peninsular*, pp. 82–109.

Peterson, R.T., Mountfort, G., Hollom, P.A.D., 1993. Guia de camp dels ocells dels Països Catalans i d'Europa. Edicions Omega, Barcelona.

Petit, M.A., Mangado, X., Fullola, J.M., Bartrolí, R., Berguedà, M.M., Esteve, X., 2009. Els caçadors-recol·lectors de la cova del Parco (Alòs de Balaguer, La Noguera, Lleida). L'Epipaleolític microlaminar: continuïtat o canvi. En: Els Pirineus i les àrees circumdants durant el Tardiglacial. Mutacions i filiacions tecnoculturals, evolució paleoambiental (16000-10000 BC). Institut d'Estudis Ceretans, Puigcerdà, pp. 579-591.

Pillard, B., 1972. Les Lagomorphes du Würmien II de la Grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). Études Quaternaires, Mémoire 1, 229-232.

Pineda, A., Saladié, P., Vergès, J.M., Huguet, R., Cáceres, I., Vallverdú, J., 2014. Trampling versus cut marks on chemically altered surfaces: an experimental approach and archaeological application at the Barranc de la Boella site (la Canonja, Tarragona, Spain). *Journal of Archaeological Science* 50, 84-93.

Prassack, K.A., 2011. The effect of weathering on bird bone survivorship in modern and fossil saline-alkaline lake environments. *Paleobiology* 37, 633-654.

R

Radcliffe-Brown, A.R., 1964. *The Andaman islanders*. The Free Press, New York.

Radmilli A.M., 1974. *Gli scavi nella Grotta Polesini a Ponte Lucano di Tivoli e la più antica arte nel Lazio*. Sansoni, Firenze.

Radovčić, D., Sršen, A.O., Radovčić, J., Frayer, D.W., 2015. Evidence for neandertal jewelry: modified White-Tailed Eagle claws at Krapina. *PLoS One* 10, e0119802. doi:10.1371/journal.pone.0119802

Ramos-Muñoz, J., Cantillo-Duarte, J.J., Bernal-Casasola, D., Barrena-Tocino, A., Domínguez-Bella, S., Vijande-Vila, E., Clemente-Conte, I., Gutiérrez-Zugasti, I., Soriguer-Escofet, M., Almisas-Cruz, S., 2016. Early use of marine resources by Middle/Upper Pleistocene human societies: the case of Benu rockshelter (northern Africa). *Quaternary International* 407, 6-15.

Real, C. 2013. Patrones de procesado y consume antrópico de la fauna magdalenense de la Cova de les Cendres (Teulada-Moraira, Alicante). En: A. Sanchis, J. Pasqual (eds.),

Animals i arqueologia hui. I Jornades d'arqueozoologia, Museu de Prehistòria de València, pp. 95-108.

Reitz, E.J., Wing, E.S., 1999. Zooarchaeology. Cambridge University Press, New York.

Rendu, W., Costamagno, S., Meignen, L., Soulier, M.C., 2012. Monospecific faunal spectra in Mousterian contexts: Implications for social behavior. *Quaternary International* 247, 50–58.

Rhodes, S.E., Walker, M.J., López-Jiménez, A., López-Martínez, M., Haber-Uriarte, M., Fernández-Jalvo, Y., Chazan, M., 2016. Fire in the Early Palaeolithic: Evidence from burnt small mammal bones at Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar, Murcia, Spain. *Journal of Archaeological Science: Reports* 9, 427–436.

Richard, M., Falguères, C., Pons-Branchu, E., Bahain, J.J., Voinchet, P., Lebon, M., Valladas, H., Dolo, J.M., Puaud, S., Rué, M., Daujeard, C., Moncel, M.H., Raynal, J.P., 2015. Contribution of ESR/U-series dating to the chronology of late Middle Palaeolithic sites in the middle Rhône valley, southeastern France. *Quaternary Geochronology* 30, 529–534.

Richards, M.P., Trinkaus, E., 2009. Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *Proceedings of the National Academy of Science* 106, 16034–16039.

Richter, D., Alperson-Afil, N., Goren-Inbar, N., 2011. Employing TL methods for the verification of macroscopically determined heat alteration of flint artefacts from palaeolithic contexts. *Archaeometry* 53, 842–857.

Rivals, F., Moncel, M.-H., Patou-Mathis, M., 2009. Seasonality and intra-site variation of Neanderthal occupations in the Middle Palaeolithic locality of Payre (Ardèche, France) using dental wear analyses. *Journal of Archaeological Science* 36, 1070-1078.

Rodríguez, N., 2014. Aproximació tipotecnològica de la indústria lítica de l'estrat 2 de l'Abric dels Colls (Margalef de Montsant, Priorat, Tarragona). *Pyrenae* 45, 7–30.

Rodríguez-Hidalgo, A.J., 2008. Zooarqueología de los yacimientos kársticos del Complejo Cacereno (Cueva de Santa Ana y Cueva de Maltravieso). Tesis de máster, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Rodríguez-Hidalgo, A., 2015. Dinámicas subsistenciales durante el Pleistoceno medio en la sierra de Atapuerca: los conjuntos arqueológicos de TD10.1 y TD10.2. Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Rodríguez-Hidalgo, A., Lloveras, L., Moreno-García, M., Saladié, P., Canals, A., Nadal, J., 2013. Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Archaeological Science* 40, 3031–3045.

Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A., 2015. Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian lynx. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 418, 1–11.

Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A., 2016. Bird-bone modifications by Iberian lynx: A taphonomic analysis of non-ingested red-legged partridge remains. *Quaternary International* 421, 228–238.

Roger, T., 2004. L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne : Orgnac 3, Lazaret (France), Caverna delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie). *Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie*. Tesis doctoral, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., 2014. Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: A further assessment on symbolism. *PLoS One* 9, e101278.

Romandini, M., Fiore, I., Gala, M., Cestari, M., Guida, G., Tagliacozzo, A., Peresani, M., 2016. Neanderthal scraping and manual handling of raptors wing bones: Evidence from Fumane Cave. *Experimental activities and comparison*. *Quaternary International* 421, 154–172.

Romero, A.J., Díez, J.C., Rodríguez, L., Arceredillo, D., 2016. Anthropogenic fractures and human tooth marks: An experimental approach to non-technological human action on avian long bones. *Quaternary International* 421, 219–227.

Rosado-Méndez, N., Lloveras, L., Nadal, J., 2015. Tafonomía de las pequeñas presas en el Epipaleolítico catalán. La explotación de lepóridos en la Font Voltada (Montbrió de la Marca, Conca de Barberà). En: III Reunió Oikos de Bioarqueologia. Programa i resums. ACBA i UB, Barcelona, p. 43.

Rosell, J., 2001. Patrons d'Aprofitament de les Biomasses Animals durant el Pleistocè Inferior i Mig (Sierra de Atapuerca, Burgos) i Superior (Abric Romaní, Barcelona). Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Rosell, J., Blasco, R., 2009. Home sharing: carnivores in anthropogenic assemblages of the Middle Pleistocene. *Journal of Taphonomy* 7, 305–324.

Rosell, J., Blasco, R., Cebrià, A., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez, A., 2008. Mossegades i Levallois: les noves intervencions a la Cova de les Teixoneres (Moià, Bages). *Tribuna d'Arqueologia* 2008–2009, pp. 29–43.

Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez, A., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2010a. A stop along the way: the role of Neanderthal groups at Level III of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternaire* 21 (2), 139–154.

Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Cebrià, A., Morales, J.I., Rodríguez, A., Serrat, D., Carbonell, E., 2010b. Las ocupaciones en la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona): relaciones espaciales y grado de competencia entre hienas, osos y Neandertales durante el Pleistoceno superior. *Zona Arqueológica* 13, Alcalá de Henares, pp. 392–402.

Rosell, J., Blasco, R., Fernández-Laso, M.C., Vaquero, M., Carbonell, E., 2012. Connecting areas: Faunal refits as a diagnostic element to identify synchronicity in the Abric Romaní archaeological assemblages. *Quaternary International* 252, 56–67.

Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Chacón, M.G., Arilla, M., Camarós, E., Rufà, A., Sánchez-Hernández, C., Picin, A., Andrés, M., Blain, H.A., López-García, J.M., Iriarte, E., Cebrià, A., 2017. A resilient landscape at Teixoneres Cave (MIS 3; Moià, Barcelona, Spain): The Neanderthals as disrupting agent. *Quaternary International* 435, 195–210.

Rosell, C., Herrero, J., 2007. *Sus scrofa* Linnaeus, 1758. En: L.J. Palomo, J. Gisbert, J.C. Blanco, (eds.). Atlas y libro rojo de los mamíferos de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM, Madrid, pp. 348–351.

Ross, E.B., 1978. Food taboos, diet and hunting strategy: the adaptation to animals in Amazon cultural ecology. *Current Anthropology* 19(1), 1–16.

Rufà, A., 2013. El consumo de pequeñas presas durante el Paleolítico medio. El caso de los lepóridos del nivel III de la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona, España). Tesis de máster, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Rufà, A., Blasco, R., Rivals, F., Rosell, J., 2014. Leporids as a potential resource for predators (hominins, mammalian carnivores, raptors): an example of mixed contribution from level III of Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 13(8), 665-680.

Rufà, A., Blasco, R., Roger, T., Moncel, M.-H., 2016a. What is the taphonomic agent responsible for the avian accumulation? An approach from the Middle and early Late Pleistocene assemblages from Payre and Abri des Pêcheurs (Ardèche, France). *Quaternary International* 421, 46-61.

Rufà, A., Blasco, R., Rivals, F., Rosell, J., 2016b. Who eats whom? Taphonomic analysis of the avian record from the Middle Paleolithic site of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary International* 421, 103-115.

Rufà, A., Blasco, R., Roger, T., Rué, M., Daujeard, C., 2017a. A rallying point for different predators: the avian record from a Late Pleistocene sequence of Grotte des Barasses II (Balazuc, Ardèche, France). *Archaeological and Anthropological Science*, doi:10.1007/s12520-017-0469-6

Rufà, A., Blasco, R., Rosell, J., Vaquero, M., 2017b. What is going on at the Molí del Salt site? A zooarchaeological approach to the last hunter-gatherers from South Catalonia. *Historical Biology*, doi: 10.1080/08912963.2017.1315685

Rufà, A., Vaquero, M., *submitted*. Making different things, but eating the same? Correlation between cultural and subsistence changes during the Pleistocene-Holocene boundary in the Northeastern Iberian Peninsula.

S

Saladié, P., 2009. Mossegades d'omnívora. Aproximació experimental i aplicació zooarqueològica a la Sierra de Atapuerca. Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Díez, C., Martín-Rodríguez, P., Carbonell, E., 2013. Range of bone modifications by human chewing. *Journal of Archaeological Science* 40, 380-397.

Salazar-García, D.C., Power, R.C., Sanchis, A., Villaverde, V., Walker, M.J., Henry, A.G., 2013. Neanderthal diets in central and southeastern Mediterranean Iberia. *Quaternary International* 318, 3–18.

Sánchez-Hernández, C., 2013. Estimación de la duración de las ocupaciones neandertales en la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona, España) a través del análisis del microdesgaste dental en unguados. Tesis de máster, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J., 2014. Short, but repeated Neanderthal visits to Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain): a combined analysis of tooth microwear patterns and seasonality. *Journal of Archaeological Science* 49, 317–325.

Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J., 2016. Tale of two timescales: Combining tooth wear methods with different temporal resolutions to detect seasonality of Palaeolithic hominin occupational patterns. *Journal of Archaeological Science: Reports* 6, 790–797.

Sanchis, A., 1999. Análisis tafonómico de los Restos de *Oryctolagus cuniculus* a partir de la alimentación de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su comparación con materiales antrópicos. Tesis de licenciatura, Universitat de Valencia, Valencia.

Sanchis, A., 2000. Los Restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo Bubo* y *Vulpes Vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum (P. L. A. V.)* 32, 31–50.

Sanchis, A., 2001. La Interacción del hombre y las rapaces nocturnas en cavidades prehistóricas: inferencias a partir de los restos de lagomorfos. En: V. Villaverde (ed.), *De Neandertales a Cromañones. El Inicio Del Poblamiento Humano En Tierras Valencianas*, Universidad de Valencia, Valencia, pp. 125–128.

Sanchis, A., 2010. Los lagomorfos del Paleolítico medio de la región central y sudoriental del Mediterráneo ibérico. Caracterización tafonómica y taxonómica. Tesis doctoral, Universidad de Valencia, Valencia.

Sanchis, A., 2012. Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica, Serie de trabajos varios 115. Servicio de investigación prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia. Diputación de Valencia, Valencia.

Sanchis, A., Fernández Peris, J. 2008. Procesado y consumo antrópico de conejo en la cova del Bolomor (Tavernes de La Valldigna, Valencia). *El Nivel XVIIc* (ca 350 Ka). *Complutum* 19 (1), 25-46.

Sanchis, A., Fernández Peris, J., 2011. Nuevos datos sobre la presencia de *Lepus* en el Pleistoceno medio y superior del Mediterráneo Ibérico: la Cova del Bolomor (Valencia). *Saguntum* (P.L.A.V.) 43, 9-20.

Sanchis, A., Pascual, J.L., 2011. Análisis de las acumulaciones óseas de una guarida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): Implicaciones Arqueológicas. *Archaeofauna* 20, 47-71.

Sanchis, A., Morales, J.V., Pérez Ripoll, M., Ribera, A., Bolufer, J., 2010. A la recerca de dades referencials per l'estudi de restes òssies procedents d'acumulacions de rapinyaires diürnes rupícoles: primeres valoracions sobre els conjunts de Benaxuai-I (Xelva, Valencia). *Archivo de Prehistoria Levantina XXVIII*, 403-410.

Sanchis, A., Morales, J.V., Pérez Ripoll, M., 2011a. Creación de un referente experimental para el estudio de las alteraciones causadas por dientes humanos sobre huesos de conejo. En: A. Morgado, J. Baena, D. García (eds.), *La investigación experimental aplicada a la arqueología. Segundo Congreso de Arqueología Experimental, Ronda*, pp. 343-349.

Sanchis, A., Morales, J.V., Pérez Ripoll, M., Ribera i Gomez, A., 2011b. À la recherche d'un référentiel pour l'étude des restes de petits vertébrés provenant d'accumulations de rapaces diurnes rupicoles: les ensembles des grottes-fenêtres de la rivière Tuejar (Chelva, Valencia, Espagne). En: V. Laroulandie, J.-B. Mallye, C. Denys (eds.), *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*, BAR International series 2269, Oxford, pp. 57-63.

Sanchis, A., Real, C., Morales, J.V., Pérez Ripoll, M., Tormo, C., Carrión, Y., Pérez, G., Ribera, A., Bolufer, J., Villaverde, V., 2014. Towards the identification of a new taphonomic agent: an analysis of bone accumulations obtained from modern Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) nests. *Quaternary International* 330, 136-149.

Sanchis, A., Real, C., Pérez Ripoll, M., Villaverde, V., 2016. El conejo en la subsistencia humana del Paleolítico superior inicial en la zona central del Mediterráneo ibérico. En: L. Lloveras, C. Rissech, J. Nadal, J.M. Fullola (eds.), *What Bones Tell Us*. SERP, Barcelona, pp. 145-156.

Schmidt, E., 1972. Tierknochenatlas. Atlas of animal bones for prehistorians, archaeologists and Quaternary geologists, Amsterdam.

Schmitt, D.N., 1995. The Taphonomy of Golden Eagle Prey Accumulations at Great Basin Roots. *Journal of Ethnobiology* 15, 237–256.

Schmitt, D.N., Juell, K.E., 1994. Toward the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. *Journal of Archaeological Science* 21, 249–262.

Selvaggio, M.M. 1994. Carnivore tooth marks and stone tool butchery marks on scavenged bones: archaeological implications. *Journal of Human Evolution* 27, 215-228.

Selvaggio, M.M., Wilder, J., 2001. Identifying the involvement of multiple carnivore taxa with archaeological bone assemblages. *Journal of Archaeological Science* 28, 465–470.

Serjeantson, D., 1998. Birds: a seasonal resource. *Environmental Archaeology* 3, 23-33.

Serjeantson, D., 2002. Goose husbandry in medieval England, and the problem of ageing goose bones. *Acta Zoologica Cracoviensia* 45, 39-54.

Serjeantson, D., 2009. *Birds*. Cambridge University Press, New York.

Serjeantson, D., Irving, B., Hamilton-Dyer, S., 1993. Bird bone taphonomy from the Inside out: The evidence of gull predation on the manx shear-water *Puffinus puffinus*. *Archaeofauna* 2, 191-204.

Shahack-Gross, R., Bar-Yosef, O., Weiner, S., 1997. Black-coloured bones in Hayonim Cave, Israel: differentiating between burning and oxide staining. *Journal of Archaeological Science* 24, 439–446.

Shipman, P. 1981a. Life History of a fossil. An introduction to taphonomy and paleoecology. Harvard University Press. Cambridge.

Shipman P. 1981b. Applications of scanning electron microscopy to taphonomic problems? En: A.M.E. Cantwell, J.R. Griffin, N.R. Rothschild (eds.), *The research potential of anthropological museum collections*. New York Academy of Sciences, New York, pp. 357–386.

Shipman, P., 1988. Actualistic studies of animal and hominid activities. En: S. Olsen (ed.), *The identification of stone and metal tool marks on bone artifacts*, BAR 452: 337-360.
Shipman,

Shipman, P., Rose, J., 1983. Early Hominid Hunting, Butchering and Carcass-processing Behaviors: Approches to the Fossil Record. *Journal of Anthropological Archaeology* 2, 57–98.

Shipman, P., Rose, J. 1984. Cutmark mimics on modern and fossil bovid bones. *Current Anthropology* 25(1), 116-117.

Shipman, P., Rose, J., 1988. Bone tools: an experimental approach. En: E.B.S.L. Olsen (ed.), *Scanning Electron Microscopy to Archaeology*. BAR International Series 452, Oxford, pp. 303-35.

Shipman, P., Foster, G., Schoeninger, M., 1984. Burnt bones and teeth: an experimental study of color, morphology, crystal structure and shrinkage. *Journal of Archaeological Science* 11, 307–325.

Sillen, A., Hoering, T., 1993. Chemical characterization of burnt bones from Swartkrans. En: C. K. Brain (ed.) *Swartkrans: A Cave's chronicle of early man*. Transvaal Museum Monograph 8, Pretoria, pp. 243–249.

Simms, S.R., 1987. Behavioral ecology and hunter-gatherer foraging: an example from the Great Basin. BAR International Series 381. *British Archaeological Reports*, Oxford.

Slaughter, B.H., 1967. Animal ranges as a clue to late-Pleistocene extinction. P.S. Martin, H.E. Wright (eds.), *Pleistocene extinctions: the search for a cause*, Yale University Press, New Heaven, pp., 155-168.

Smith, E.A., 1983. Anthropological applications of optimal foraging theory [and comments and reply]. *Current Anthropology* 24, 625–651.

Soressi, M., Rendu, W., Texier, J.-P., Claud, E., Daulny, L., D'Errico, F., Laroulandie, V., Maureille, B., Niclot, M., Schwartz, S., Tillier, A.-M., 2008. Pech-de l' Azé I (Dordogne, France): Nouveau regard sur un gisement moustérien de tradition acheuléenne connu depuis le XIXe siècle En: J.J. Jaubert, G. Bordes, I. Ortega (eds.), *Les sociétés paléolithiques d'un grand sud-ouest: nouveaux gisements, nouvelles méthodes, nouveaux résultats*. Mémoire de la Société Préhistorique Française, Paris, pp. 95–132.

Soriguer, R.C., Rogers, P.M., 1981. The European wild rabbit in Mediterranean Spain. En: K. Myers, C.D. MacInnes (eds.), *Proceedings of the old world lagomorph conference*.

University of Guelph, Ontario, August 12-16, 1979. University of Guelph and Wildlife Research, Ontario Ministry of Natural Resources, Toronto, pp. 600–613.

Soto, M., 2015. Áreas y estrategias de aprovisionamiento lítico de los últimos cazadores-recolectores en las montañas de Prades (Tarragona). Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Soto, M., Gómez de Soler, B., Vallverdú, J., Vaquero, M., 2011. El territori d'aprovisionament del sílex dels caçadors i recol·lectors del Molí del Salt (Vimbodí i Poblet – Conca de Barberà). *Aplec Treballs del Centre d'Estudis la Conca Barberà* 29, 31–52.

Spenneman, D.H., Colley, S.M., 1989. Fire in a pit: The effects of burning on faunal remains. *Archaeozoologia* III(1/2), 51-64.

Speth, J.D. and Spielmann, K.A., 1983. Energy source, protein metabolism, and hunter-gatherer subsistence strategies. *Journal of Anthropological Archaeology* 2, 1-31.

Spier, L., 1978. Yuman tribes of the Gila river. The University of Chicago Press, Chicago.

Stahl, P.W., 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *Journal of Archaeological Method and Theory* 3, 31–75.

Steadman DW, Martin PS., 2003. The late Quaternary extinction and future resurrection of birds on Pacific islands. *Earth-Science Reviews* 61,133–47.

Steadman, D.W., Plourde, A., Burley, D. V, 2002. Prehistoric Butchery and Consumption of Birds in the Kingdom of Tonga, South Pacific. *Journal of Archaeological Science* 29, 571–584.

Steward, H., 1996. Stone, bone, antler and shell: artifacts of the North-west Coast. Douglas & McIntyre, Vancouver.

Stiner, M.C., 1994. Honor Among Thieves: A zooarchaeological study of Neandertal ecology. Princeton University Press, Princeton.

Stiner, M.C., 2001. Thirty years on the “Broad Spectrum Revolution” and paleolithic demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 6993–6996.

Stiner, M.C., Tchernov, E., 1998. Pleistocene species trends at Hayonim cave changes in climate versus human behavior. En: T. Akazawa, K. Aoki, O. Bar-Yosef (eds.), *Neandertals and Modern Human in Western Asia*. Plenum Press, New York, pp. 241–262.

Stiner, M.C., Munro, N.D., 2002. Approaches to prehistoric diet breadth, demography, and prey ranking systems in time and space. *Journal of Archeological Method and Theory* 9, 181–214.

Stiner, M.C., Munro, N.D., Surovell, T.A., 2000. The tortoise and the hare. Small game use, the broad-spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Current Anthropology* 41, 39–73.

Stiner, M.C., Barkai, R., Gopher, A., 2009. Cooperative hunting and meat sharing 400–200 kya at Qesem Cave, Israel. *Proceedings of the National Academy of Science* 106, 13207–13212.

Stiner, M., Kuhn, S., Weiner, S., Bar-Yosef, O., 1995. Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *Journal of Archaeological Sciences* 22, 223–237.

Stiner, M.C., Munro, N.D., Surovell, T.A., Tchernov, E., Bar-Yosef, O., 1999. Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science* 283, 190–194.

Straus, L.G., 1983. From Mousterian to Magdalenian: cultural evolution viewed from Vasco-Cantabrian Spain and Pyrenean France. En: E. Trinkaus (ed.), *The Mousterian Legacy*. BAR International Series 164, London, New-York, pp. 73–111.

Straus, L.G., 1992. *Iberia before the Iberians: the Stone Age Prehistory of Cantabrian Spain*. University of New Mexico Press, Albuquerque.

Straus, L.G., 2011. Were there human responses to Younger Dryas in Cantabrian Spain? *Quaternary International* 242, 328–335.

Street, M., Turner, E., 2016. Eating crow or a feather in one's cap: The avifauna from the Magdalenian sites of Gönnersdorf and Andernach-Martinsberg (Germany). *Quaternary International* 421, 201–218.

Stringer, C.B., Finlayson, J.C., Barton, R.N.E., Fernández-Jalvo, Y., Cáceres, I., Sabin, R.C., Rhodes, E.J., Currant, A.P., Rodríguez-Vidal, J., Giles-Pacheco, F., Riquelme-Cantal, J.A., 2008. Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Science* 105, 14319–14324.

Stuart, A.J., 2015. Late Quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review. *Geological Journal* 50, 414–433.

Stuart, A.J., Lister, A.M., 2007. Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia. *CFS Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259, 287–297.

Stuart, A.J., Kosintsev, P.A., Higham, T.F.G., Lister, A.M., 2004. Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth. *Nature* 431, 684–689.

T

Tagliacozzo, A., Gala, M., 2004. L'avifauna dei livelli 24-22 (Aurignaziano e Gravettiano antico) di Grotta Paglicci: l'aspetto ambientale e quello economico. En: C: Grenzi (ed.), Palma di Cesnola A. (a cura di), Paglicci. L'Aurignaziano e il Gravettiano antico, Foggia, pp. 71-90.

Talamo, S., Blasco, R., Rivals, F., Picin, A., Gema Chacón, M., Iriarte, E., Manuel López-García, J., Blain, H.-A., Arilla, M., Rufà, A., Sánchez-Hernández, C., Andrés, M., Camarós, E., Ballesteros, A., Cebrià, A., Rosell, J., Hublin, J.-J., 2016. The Radiocarbon Approach to Neanderthals in a Carnivore Den Site: a Well-Defined Chronology for Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Radiocarbon* 58, 247–265.

Théry-Parisot, I., 2001. Économie des combustibles au Paléolithique. Expérimentation, taphonomie, anthracologie. CNRS Editions, Paris.

Théry-Parisot, I., 2002. Fuel management (bone and wood) during the Lower Aurignacian in the Pataud rock shelter (Lower Palaeolithic, Les Eyzies de Tayac, Dordogne, France). Contribution of experimentation. *Journal of Archaeological Science* 29, 1415–1421.

Théry-Parisot, I., Costamagno, S., Brugal, J.P., Castel, J.C., Gerbe, M., Bouby, L., Guilbert, R., 2009. La question des os brûlés dans les sites du Paléolithique. Un programme d'archéologie expérimentale en taphonomie. *Les nouvelles de l'archéologie* 118, 31–36.

Thompson, T.J.U., 2004. Recent advances in the study of burned bone and their implications for forensic anthropology. *Forensic Science International* 146, S203–S205.

Thurman, M.D., Willmore, L.J., 1981. A replicative cremation experiment. *North American Archaeology* 2, 275–283.

Tissoux, H., Falguères, C., Bahain, J.-J., Rosell, J., Cebria, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2006. Datation par les séries de l'Uranium des occupations moustériennes de la grotte de Teixoneres (Moia, Province de Barcelone, Espagne). *Quaternaire* 17(1), 27–33.

Tomek, T., Bochenski, Z.M., 2000. The comparative osteology of european corvids (Aves: Corvidae), with a key to the identification of their skeletal elements. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Tomek, T., Bochenski, Z.M., 2009. A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Galliformes and Columbiformes. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Kraków.

Tong, H.W., Zhang, S., Chen, F., Li, Q., 2008. Rongements sélectifs des os par les porcs-épics et autres rongeurs: cas de la grotte Tianyuan, un site avec des restes humains fossiles récemment découvert près de Zhoukoudian (Choukoutien). *Anthropologie* 112, 353–369.

V

Val, A., de la Peña, P., Wadley, L., 2016. Direct evidence for human exploitation of birds in the Middle Stone Age of South Africa: The example of Sibudu Cave, KwaZulu-Natal. *Journal of Human Evolution* 99, 107–123.

Valladas, H., Mercier, N., Falguères, C., Bahain, J.-J., 1999. Contribution des méthodes nucléaires à la chronologie des cultures paléolithiques entre 300 000 et 35 000 BP. *Gallia Préhistoire* 41, 153-166.

Valladas, H., Mercier, N., Ayliffe, L., Falgueres, C., Bahain, J.-J., Dolo, J.-M., Froget, L., Joron, J.-L., Masaoudi, H., Reyss, J.-L., Moncel, M.-H., 2008. Chronology of the Middle Paleolithic sequence of Payre (Ardèche, France) based on radiometric dating methods. *Quaternary Science Review* 3(4), 377-389.

Vaquero, M., 1997. Tecnología lítica y comportamiento humano: organización de las actividades técnicas y cambio diacrónico en el Paleolítico medio del Abric Romaní (Capellades, Barcelona). Tesis doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.

Vaquero, M., 2004a. Els darrers caçadors-recol·lectors de la Conca de Barberà: el jaciment del Molí del Salt (Vimbodí). Excavacions 1999-2003. Museu-Arxiu de Montblanc i Comarca, Montblanc.

Vaquero, M., 2004b. L'Abric Agut (Capellades, Anoia). En: M. Genera (ed.), Actes de Les Jornades d'Arqueologia i Paleontologia 2001. La Garriga, 29 i 30 de Novembre, 1 de Desembre. Vol. I. Direcció General del Patrimoni Cultural. Servei d'Arqueologia, pp. 67–74.

Vaquero, M., 2006. El Mesolítico de Facies Macrolítica en el centro y sur de Cataluña. En: A. Alday (ed.), *El Mesolítico de Muestras y Denticulados En La Cuenca Del Ebro Y El Litoral Mediterráneo Peninsular*. Diputación Foral de Álava, Departamento de Cultura, pp. 137-160.

Vaquero, M., Pastó, I., 2001. The definition of spatial units in Middle Palaeolithic sites: the hearth-related assemblages. *Journal of Archaeological Science* 28, 1209-1220.

Vaquero, M., Allué, E., Alonso, S., Campeny, G., Estrada, A., García, M., Gené, J.M., Gómez Merino, G., Ibáñez, N., Martínez, K., Saladié, P., Sarró, M.I., Vallverdú, J., Vilalta, J., 2005. Una nueva secuencia del Paleolítico Superior final en el sur de Cataluña: el Molí del Salt (Vimbodí, Tarragona). En: N.F. Bicho (ed.), *O Paleolítico*. Actas Do IV Congresso de Arqueologia Peninsular. Faro, 14 a 19 Setembro de 2004. Universidade do Algarve, Faro, pp. 493-508.

Vaquero, M., Allué, E., Alonso, S., García Catalán, S., García Díez, M., Soto, M., 2012. Humans i medi natural en l'entorn de les muntanyes de Prades fa més de 10.000 anys: el jaciment del Molí del salt (Vimbodí i Poblet). En: *Actes de les terceres jornades sobre el bosc de Poblet i les muntanyes de Prades. Les polítiques de conservació del territori i la gestió del medi*. 5-7 Novembre de 2010. Paratge Natural d'Interès Nacional de Poblet. Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural, L'Espluga de Francolí, pp. 251-263.

Varela, S., Rodríguez, J., 2004. *Atlas Osteológico. Carnívoros Ibéricos*. Madrid.

Varela, S., Lima-Ribeiro, M.S., Diniz-Filho, J.A.F., Storch, D., 2015. Differential effects of temperature change and human impact on European Late Quaternary mammalian extinctions. *Global Change Biology* 21, 1475-1481.

Ventura, C., 2003. The Jakalte Maya blowgun in mythological and historical context. *Ancient Mesoamerica* 14(2), 257-268.

Vigne, J.D., Balasse, M., 2004. Accumulations de lagomorphes et de rongeurs dans les sites mésolithiques corso-sardes: origines taphonomiques, implications anthropologiques. En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003, Éditions APDCA, Antibes, pp. 261-282.

Vilaseca S. 1953. *Las industrias de sílex tarraconenses*. CSIC, Madrid.

Vilette, P., 1983. Avifaunes du Pléistocène final et de l'Holocène dans le sud de la France et en Catalogne. Laboratoire de Préhistoire Paléolithique, Atacina 11, Carcassone.

Vilette, P., 1999. Bilan provisoire sur la chasse aux oiseaux pendant le leptolithique dans le sud de la France. En: D. Sacchi (ed.), Les Faciès leptolithiques du nord-ouest méditerranéen: milieux naturels et culturels, actes du XXIVe congrès préhistorique de France, septembre 1994, Carcassonne, Éditions Société Préhistorique Française, Paris, p. 267-276.

Villa, P., Courtin, J., 1983. The interpretation of stratified sites: a view from underground. *Journal of Archaeological Science* 10, 267-281.

Villa, P., Mahieu, E., 1991. Breakage pattern of human long bones. *Journal of Human Evolution* 21, 27-48.

Villaverde, V., Martínez-Valle, R., Guillem, P.M., Fumanal, M.P., 1996. Mobility and the role of small game in the Middle Paleolithic of the central region of the Spanish Mediterranean: a comparison of Cova Negra with other paleolithic deposits. En: E. Carbonell y M. Vaquero (eds.), *The last Neandertals, the first anatomically modern humans: a tale about the human diversity. Cultural change and human evolution: the crisis at 40 Ka BP.* Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, pp. 267-288.

Virgos, E., Cabezas-dlaz, S., Malo, A., Lozano, J., Lopez-Huertas, D., 2003. Factors shaping European rabbit abundance in continuous and fragmented populations of central Spain. *Acta Theriologica (Warsz)*. 48, 113-122.

W

Weiner, S., Xu, Q., Goldberg, P., Liu, J., Bar-Yosef, O., 1998. Evidence for the use of fire at Zhoukoudian, China. *Science* 281, 251-253.

Weisler, M.I., Robert, H.G., 1993. Pacific island avian extinctions: the taphonomy of human predation. *Archaeology in Oceania* 28, 85-93.

Weyrich, L.S., Duchene, S., Soubrier, J., Arriola, L., Llamas, B., Breen, J., Morris, A.G., Alt, K.W., Caramelli, D., Dresely, V., Farrell, M., Farrer, A.G., Francken, M., Gully, N., Haak, W., Hardy, K., Harvati, K., Held, P., Holmes, E.C., Kaidonis, J., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Semal, P., Soltysiak, A., Townsend, G., Usai, D., Wahl, J., Huson, D.H., Dobney, K.,

Cooper, A., 2017. Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus. *Nature* (online version), doi: 10.1038/nature21674.

Whitehead, C.C., 2004. Overview of bone biology in the egg-laying hen. *Poultry Science* 78, 1033-1041.

Winterhalder, B., 1981a. Foraging strategies in the boreal forest: an analysis of Cree hunting and gathering. In: B. Winterhalder y E. Alden Smith (eds.), *Hunter-gatherer foraging strategies*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 66-98.

Winterhalder, B., 1981b. Optimal foraging strategies and hunter-gatherer research in anthropology: theory and models. En: B. Winterhalder y E. Alden Smith (eds.), *Hunter-gatherer foraging strategies*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 13-35.

Winterhalder, B., Smith, E., 2000. Analyzing adaptive strategies: Human behavioral ecology at twenty-five. *Evolutionary Anthropology* 51-72.

Woelfle, E., 1967. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. Dissertation Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin, München.

Woodburn, J., 1970. *Hunters and gatherers. The material culture of the nomadic Hadza*. British Museum, London.

Wroe, S., Field, J., Fullagar, R., Jermin, L.S., 2004. Megafaunal extinction in the late Quaternary and the global overkill hypothesis. *Alcheringa An Australasian Journal of Palaeontology* 28, 291-331.

Wynn, T., Coolidge, F.L., 2004. The expert Neanderthal mind. *Journal of Human Evolution* 46, 467-487.

Y

Yll, E.-I., Watson, J., Paz, M.A., 1994. Les darreres excavacions al Roc del Migdia (Vilanova de Sau, Osona): estat de la qüestió i noves perspectives. En: *Tribuna d'Arqueologia 1992-1993*. pp. 15-24.

Young, A., Márquez-Grant, N., Stillman, R., Smith, M.J., Korstjens, A.H., 2015a. An investigation of red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) scavenging, scattering, and removal of deer remains: forensic implications and applications. *Journal of Forensic Sciences* 60 (S1), S39–S55.

Young, A., Stillman, R., Smith, M.J., Korstjens, A.H., 2015b. Scavenger species-typical alteration to bone: using bite mark dimensions to identify scavengers. *Journal of Forensic Sciences* 60 (6), 1426–1435.

Yravedra, J., 2004. Implications taphonomiques des modifications osseuses faites par les vrais hiboux (*Bubo bubo*) sur les lagomorphes. En: J.-P. Brugal, J. Desse (eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, actes des XXIVe rencontres d'archéologie et d'histoire d'Antibes, 23-25 octobre 2003*, Éditions APDCA, Antibes, pp. 321–324.

Yravedra, J., 2006. Implicaciones tafonómicas del consumo del lagomorfo por búho real (*Bubo bubo*) en la interpretación de los yacimientos arqueológicos. *AnMurcia* 22, 33–47.

Yravedra, J., 2007. Aproximaciones tafonómicas a los cazadores de la segunda mitad del Pleistoceno Superior de la mitad Norte del interior de la Península Ibérica. *Arqueoweb* 9 (1).

Yravedra, J., 2011. A taphonomic perspective on the origins of the faunal remains from Amalda Cave (Spain). *Journal of Taphonomy* 8(4), 301–334.

Yravedra, J., Cobo-Sánchez, L., 2015. Neanderthal exploitation of ibex and chamois in southwestern Europe. *Journal of Human Evolution* 78, 12–32.

Yravedra, J., Martín, F.D., Yustos, P.S., Rúa, D.G. de la, Muñoz, I.D., González, J.Á.G., 2013. Estrategias de subsistencia durante el Paleolítico medio en la submeseta norte. La Cueva Corazón (Mave, Palencia). *Zephyrus* 71, 45–60.

Z

Zaatari, S.E., Grine, F.E., Ungar, P.S., Hublin, J.-J., 2016. Neandertal versus modern human dietary responses to climatic fluctuations. *PLoS One* 11(4), e0153277. doi:10.1371/journal.pone.0153277

Zeder, M.A., 2012. The Broad Spectrum Revolution at 40: Resource diversity, intensification, and an alternative to optimal foraging explanations. *Journal of Anthropological Archaeology* 31, 241–264.

Índice de tablas

Marco teórico

Tabla 1. Yacimientos del Pleistoceno medio final y Pleistoceno superior con evidencias de pequeñas presas, así como los agentes acumuladores de dichos conjuntos.	38
--	----

Metodología

Tabla 1. Caracteres osteológicos para la distinción entre conejo y liebre, según Callou (1997) y López Martínez (1989). Adaptado por De Marfà (2006, 2009) y Sanchis (2012). Cr: craneal; Cd: caudal; D: dorsal; V: ventral; L: lateral; M: medial; O: oclusal.	49
Tabla 2. Grado de osificación de las epífisis en huesos de lepórido. Extraído de Gardeisen y Valenzuela (2004) y de Jones (2006).	53
Tabla 3. Grados de digestión en huesos y dientes según Andrews (1990) y adaptada por Sanchis (2012): 0 (nula), 1 (ligera), 2 (moderada), 3 (fuerte) y 4 (extrema).	67
Tabla 4. Características principales de las acumulaciones de lepóridos generadas por distintos predadores.	88
Tabla 5. Características principales de las acumulaciones de aves generadas por distintos predadores. "x" significa "presencia"	90
Tabla 6. Características de las marcas de corte producidas durante el despellejamiento de lepóridos. Adaptado de Sanchis (2012).	105
Tabla 7. Características de las marcas de corte producidas durante la desarticulación de lepóridos. Adaptado de Sanchis (2012).	106
Tabla 8. Características de las marcas de corte producidas durante la descarnación de lepóridos. Adaptado de Sanchis (2012).	107
Tabla 9. Grados de redondeamiento y pulido generados por abrasión (Cáceres, 2002).	115
Tabla 10. Grados de meteorización por exposición sub-aérea o <i>weathering</i> , establecidos por Behrensmeyer (1978).	118

Paper 1

Table 1. Radiocarbon, ESR and U/Th dates for the Abri des Pêcheurs sequence (Evin et al., 1985; Masaoudi et al., 1994; Moncel et al., 2015).	129
Table 2. NR, MNE and MNI present in all levels of Payre site by Family/size groups. All individuals are adults, except when it is announced with "(j)", which means that a juvenile individual exist. Even though the MNI estimation was done considering identified specimens, in some cases size categories were considered. It is due to they are represented by the only bone that can be classified in this category, so it must correspond to an isolated individual (see levels F, Fa, Fb, Fc, Fd and Gb).	135
Table 3. MNE and (%MAU) of the elements present at Payre assemblages by Family/size groups. Those undetermined fragments (NR=2) are not included in the table due to the %MAU cannot be computed. A relative %MAU has been computed for those taxa classified by size, due to its representation in NR is significant. A, D, F, Fa, Fb, Fc, Fd, Gb correspond to archaeological levels. Cmc (carpometacarpus). Tmt (tarsometatarsus). Post. Phx. (posterior phalanx). Term. Phx. (terminal phalanx).	135
Table 4. General characteristics of Payre and Abri des Pêcheurs assemblages, considering the parameters described here for each archaeological level. The possible accumulator agent is also proposed. Prox(imal), dist(al). Cmc (carpometacarpus). Tmt (tarsometatarsus). Post. Phx. (posterior phalanx). Term. Phx. (terminal phalanx).	137

Table 5. NR, MNE and MNI from Abri des Pêcheurs site by Family/size groups. All individuals are adults, except when it is announced with "(j)", which means that a juvenile individual exist. Even though the MNI estimation was done considering identified specimens, in some cases size categories were considered. It is due to they are represented by the only bone that can be classified in this category, so it must correspond to an isolated individual (see S2 of Abri des Pêcheurs).....	139
Table 6. NME and (%MAU) of the elements present at Abri des Pêcheurs site, classified by Family groups. A relative %MAU has been computed for those taxa classified by size, due to its representation in NR is significant. S1, S2, S3 and S4 refer to archaeological units used for the study. Cmc (carpometacarpus). Tmt (tarsometatarsus). Phx (phalanx). Post(erior). Term(inal).	142
Table 7. Comparison of bird accumulations produced by different predators (raptors and mammalian carnivores), adapted from Bochenski (2005). Bird accumulations produced by mammalian carnivores were added, considering Laroulandie (2000) and Rodríguez-Hidalgo et al. (2016). Leporid accumulations produced by small mammalian carnivores were included as a reference to complement the scarce examples existing on birds (Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994; Hockett, 1999; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Hockett and Haws, 2002; Cochard 2004a, 2004b; Mallye et al., 2008; Sanchis and Pascual, 2011; Lloveras et al., 2008, 2012; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013). Prox(imal). Dist(al). X (presence).	145

Paper 2

Table 1. Number of Identified Specimens (NISP), Minimum Number of Elements (MNE) and Minimum Number of Individuals (MNI) at Grotte des Barasses II. <i>imm</i> immature, <i>indet</i> indeterminate	174
Table 2. MNE of the Upper and the Lower assemblages of Grotte des Barasses II, by anatomical elements. <i>Vert</i> vertebra, <i>Furc</i> furcula, <i>Corac</i> coracoides, <i>Stern</i> sternum, <i>Scap</i> scapula, <i>Sacr</i> Sacrum, <i>Hum</i> humerus, <i>Fem</i> femur, <i>Ra</i> radius, <i>Ul</i> ulna, <i>Tib</i> tibiotarsus, <i>Cmc</i> carpometacarpus, <i>Tmt</i> tarsometatarsus, <i>Phx</i> phalanx	175
Table 3. NISP values for wing, leg, core, limb, proximal and distal elements and their ratios. Wing/leg, core/limb, proximal/distal ratios computed for the whole Upper and Lower assemblages and specifically for the main family groups in the site, expressed as a percentage. Those categories with low number of specimens were excluded for this calculation. "-" means that the data is not enough to compute a reliable ratio (Columbidae and Phasianidae).....	177
Table 4. Patterns of avifaunal accumulations originated by different non-hominid predators. <i>W</i> wing, <i>l</i> leg, <i>c</i> core, <i>li</i> limb, <i>p</i> proximal, <i>d</i> distal. ≥ bigger or equal than, ≤ smaller or equal than, > bigger than, < smaller than, = equal, x presence, - no data available	182
Table 5. General characteristics of Grotte des Barasses II and Abri des Pêcheurs assemblages. <i>W</i> wing, <i>l</i> leg, <i>c</i> core, <i>li</i> limb, <i>p</i> proximal, <i>d</i> distal, > bigger than, <smaller than, ≈ nearly equal than	188

Paper 3

Table 1. NISP, MNE, MNI and %MAU of Teixoneres level III assemblage. NISP: number of Identified Specimens; MNE: Minimum Number of Elements; MNI: Minimum Number of Individuals; MAU: Minimal Anatomical Unit. Six remains (NISP and MNE) have been excluded because they have been morphologically attributed to <i>Lepus</i> sp. Isolated teeth has been excluded from the total MNE counting	211
Table 2. Leporid bones with cut-marks at level III of Teixoneres Cave. Obl.: oblique; long.: longitudinal; tr.: transversal.....	215
Table 3. Values and (percentages) of the modifications produced by both hominids and carnivores, by anatomical elements. *The values referred to human tooth-marks only consider pits and	

scores. Notches and anthropogenic breakage are not represented. "G" refers to different thermo-alteration grades for anthropic modifications (Stiner et al., 1995), and digestive grades for carnivore modifications (Andrews, 1990). 217

Table 4. Comparative table of assemblages produced by different carnivores and the assemblage observed at level III of Teixoneres Cave. *Bubo bubo*: Cochard, 2004a, 2004b; Guennouni, 2000; Guillem and Martínez Valle, 1991; Lloveras et al., 2009, 2012a; Martínez Valle, 1996; Sanchis, 1999, 2000, 2001; Yravedra, 2004, 2006. *Tyto alba*: Hockett, 1991, 1995. *Aquila*: Cruz-Urbe and Klein, 1998; Hockett, 1993, 1995, 1996; Lloveras et al., 2008a; Martínez Valle, 1996; Schmitt, 1995. *Vulpes vulpes*: Cochard, 2004a, 2004c; Hockett, 1999; Hockett and Haws, 2002; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Lloveras et al., 2012b; Mondini, 2000; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Sanchis and Pascual, 2011. *Canis*: Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994. *Lynx pardinus*: Lloveras et al., 2008b; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013. *Homo*: Blasco, 2011; Cochard, 2004a; Sanchis, 2012. Percentages reflect the representation of each item. Ant.: anterior; Post.: posterior; Under-repr.: under-represented. 219

Table 5. Comparison of different archaeological assemblages to results obtained at Teixoneres level III. Ant.: anterior; post.: posterior; "X": presence; "-": no data. 224

Paper 4

Table 1. NISP, MNE and MNI of the avian specimens present at Teixoneres Cave, by archaeological subunits. Note that the avian specimens are mainly adult individuals. Immature individuals are marked with "(i)". 248

Table 2. MNE and (%MAU) of the elements present at Teixoneres distributed by taxa and archaeological subunits (IIa, IIb, Ila, IIb). Tib(iotarsus), Cmc (carpometacarpus), Tmt (tarsometatarsus), phx (phalanx), Term(inal) phx(phalanx), Long indet(ermined). 251

Table 3. General trends of Teixoneres cave assemblages, considering some of the main described characteristics. > more than; < less than. "General (%)" means the general percentage of modifications produced by non-human predators. G1 (grade 1 or light), G2 (grade 2 or moderate). 253

Table 4. Comparison of avian accumulations produced by different predators, adapted from Bochenski (2005) and complemented from Laroulandie (2000), Mallye et al. (2008), Bochenski et al. (2009), Monchot and Gendron (2011), and Rodríguez-Hidalgo et al. (2016). In the case of red fox/badger (Mallye et al., 2008), only larger birds were considered as far as they are similar to those represented at Teixoneres Cave. > more than; ≥ more than or equal; < less than. "x" means presence. High: more than 60% complete. Moderate: from 60 to 30% complete. Low: less than 30% complete. 257

Table 5. Comparison of the avian assemblages presented here with the results obtained from the taphonomic analysis of the leporid assemblage at unit III of Teixoneres (Rufà et al., 2014)... 263

Paper 5

Table 1. NISP/NR of the species represented in the different sub-units of Molí del Salt sequence. The indetermined macro-faunal remains were classified using weight categories: large size (>300 kg), medium size (100-300 kg), small size (10-100 kg) and very small size (<10 kg). 288

Table 2. Main characteristics of the rabbit assemblage of Molí del Salt, by archaeological sub-units. The numbers in brackets refer to the percentage of representation of bones affected by this modification, announced in front of the brackets. The degrees of burning were computed considering the total burned bones. 292

Table 3. Comparison of Molí del Salt leporid accumulations with those from sites in the nearby area. 306

Índice de figuras

Metodología

Figura 1. Ficha comparativa de elementos esqueléticos distintivos entre conejo (elemento izquierdo) y liebre (elemento derecho). Extraído de Callou (1997) y modificado por Sanchis (2012).	50
Figura 2. Hueso de <i>Columba livia</i> inmaduro (izquierda) junto a uno de individuo adulto (derecha). Foto: Colección de referencia IPHES (Sioba Grande) y Bochenski y Tomek (2009).	54
Figura 3. Desarrollo del espolón en gallo doméstico: sin espolón (a), con espolón poco pronunciado (b) y espolón muy desarrollado. Fuente: Doherty (2013: 86).	55
Figura 4. Húmeros de gallina donde se observa la pneumatización de la cavidad interna típica de huesos de ave (a) y con la cavidad llena de hueso medular. Figura extraída de Whitehead (2004: 197).	56
Figura 5. Esquema de porciones en huesos largos y planos.	57
Figura 6. Marcas de pico producidas por píguro europeo (<i>Heliaetus albicilla</i>) -parte superior- y por búho real (<i>Bubo bubo</i>) -parte inferior. Fuentes: Bochenski et al., 2009a; Laroulandie, 2002.	66
Figura 7. Grados de digestión en calcáneos de conejo establecidos de 0, (extremo izquierdo) hasta 4 (extremo derecho), según los criterios de Andrews (1990).	67
Figura 8. Fracturación de hueso de conejo mediante el mordisqueo-flexión en la zona proximal del hueso. Foto: Carolina Aparicio.	94
Figura 9. Reconstrucción de un fémur de conejo fracturado (caras anterior y posterior) durante una experimentación realizada por Aparicio et al. (2015). Se puede observar como las muescas, fruto de la fractura por mordiscos están presentes en ambas caras.	95
Figura 10. Cilindros diafisarios producto de fracturación intencional. Extraído de Aparicio et al. (2015).	96
Figura 11. Principales grados de alteración establecidos en este trabajo (de 1 a 5), según los criterios marcados por Stiner et al. (1995).	99

Paper 1

Fig. 1. Situation of the Ardèche region in the map of France (A) and the location of Payre and Abri des Pêcheurs within the region (B).	126
Fig. 2. Stratigraphy of Payre (A) and Abri des Pêcheurs (B). The one of Payre includes some paleoecological data and stands out different sediment slices (F1 to G5-6).	128
Fig. 3. Pits/punctures (A) and digestive damage (B) on Payre avian remains. A1: left pelvis of <i>Gallus gallus</i> from level A. A2: left ulna of <i>Gallus gallus</i> from level A. A3: left tarsometatarsus of small-sized bird from level D.	138
Fig. 4. Mechanical modifications (A) and digestive damage (B) produced on bird bones from Abri des Pêcheurs. Pits/punctures (A1, A2). Scores (A3). A1: right proximal humerus of <i>Tetrax tetrax</i> from sector 3. A2: right proximal humerus of <i>Pyrrhocorax graculus</i> from sector 4. A3: right proximal femur of <i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i> from sector 4. B1: left proximal femur of <i>Asio flammeus</i> from sector 4. B2: right distal tibiotarsus of <i>Tetrao tetrax</i> from sector 4.	140
Fig. 5. Hole on a right distal humerus of <i>Pyrrhocorax graculus</i> from sector 2 (A), probably result from carnivore activity, and a left distal humerus of <i>Pyrrhocorax graculus</i> with burning damage from sector 4 (B). All the remains come from Abri des Pêcheurs site.	141

Paper 2

Fig. 1. Situation of Grotte des Barasses II, together with the location of other archaeological sites with presence of studied avifaunal assemblages in the Rhône valley.	168
--	-----

Fig. 2. Transversal stratigraphic section with the infilling.....	170
Fig. 3. Percentage of relative abundance (RA%) of the elements represented on the main family groups of Grotte des Barasses II (Upper and Lower assemblages). Bird skeletons designed by Michel Coutureau (INRAP), with the collaboration of Véronique Laroulandie and Jean-Hervé Yvinec. © 2004-2015 ArchéoZoo.org.....	176
Fig. 4. Mechanical modifications (A, B, C, D) and digestive damage (E, F) present on the assemblages of Barasses II. A: left ulna Corvidae indet. B: tibiotarsus medium-sized aves. C: left humerus <i>Columba livia/oenas</i> . D: right humerus <i>Pyrrhocorax</i> sp. E: right tibiotarsus <i>Perdix perdix</i> . F: right tarsometatarsus <i>Alectoris graeca</i>	180

Paper 3

Fig. 1. Situation of Teixoneres Cave (A, A1) and the image of the cave with its stratigraphical profile (B).....	208
Fig. 2. Scatter plot showing the sex-ratio of rabbits at level III of Teixoneres Cave, considering the total breadth and the trochlear measurements of distal humeri. Jones' data (2006) was considered as a reference. Rounded points refer to remains with direct evidence of human processing. TB: trochlear breadth; DB: distal breadth.....	212
Fig. 3. Carnivore modifications observed at Teixoneres level III. Punctures (A1, A2, A3, A4, D) and scores (A5, A6) are shown in the images, considering their disposition on bones surface. Corrosion produced by digestion is also present in different grades (B, C). A1 & A2: left femur; A3: right ulna; A4: right tibia; A5: left scapula; A6: right radius; B: calcanea; C: humeri; D: pelvis.....	214
Fig. 4. Anthropogenic cut-marks on metatarsal remains from Teixoneres level III (A, B), and their situation on bones surface.....	216
Fig. 5. Burning damage at Teixoneres level III (A). Some examples of different grades of coloration are shown (B) taking into account Stiner et al. (1995). Double colorations are also present in the site (C).....	216

Paper 4

Fig. 1. Situation of Teixoneres Cave in the Iberian Peninsula, topography in relation to the grid System used during the fieldwork, and the upper stratigraphic profile showing the units included in the study.....	244
Fig. 2. Modifications produced by carnivores on avian remains from Teixoneres Cave. Pits (A1, A4), punctures (A2, A3), scores (A5, A6), notches (C) and digestive damage (B1, B2) can be observed on bones. A1: right humerus of <i>P. pyrrhocorax</i> from subunit IIa. A2: first wing phalanx of <i>Pyrrhocorax</i> sp. from subunit IIb. A3, A4: Left coracoid of <i>P. pyrrhocorax</i> from subunit IIa. A5, A6: right ulna of a medium-sized specimen from subunit IIIa. B1: left coracoid of a medium-sized specimen from subunit IIIb. B2: left tibiotarsus of Corvidae sp. from subunit IIa. C: right humerus of Corvidae sp. from subunit IIb.....	258

Paper 5

Figure 1. Location of Molí del Salt site, with its stratigraphic sequence.....	282
Figure 2. Percentage of Relative Abundance (%RA) of the rabbit elements recovered at Molí del Salt site, by sub-units. Both graphical and figurative images have been used to better visualise the differences between sub-units.....	290
Figure 3. Bone breakage patterns observed at Molí del Salt archaeological units. Mid-shaft cylinders of humeri (A1), femora (A2) and tibiae (A3) were observed, as well as intentional breakage through bending on a femur (B1) and on an ulna (B2) of European rabbit.....	293

-
- Figure 4. Cut-marks observed at Molí del Salt archaeological sub-units as a result of different processing activities, from skinning to defleshing. (A) left hemi-mandible. (B) left frontal bone of the skull. (C) right scapula. (D-G) radii. (H-J) humeri. All the bones are from *O. cuniculus*. 295
- Figure 5. Mechanical modifications (pits: A1, A3; notches: B1, B2, B3, C1, C2, C3) and digestive damage (A2, A4) on European rabbit bones from Molí del Salt site. A1-A3: right scapula. A3: right hemi-mandible. A4: right ulna. B1: left pelvis. B2: right femur. B3: distal tibia (left side). C1: right tibia. C2: left femur. C3: left tibia..... 297
- Figure 6. Scatter-plots with measurements of mandible diastema (upper part) and distal humerus (lower part) from different sub-units of Molí del Salt site, following Jones' method (2006). Elliptical shapes within the figures refer to the results obtained by Jones in her study..... 300

ANEXOS

PAPER 1: Rufà, A., Blasco, R., Roger, T., Moncel, M.-H., 2016a. What is the taphonomic agent responsible for the avian accumulation? An approach from the Middle and early Late Pleistocene assemblages from Payre and Abri des Pêcheurs (Ardèche, France). *Quaternary International* 421, 46–61. doi:10.1016/j.quaint.2015.05.016

PAPER 2: Rufà, A., Blasco, R., Roger, T., Rué, M., Daujeard, C., 2017a. A rallying point for different predators: the avian record from a Late Pleistocene sequence of Grotte des Barasses II (Balazuc, Ardèche, France). *Archaeological Anthropological Science* (Online first). doi:10.1007/s12520-017-0469-6

PAPER 3: Rufà, A., Blasco, R., Rivals, F., Rosell, J., 2014. Leporids as a potential resource for predators (hominins, mammalian carnivores, raptors): An example of mixed contribution from level III of Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 13, 665–680. doi:10.1016/j.crpv.2014.06.001

PAPER 4: Rufà, A., Blasco, R., Rivals, F., Rosell, J., 2016b. Who eats whom? Taphonomic analysis of the avian record from the Middle Paleolithic site of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary International* 421, 103–115. doi:10.1016/j.quaint.2015.06.055

PAPER 5: Rufà, A., Blasco, R., Rosell, J., Vaquero, M., 2017b. What is going on at the Molí del Salt site? A zooarchaeological approach to the last hunter-gatherers from South Catalonia. *Historical Biology* (Online first). doi: 10.1080/08912963.2017.1315685



Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint



What is the taphonomic agent responsible for the avian accumulation? An approach from the Middle and early Late Pleistocene assemblages from Payre and Abri des Pêcheurs (Ardèche, France)



Anna Rufà ^{a, b, *}, Ruth Blasco ^c, Thierry Roger ^d, Marie-Hélène Moncel ^e

^a IPHES, Institut Català de Paleocologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n, Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^b Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

^c Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain

^d Laboratoire de Préhistoire du Lazaret, Nice, France

^e Département de Préhistoire, Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie Humaine, Rue René Panhard, 1, 75013 Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:

Available online 23 July 2015

Keywords:

Avian specimens
Raptors
Mammalian carnivores
Payre
Abri des Pêcheurs
Middle Pleistocene

ABSTRACT

The acquisition of quick-flying small prey has been a widely discussed topic over the last decades, especially since the emergence of archaeological bird collections more ancient than expected, with evidence of anthropogenic processing. Residue analyses carried out on stone tools at the Payre site in France (MIS 8–5) suggest human activity on birds; however, no direct analyses have been carried out on avian specimens from the site. Similarly, no detailed data from numerous bird bones have been obtained from a nearby site, Abri des Pêcheurs (MIS 5–3), which could also provide important information about subsistence strategies in the region. Bird bones from both sites were analyzed here within the framework of the taphonomic methodology and identified a wide variety of avian specimens, suggesting nocturnal raptors and small mammal carnivores as main accumulator agents. Despite the anthropogenic activity at Payre proposed from lithic residue and use-wear analyses, bird bones do not reveal any hominid intervention. Our attempt here is to explain this apparent contradiction and discuss possible hypotheses regarding the presence of avian specimens at both archaeological sites.

© 2015 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

The study of bird bone remains and their implication in human behavior and subsistence strategies has often been tackled from a palaeoenvironmental perspective, largely because it is generally accepted that birds did not play an important role in the pre-Upper Paleolithic human diet. It has been mainly discussed with respect to

caves and shelters, where the presence of bird remains can be associated with mammalian carnivores and/or raptors that commonly occupied these places. In general, anthropogenic activities on small prey remains are usually under-represented in the archaeological record because these could be consumed without using tools (Lyman, 1994; Laroulandie, 2001; Steadman et al., 2002). For this reason, other characteristics are needed to distinguish accumulations produced by hominids, as previously attempted (Bochenski et al., 1998, 1999; Laroulandie, 2001, 2002, 2005; Laroulandie et al., 2008); these include human tooth marks, patterns of breakage, and/or burning. Other valid criteria to identify the origin of avian remains can be the skeletal representation, as Mourer-Chauviré (1979, 1983), Vilette (1983), Bramwell et al. (1987), and Díez Fernández-Lomana et al. (1995) pointed out. These authors argue that the abundance of some skeletal parts,

* Corresponding author. IPHES, Institut Català de Paleocologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n, Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain.

E-mail address: arufa@iphes.cat (A. Rufà).

such as coracoids, humeri, and femora, is related to human activity, while the predominance of tarsometatarsi and carpometacarpi is mainly associated with raptor accumulations. Even if these methods are relevant, they are subject to criticism and should be used with caution as additional proxies (e.g. Livingston, 1989; Laroulandie, 2010).

The presence of hominid processing marks on bird bones during the pre-Upper Paleolithic is still scarce, but cut marks have been documented in some localities, such as the Early Pleistocene sites of Sima del Elefante (Spain) (Huguet, 2007) and Dursunlu (Turkey) (Güleç et al., 1999) or those framed within the Middle Pleistocene such as Lazaret (France) (Lumley et al., 2004; Roger, 2004) and Bolomor Cave (Blasco and Fernández-Peris, 2009, 2012; Blasco et al., 2013). In later periods, avian processing can be found in Salzgitter-Lebenstedt in Germany (Gaudzinski-Windheuser and Niven, 2009), the French Mousterian sites of Pech de l'Aze I (Mourer-Chauviré, 1979; Soressi et al., 2008), Pech de l'Aze IV (Dibble et al., 2009), Mandrin Cave (Romandini et al., 2014), Combe-Grenal, and Les Fieux (Morin and Laroulandie, 2012), as well as at the Mousterian sites of Grotta di Fumane and Grotta del Rio Secco in Italy (Fiore et al., 2004; Peresani et al., 2011; Romandini et al., 2014), and Krapina in Croatia (Radović et al., 2015). Some of these localities attest to the exploitation of non-edible avian products, such as talons of raptors, which seem to have been used as ornamental elements. In addition, new results from Gibraltar sites (Finlayson et al., 2012; Blasco et al., 2014) also indicate the presence of cut marks on avian remains during the Mousterian, confirming that bird processing for feathers and consumption is not as strange as previously thought. Even though solid evidence supports avian consumption, its systematic acquisition is still debated.

In past years, archaeological sites such as Payre (Ardèche, France, MIS 8–5) took an active part in this discussion through analysis of lithic residue and use-wear, which show a processing of small fast prey (rabbits and birds) earlier than 125 ka (Hardy and Moncel, 2011). No further analyses on small prey specimens from this site have been carried out since to support this hypothesis. The present work attempts to present new data about bird processing in the cave, based on a taphonomic approach. In addition, an assemblage as a reference within the region is obtained by including the Middle Paleolithic site of Abri des Pêcheurs (Ardèche, France, MIS 5–3) in this study. At Abri des Pêcheurs, human activity is evident on larger fauna (Moncel et al., 2010), but, as in the case of Payre, bird remains still have not been studied from a taphonomic perspective. New analyses at both sites could provide further knowledge about hominid subsistence and diet within the region. In that sense, three main objectives were set out: 1) to detect what taphonomical agents act on the avian specimens; 2) to demonstrate whether birds were consumed by hominids at Payre; and 3) to establish processing patterns if anthropogenic consumption of birds is evident.

2. Materials and methods

2.1. Payre

Payre is an archaeological site situated 25 km from Valence, on the right side of the Rhône River. It is part of an active karstic system located 60 m above the Payre River, at a confluence point with the Rhône Valley (Ardèche region, France). Its location results in a convergence of different environments, which makes it a strategic point for the exploitation of different ecosystems (Fig. 1). The sequence, which is 5 m thick and comprises eight archaeological levels, is in turn divided into sub-levels. It has been

systematically excavated since 1990 to 2002 by a team led by M.-H. Moncel (Fig. 2).

The sediment characterization allows us to distinguish three different phases from the top to the bottom (Moncel et al., 2002):

- Final phase (levels A and B), 5–60 cm thick, characterized by silty, pulverulent, and breached sediment at the base and fragmented at the walls of the remaining eastern tunnel.
- Second phase (levels C and D), 50–80 cm thick, with dark-grey (C) and dark-red (D) sediments, very stony and with local breaches from autochthonous and allochthonous origin. The base of this phase presents many bioturbations. Human occupations are located in these levels, corresponding to temperate moments with high humidity and open landscapes, typical of end of MIS 6/beginning of MIS 5. They took place under shelter.
- First and main phases of occupation into a cave (levels E to H). Level E (20 cm thick) has three sub-levels that present small

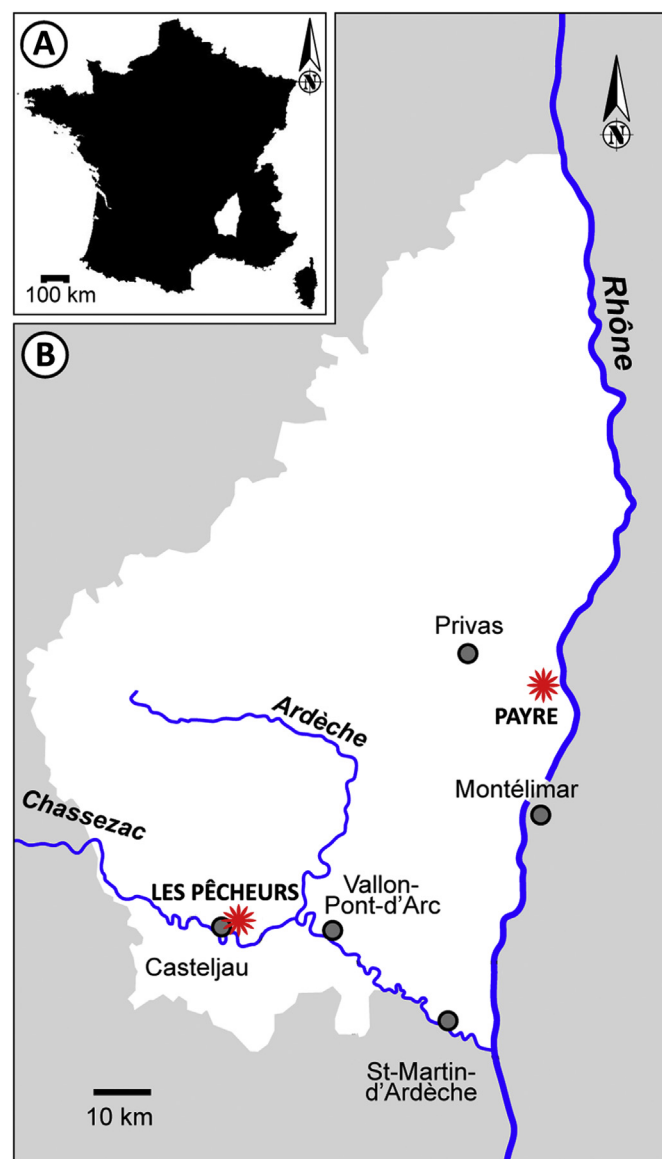


Fig. 1. Situation of the Ardèche region the map of France (A) and the location of Payre and Abri des Pêcheurs within the region (B).

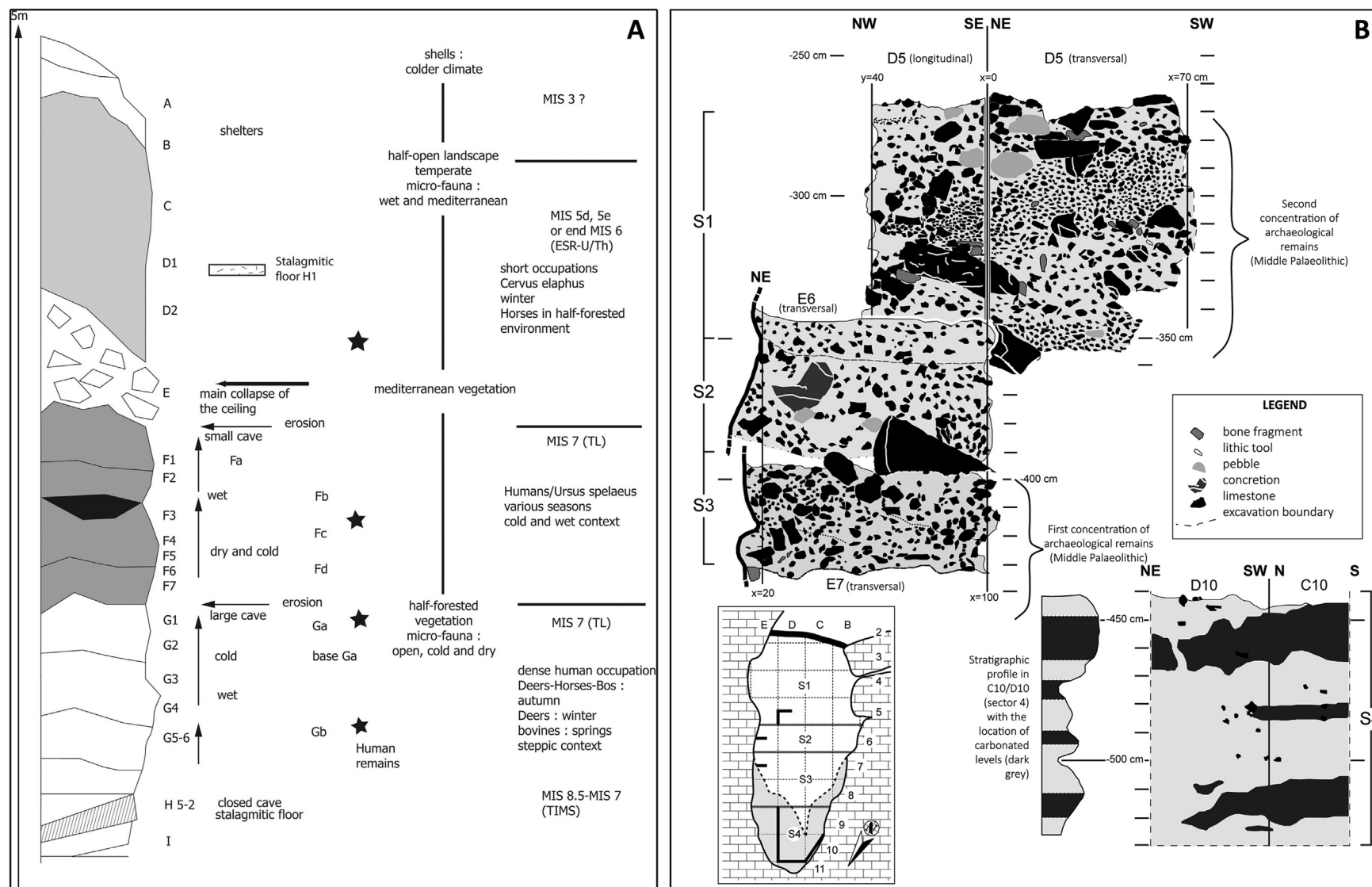


Fig. 2. Stratigraphy of Payre (A) and Abri des Pêcheurs (B). The one of Payre includes some paleoecological data and stands out different sediment slices (F1 to G5-6).

grey-white blocks, slightly altered and without matrix, probably corresponding to a decay of the cave ceiling. Level F (1 m-thick) is composed by grey sediments locally breached with, at least, four different human occupation phases (Fa to Fd). They correspond to a Mediterranean environment with semi-open landscapes, typical from MIS 6–5 or MIS 8/7. Level J (1 m thick), only present in the north-west part of the site, is highly breached, with an unreliable archaeological context. Level G (ca.1 m thick) is formed by stony orange sediments, almost breached and with two main phases of occupation (Ga and Gb). The climate of this period was probably dry and cold, corresponding to the MIS 6 or MIS 8/7. Level H (MIS 7) is formed by a flowstone formation, which stretches up to the end of the sequence (level I), totally breached and sterile.

The dating compiled by ESR, U–Th series, TL, and TIMS methods provide a chronology for the end of MIS 8 and the beginning of MIS 7 for levels Gb to Fa that spreads up to the end of MIS 6 and the beginning of MIS 5 for levels D and E (Moncel et al., 2002; Valladas et al., in press). Lithic tools and faunal remains agree with the dating obtained, establishing the sequence in the Early Middle Paleolithic. Neanderthals seemed to have occupied the place during interglacial periods, when more temperate conditions took place (Moncel, 2008; Rivals et al., 2009).

The lithic technology is characterized by flint from local or semi-local outcrops and the main core technologies are discoid- and orthogonal-type (Fernandes et al., 2008; Moncel et al., 2009; Baena et al., in press). The faunal remains in the archaeological assemblage mainly consist of large herbivores (*Cervus elaphus*, *Equus caballus*, and large bovids) that were hunted and carried to the cave entirely or as parts (Moncel, 2008). Other large mammals, such as rhinoceros and elephants, were apparently scavenged (Moncel et al., 2002).

Human occupations alternated with carnivores (bear, hyena, fox), but seem more intense at the lower levels, with the presence of macro-faunal remains with evidence of human modifications (bone breakage, cut marks, and burnt bones) as well as abundant lithic tools and hearths in level Ga. Anthropogenic activity is higher at level G, as a result of occupations that spread throughout the year, or from short but repeated seasonal occupations. Level F also has anthropogenic activity in the form of

records of short-term seasonal occupations, even if bears mainly used the site during its formation (Moncel, 2008). In addition, human remains were recovered from levels D, E, F, and G – all belonging to infant or juvenile individuals (Moncel and Condemi, 1996, 2007).

Therefore, the macro-faunal remains indicate anthropogenic activity; furthermore, a study carried out by Hardy and Moncel (2011) on stone tools also suggests the processing of small mammals, fish, and birds by hominids. For these reasons, bird remains recovered from levels A, D, F, and G have been analyzed to corroborate this hypothesis.

2.2. Abri des Pêcheurs

The Abri des Pêcheurs site is a ditch-cave of around 15–20 m² located 30 km from Vallon Pont d'Arc (Chassezac Valley, Ardèche region) – Fig. 1. It is composed of a 7 m sediment package formed by vertical diaclasis. Its excavation exposes different levels that stretch from the Middle to the Upper Paleolithic, corresponding to a total of four sectors (1–4, from the top to the bottom), with some later occupation events at the top of the sequence (Sector 1) (Fig. 2). From 1973 to 1988, it was excavated by G. Lhomme, but in 2005, the excavation was resumed to obtain a better understanding of human occupations during the Middle Paleolithic (Moncel et al., 2010). Its sediments consist of an alternation of limestone stony levels, fine or coarse sands, and collapsed blocks (Debard, 1988).

The results from macro-faunal, microfaunal, and palynological analyses distinguish two different phases:

- 1) A lower phase (Sector 4), with semi-open landscape typical of a warm and humid Mediterranean climate, from the MIS 6 interstadial period and MIS 5.
- 2) An upper phase (Sectors 3 to 2), where the environment of the site deteriorates to drier and colder periods; it is characterized by steppe vegetation for the upper part of the Middle Paleolithic sequence (MIS 4).

C14, ESR, and U–Th series methods date the site around 24.4 and 31 ka BP (Evin et al., 1985) and 120 ka (Masaoudi et al., 1994; Valladas et al., 1999), from the end of MIS 5 to MIS 3 (Table 1).

Table 1

Radiocarbon, ESR and U/Th dates for the Abri des Pêcheurs sequence (Evin et al., 1985; Masaoudi et al., 1994; Moncel et al., 2015).

Sectors	¹⁴ C sample	Level	Sample	Industries	Deepness	¹⁴ C (BP)	U–Th ka (LU)	ESR ka
Sector 2	Ly-2337	F9	bone	Aurignacian	210–230	26,760 ± 1000		
	Ly-2338	F11–12	bone		225–230	29,400 ± 900		
	Ly-2339	F10–11	bone		230–240	23,880 ± 750		
Sector 3	Ly-2341	F13	bone	Middle Paleolithic	240–250	28,440 ± 1280		
	PECH 1	F14–F15	bone		250		49 ± 2	
	PECH 2		bone				21 ± 1	
	Ly-2343	F16	bone		260	>31,000		
	Ly-2340	L1–2	bone		270–300	29,700 ± 900		
	PECH 3	F20–21	bone		330		50 + 3/–2	
	PECH 4		bone				51 ± 2	
Ly-2342	5-base			395–420	24,940 ± 680			
Sector 4	PECH CA1	S4	breccia	Middle Paleolithic	430			
	PECH 5		bone		445		39 + 3/–2	95 + 14
	PECH 6		bone		445		47 ± 2	
	PECH 7		bone		445		56 + 5/–4	
	PECH CA2		breccia		450			
	PECH 8		bone		450		80 ± 5	118 ± 19
	PECH 9		bone		570		111 + 6/–5	

The assemblage is defined by relatively few lithic tools, mainly made from local quartz collected at the foot of the cave along the river, which was normally used as a secondary raw material in the region. Flint is rare and principally represented by non-retouched flakes and a Levallois core introduced already knapped. It was collected from a 10–20 km perimeter area (Fernandes et al., 2010; Moncel, 2010).

On the other hand, faunal remains are present throughout the sequence, with the base levels presenting a higher density of complete elements. Carnivores represent a third of the total faunal remains, with bear (*Ursus spelaeus*) and wolf (*Canis lupus*) the best represented. Alpine ibex (*Capra ibex*) is the most important herbivore in the sequence, especially at the lower part, and represented chiefly by young individuals, possibly indicative of spring-summer occupations of the cavity. Cervids (*Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, and *Capreolus capreolus*) are also present, in lower numbers (Moncel et al., 2008; Moncel, 2010). Other animals, such as castor (*Castor fiber*), fish remains, and an abundant number of avian species are represented (Daujeard, 2008; Moncel et al., 2010).

Anthropogenic activity on the site has been attested by the faunal remains showing the presence of cut marks and bone breakage. Nevertheless, cut marks are scarce, and mainly on Alpine ibex (4%). On the contrary, wolf activity is higher (5.7%), suggesting that *C. ibex* died naturally in a trap, where it was consumed by hominins and wolves (Moncel et al., 2008, 2010). In addition, a 1 m² hearth has been registered at the upper part of the Middle Paleolithic sequence (Moncel, 2010).

Globally, Abri des Pêcheurs could be considered to have supported a succession of short-term human occupations (bivouac-type), where herbivore hunting was combined with carnivore activity. This is denoted by the low presence of anthropogenic activity in the site, the presence of local raw materials, as well as the importance of carnivores in the assemblage (Moncel et al., 2008, 2010; Moncel, 2010).

Bird specimens are present in the whole sequence (from Sector 1 to Sector 4). Sectors have been defined from the top of the sequence (sector 1) to the bottom (sector 4). Sectors 3 and 4 characterize the Middle Paleolithic levels. Although bird remains have not been analyzed taphonomically in detail, raptors have been suggested as possible accumulators within the site (Moncel, 2010).

2.3. Methods

The analysis of bird remains from Payre (seasons 1990–2002) and Abri des Pêcheurs (from the 2005 intervention) was carried out by applying a methodology based on Taphonomy (Binford, 1981; Brain, 1981; Lyman, 1994; Reitz and Wing, 1999). Bird remains have been recovered from the excavation fieldwork using a 3D location system. The smallest elements were recovered by water-screening the sediments on a superimposed mesh from 5 to 0.5 mm. In the case of Payre, a distinction of different sublevels was taken into account to present and analyze the data. Nevertheless, some remains of level F could not be classified in any subdivision, and for this reason they were grouped as “F.”

Most specimens from Abri des Pêcheurs were previously identified at a taxonomical level (Moncel et al., 2010). Nevertheless, species were grouped by families for the analyses, owing to the scarce number of individuals assigned to each species (in some cases only rendered by one individual). Bones with no specific categorization were classified by size: large (e.g., wood grouse,

medium (e.g., partridge) and small (e.g., most of the Passeriformes). A distinction between immature and adult individuals has been established on the basis of epiphyses formation and by the degree of ossification of cortical tissues (Hargrave, 1970; Lefèvre and Pasquet, 1994). All complete and fragmented remains were quantified to calculate the Number of Identified Specimens (NISP), the Minimum Number of Elements (MNE), the Minimum Number of Individuals (MNI), and the Minimal Anatomical Units (MAU), which allowed estimation of the proportion of the recovered fragments to those expected to be found (Brain, 1981; Lyman, 1994).

The MNE was computed using the age profiles as well as the repeated anatomical portions of identified specimens (Schmidt, 1972). The total MNI is estimated considering the laterality. Some elements only represented in size categories were computed as possible individuals, because they could not correspond to any other species of the level. For example, one level contained a medium-sized bone and a small-sized one, so a minimum of two individuals must be computed in the final counting, although they do not have a taxonomical attribution. They are understood not to correspond to the same individual by the differences in their size. No other calculations have been taken into account to evaluate differential conservation since the large variability of bird specimens complicates the assessment of bone density on all taxa. For the general evaluation of each level, all species have been taken as a whole, since important distinctions among species have not been observed.

The ratio of wing to leg bones suggested by Ericson (1987) does not always work and it is criticized by some authors (Livingston, 1989; Laroulandie, 2010), but this was computed for the Abri des Pêcheurs accumulations as an additional approach (e.g., Serjeantson et al., 1993; Laroulandie, 2000, 2001; Bochenski, 2005). This ratio is the result of dividing the total number of wing remains (humerus, ulna, carpometacarpus) by the sum of wing and leg (femur, tibiotarsus, tarsometatarsus) remains, giving a percentage of representation (*100). In the same way, core/limb ratio was computed (Bramwell et al., 1987; Bochenski, 2005), dividing the total core elements (sternum, coracoid, pelvis, scapula) by the sum of core and limb elements (humerus, femur, radius, ulna, tibiotarsus, carpometacarpus, and tarsometatarsus), also expressed as a percentage. Proximal/distal ratio was included as another element to enrich the discussion (Bochenski and Nekrasov, 2001); this was calculated using the number of proximal remains (scapula, coracoideum, humerus, femur, and tibiotarsus) divided by the sum of proximal and distal ones (ulna, radius, carpometacarpus, and tarsometatarsus). Nonetheless, the fact that these ratios may cause controversy if they are used independently should be taken into account. Accumulations produced by different predators may overlap with others due to equifinality processes, as stated by different authors (Louchart and Soave, 2002; Laroulandie, 2010). This emphasizes the importance of working with a combination of different variables.

In any case, neither of the ratios suggested above was used in the example of Payre. The results would not be statistically significant due to the low number of specimens in the site; therefore, only a general trend of representation was taken into consideration. Fragmentation has also been considered in our analyses. The completeness of the bones was inferred by classifying the fractures as dry fractures (produced after the bone lost all collagen, with transverse forms and straight rough edges) or green fractures (with generally smoothed edges and oblique angles) (Steadman et al., 2002; Laroulandie and Lefèvre, 2014). A Stereo Microscope

Table 2

NR, MNE and MNI present in all the levels of Payre site by Family/size groups.

Levels	A			D			F			Fa			Fb			Fc			Fd			Gb				
	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI		
Phasianidae	3	3	1	3	3	1	1	1	1																	
Corvidae	3	3	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1														
Accipitriformes							1	1	1																	
Large size										2	2	1														
Medium size	15	15		10	10	1 (j)	1	1					1	1	1	1	1	1	1	1	1					
Small size				3	3		1	1		2	2	1				2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	
Indet.				1	1																					
TOTAL	21	21	2	19	19	4	5	5	3	5	5	3	1	1	1	3	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1

All individuals are adults, except when it is announced with “(j)”, which means that a juvenile individual exist. Even though the MNI estimation was done considering identified specimens, in some cases size categories were considered. It is due to they are represented by the only bone that can be classified in this category, so it must correspond to an isolated individual (see levels F, Fa, Fb, Fc, Fd and Gb).

Euromex with magnification up to 45 was used to detect surface modifications produced by both hominids and carnivores. Hominid damage considered includes cut marks (Shipman, 1981; Shipman and Rose, 1983), bone breakage (Steadman et al., 2002; Cochard et al., 2012; Sanchis, 2012), and burnt bones, classified on a scale of six coloration degrees (Stiner et al., 1995; Blasco and Fernández Peris, 2009), from 0 (no-coloration) to 5 (white/char). Modifications including carnivore tooth-mark (pits, punctures and scores) and bird beak-marks were considered, as well as their distribution, orientation, and measurements. Notches, crenulated edges, and pitting were also observed as a result of a consumption process. Other chemical alterations produced by digestion processes were documented, differentiating five degrees of corrosion (Andrews, 1990): 0) no damage; 1) light; 2) moderate; 3) strong; 4) extreme.

Experimental and archaeological studies made on bird and other small game accumulations were taken into account as a reference to identify possible hominid (Laroulandie, 2000, 2001, 2004, 2005; Laroulandie et al., 2008; Blasco and Fernandez Peris, 2009; Blasco et al., 2014) and carnivore accumulations within the region. The previous studies of bird accumulations focused on birds of prey as the main accumulator agents: eagle owl (Bochenski et al., 1993; Bochenski and Tomek, 1997; Laroulandie, 2000, 2002), snowy owl (Baales, 1992; Bochenski, 1997), tawny owl (Bochenski et al., 1993; Bochenski and Tomek, 1997), long-eared owl (Bochenski and Tomek, 1994, 1997), peregrine falcon (Laroulandie, 2000, 2002), gyrfalcon (Bochenski et al., 1998; Bochenski and Tornberg, 2003), golden eagle (Bochenski et al., 1997, 1999, 2009); imperial eagle (Bochenski et al., 1997), and white-tailed eagle (Mlikovsky, 1996; Bochenski et al., 2009). Referring to mammalian carnivores, accurate studies on bird accumulations do not exist. This problem was overcome by using these modifications produced on leporids – which are widely studied – as a model of potential damage. These studies include fox (Hockett, 1999; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Laroulandie, 2000; Mondini, 2000; Hockett and Haws, 2002; Cochard, 2004a, 2004b; Sanchis and Pascual, 2011; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Lloveras et al., 2012), coyote/dog (Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994), or lynx and wildcat (Laroulandie, 2000; Lloveras et al., 2008; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015). Nevertheless, the possibility should be considered that the peculiar composition of bird bones could produce different damage on bones than expected.

3. Results

3.1. Payre

A total of 57 remains were recovered from the Payre site for all archaeological levels (Table 2). Levels A and D are the most abundant in terms of numbers of remains and in MNE (21 and 19 for each level, respectively), with sublevels Fb, Fc, Fd, and Gb being the lowest in NR and MNE (from 3 to 1 bones). At least four different family groups are represented, but Corvidae and Phasianidae stand out. Nonetheless, among non-identified specimens, medium-sized bones play an important role, surpassing the number of identified elements in most of the levels and, in the case of level Fb, representing the only group found. All together, we determined an MNI estimate of 18. Corvids are the best represented group (MNI = 2, in level D). The remaining categories are represented at most by one individual in each level. Adult individuals are predominant in all the archaeological levels. Only one bone corresponds to an immature individual from a medium-sized category at level D.

The anatomical representation is complicated by the scarcity of remains in most of the levels, which adds difficulty to obtaining an accurate interpretation of the assemblage. Hand and limb bones predominate in all levels, composing from 50 to 100% of the preserved elements. Girdles are also important at level A, while cranial and axial skeletons are completely absent in the whole assemblage.

The real anatomical representation was assessed by using % MAU, and revealed important biases in all taxa skeletal representation. The long bones (stylopodials, zeugopodials, and metapodials) are generally well represented, but their presence is not continuous in all groups and some individuals can only be documented through posterior phalanges (Table 3). The presence of acropodials is high considering the NR in the assemblage, but their relative representation is lower than expected, at a 23.4% representation at level A and never surpassing 6.3% in the remaining levels. The limited number of remains in each level creates difficulty in establishing a possible pattern of representation further than that announced. However, in level D, which has a wider spectrum of elements, a trend is apparent where hind limbs are more abundant than forelimbs. On the other hand, level A, which has less variety but higher NR, has more forelimbs than hind limbs (Table 4).

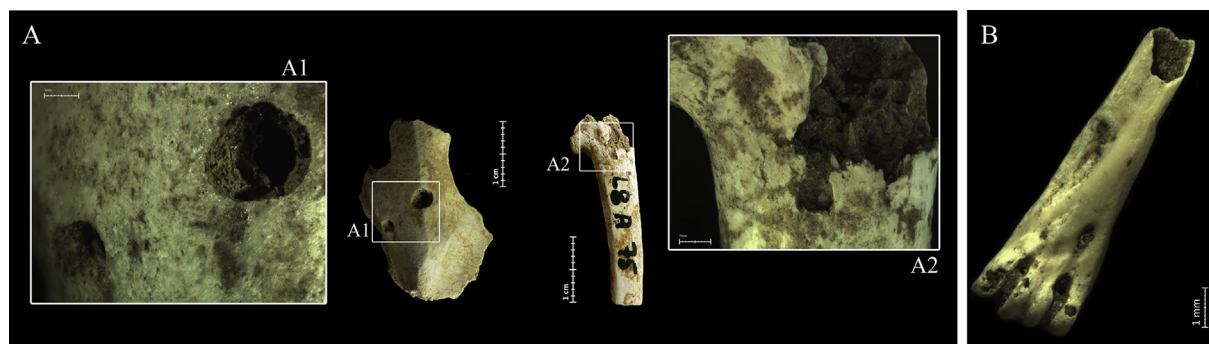


Fig. 3. Pits/punctures (A) and digestive damage (B) on Payre avian remains. A1: left pelvis of *Gallus gallus* from level A. A2: left ulna of *Gallus gallus* from level A. A3: left tarso-metatarsus of a small-sized bird from level D.

Fragmentation degree is clearly conditioned by the low number of remains in the assemblage. In general, it is moderate to high in levels A and D (52.4% and 15.8% of remains complete, respectively), which have larger numbers of bones. At level F, the total number of complete elements is 37.5%, although the entire package (from F to Fd) is considered as a unique unit. Nonetheless, some sub-levels have a high survival rate of complete elements as they contain a low number of bones. The same happens at sub-level Gb, where the only bone present is complete. All complete elements are phalanges, with an exception of a carpometacarpus from level A and a coracoid from level D. This agrees with the fact that bird remains are more susceptible to breakage due to their fragility. In that sense, smaller and/or compact bones such as articular bones and phalanges are less susceptible to break because of (1) their higher density, (2) their small size; and (3) their low or almost total absence of marrow content.

Fracture planes from fragmented bones could be analyzed in 16 cases (2 from level A, 7 from level D and 7 from level F). At levels A and F, all the fractures observed seemed to have been produced when the bone was still fresh, while at level D, one of the fractures analyzed (14.3%) took place when the bone was dry.

Carnivore modifications were observed in 47.6% of the remains in level A (NR = 10), 43.5% from level D (NR = 6), and 40% of the bones from level F, without sublevel attribution (NR = 2). Of these, mechanical modifications are mainly represented by tooth marks – pits and punctures (Table 4). They represent 13–50% of the total carnivore activity. Crenulated edges and pitting are also present on some of those

bones. Mechanical modifications can be found on the whole surface of the bones, being more frequent on the epiphyses and diaphyses (Fig. 3). They can be located on one bone face or on opposite faces.

Other carnivore modifications are presented as corrosions produced by digestion (Fig. 3). These affect more than 20% of the remains from levels A, D, and F. Some of them present a moderate degree of corrosion (40% of digested bones from level D), but the majority are slightly digested (Table 4).

Otherwise, no other modifications that could be associated with human activity were found in the whole Payre assemblage.

3.2. Abri des Pêcheurs

The site of Abri des Pêcheurs provides a total of 727 bird remains, distributed among 4 archaeological units: Sector 1 (S1), Sector 2 (S2), Sector 3 (S3), and Sector 4 (S4), situated at different depths. Of these units, S4 has the highest number of remains (NR = 374); while S2 the fewest (NR = 36). All the sectors present a wide variety of species, grouped by family, especially in S3 and S4 (Table 5). Corvidae and Columbidae groups are present throughout the sequence, with Corvidae being the most abundant identified taxa in the site. Phasianids are also important in the lower part (S3 and S4). However, a significant number of remains cannot be classified by species and they were categorized by size. Medium and small-sized remains surpass the number of identified specimens of the assemblage. An estimation of 74 MNI had been done (S1 = 7; S2 = 5; S3 = 20;

Table 5
 NR, MNE and MNI from Abri des Pêcheurs site by Family/size groups.

Levels	S1			S2			S3			S4		
	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI	NR	MNE	MNI
Anatidae										1	1	1
Columbidae	1	1	1	2	2	1	7	6	2	15	14	2 + 1(j)
Phasianidae							9	9	3	18	17	7
Rallidae							1	1	1			
Otididae							1	1	1			
Falconidae							1	1	1	5	4	3
Strigidae										4	4	3
Alaudidae										2	2	2
Scolopacidae										2	2	2
Corvidae	6	6	4 + 1(j)	4	4	2	26	26	10 + 2(j)	31	28	12 + 1(j)
Fringillidae	1	1	1	1	1	1				6	5	4
Motacillidae/Fringillidae										1	1	1
Hirundinidae										1	1	1
Turdidae										1	1	1
Passeridae										2	2	1
Large size							4	4		7	7	
Medium size	45	44		11	10	1(j)	110	88		162	147	
Small size	73	63		18	16		32	28		116	109	
TOTAL	126	115	7	36	33	5	191	164	20	374	345	42

All individuals are adults, except when it is announced with “(j)”, which means that a juvenile individual exist. Even though the MNI estimation was done considering identified specimens, in some cases size categories were considered. It is due to they are represented by the only bone that can be classified in this category, so it must correspond to an isolated individual (see S2 of Abri des Pêcheurs).

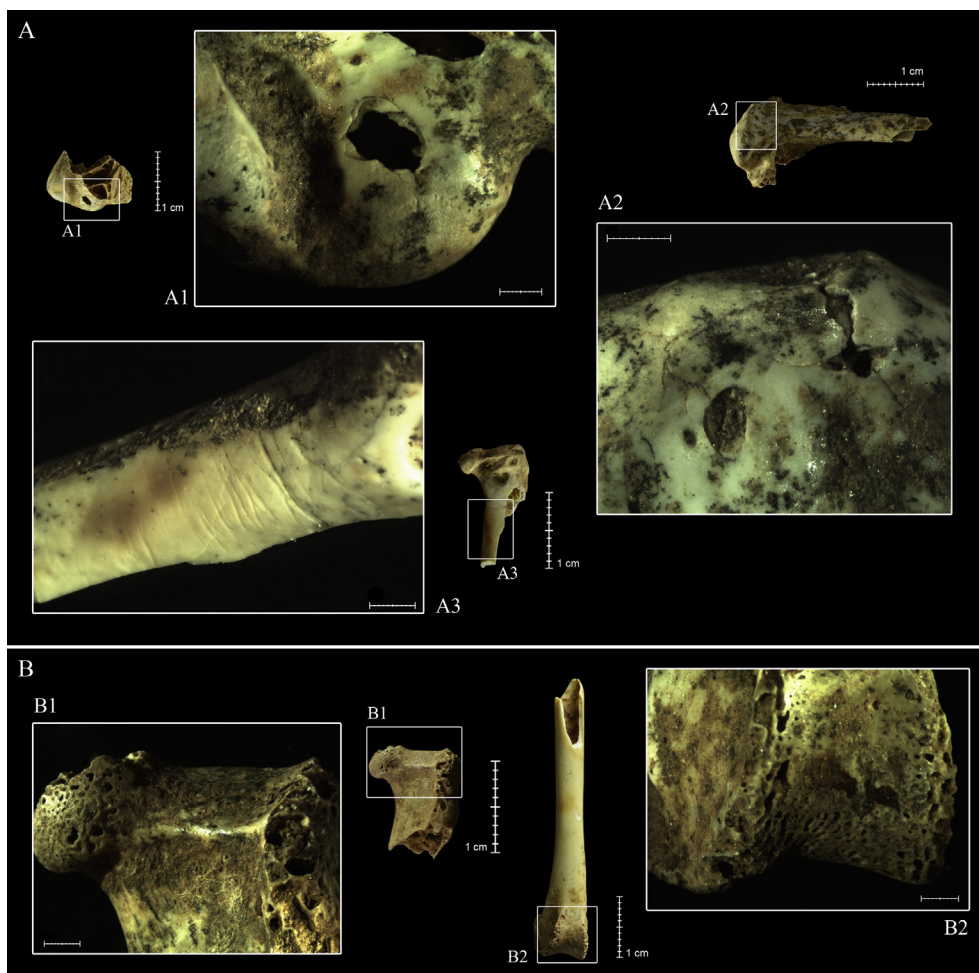


Fig. 4. Mechanical modifications (A) and digestive damage (B) produced on bird bones from Abri des Pêcheurs. Pits/punctures (A1, A2). Scores (A3). A1: right proximal humerus of *Tetrax tetrax* from sector 3. A2: right proximal humerus of *Pyrrhocorax graculus* from sector 4. A3: right proximal femur of *Pyrrhocorax pyrrhocorax* from sector 4. B1: left proximal femur of *Asio flammeus* from sector 4. B2: right distal tibiotarsus of *Tetrao tetrix* from sector 4.

S4 = 42), where adult individuals predominate. Nonetheless, at least one immature individual is found in each sector, never exceeding 20% of the total MNI (S1 = 14.3%; S2 = 20%; S3 = 10%; S4 = 4.8%).

The %MAU provides the real anatomical presence regarding the expected MNI. In that sense, long bones (stylopodials, zeugopodials and metapodials) are the best represented, reflecting a bias among bones with lower density (Table 6). Humeri are relevant in all the archaeological levels. They can exceed 50% in Fringillidae, Passeridae, and small-sized groups. Metapodials are also important in Columbidae and small-sized groups, especially in S3 and S4. Tarsometatarsi,

which are one of the most represented elements, are 50% rendered among the Columbidae group in S4; and from 66.7% (S3) to 72.2% (S4) in the small-sized category. Girdles are significant at S1, S3, and S4 by the high presence of coracoids. They are important in Phasianidae family (33.3% and 42.9% of representation in S3 and S4, respectively) and in small-sized groups (S3: 33.3%; S4: 88.9%). Pelvises also have a high representation in medium-sized (60% in S3) and small-sized categories (66.7% in S1). Wing to leg ratios show a similar proportion of both extremities in their representation (S1: 64.8%; S2: 53.8%; S3: 48.8%; S4: 49.7%). Only in S1 did wing fragments predominate over

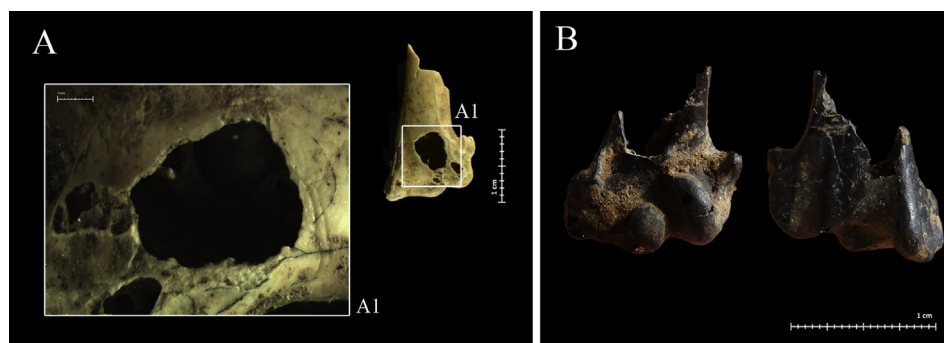


Fig. 5. Hole on a right distal humerus of *Pyrrhocorax graculus* from sector 2 (A), probably result from carnivore activity, and a left distal humerus of *Pyrrhocorax graculus* with burning damage from sector 4 (B). All the remains come from Abri des Pêcheurs site.

the leg fragments, but not much difference was observed between them. On the contrary, core elements are clearly under-represented (S1: 20%; S2: 3.7%; S3: 19.1%; S4: 20.6%). Proximal/distal ratios show a predominance of proximal fragments over the distal ones in all the units (S1: 59.4%; S2: 62.9%; S3: 54.7%; S4: 61.3%).

Fragmentation ranges from high to moderate in all the archaeological units. The completeness oscillates around 34–38%, with an exception at S1, where the fragmentation is more severe, with only 19.4% complete elements (Table 4). Articular bones (100%) and phalanges (80–92.6%) are almost unbroken. Some long bones attributed to small Passeriformes and small-sized groups are also found complete, especially at S4, where humeri of small birds are abundant. Fragmentation especially affects long bones. Despite this, shaft fragments can be found in the archaeological record, although proximal and distal ends are more common, representing more than 75% of the total remains.

In addition, 72 fracture planes were analyzed (19 from S1; 11 from S2; 26 from S3; and 16 from S4). In all levels, green fractures predominate in the analyzed fractures (from 62.5% in S4 to 68.4% in S1). No other modifications could be associated with fresh breakage.

Carnivore activity is important in all the archaeological sequence. It affects 38.1% of the remains in S1 (NR = 48), 25% (NR = 9) from S2, 29.3% (NR = 56) at S3, and 32.9% (NR = 126) from S4. Both mechanical and digestive modifications can be observed on the bone surfaces (Fig. 4).

Mechanical modifications associated with mammalian carnivores affect between 11.9 and 9.4% of the remains in each sector (Table 4). They are mainly represented by tooth marks (pits/punctures and scores). Nevertheless, other modifications such as notches, crenulated edges, and pitting are present on some of these bones, but these do not usually exceed 2% of the unit remains. Most of the tooth marks are located on the epiphyses and diaphyses of long bones, on one or more faces of the bone. On some occasions, scores display sharp bottoms usually associated with infantile mammal carnivores, which have sharp and non-worn teeth. Of the bones presenting mechanical modifications, two remains from S1 show pits that may be associated with beak-marks rather than mammal carnivore tooth marks. Their morphology is more triangular than the others. Furthermore, other mechanical modifications produced by raptors cannot be discounted, because of their irregular morphology.

Corrosions caused by digestion are also important in all the assemblage, affecting more than 16.7% of the remains in all levels (Table 4). Corrosion mainly consists of loss of cortical tissue, accentuated on the epiphyses, and it could modify all long, flat, or irregular bones. Slight digestion was more abundant in all sectors (from 88.8 to 100% of the digested remains). However, a moderate degree of digestion could be detected on some remains, as indicated by higher porosity on the bone ends. Only in S1 were more severe digestions observed, but never surpassing 3% of all the digested remains.

In reference to anthropogenic activity, two remains may cause controversy (Fig. 5). A distal humerus of *Pyrrhocorax* (Corvidae family) found at S2 presented a hole similar to that described by Laroulandie (2000, 2005) and Laroulandie et al. (2008), associated with overextension of the elbow. This hole is quite rounded and a bit lateralized and presents two scores on a side. On the other hand, anthropogenic damage could be observed on a distal humerus of a *Pyrrhocorax graculus* from S4, which is completely burnt to a high degree (grade 3, marked by Stiner et al., 1995).

Nonetheless, natural burning cannot be excluded as a possible cause.

4. Discussion

The data obtained from the taphonomical study on bird bones at Payre and Abri des Pêcheurs indicate that hominids do not seem to play any significant part in these accumulations. The number of specimens is much lower at Payre than at Abri des Pêcheurs, but the remains share some common characteristics that allow us to link both avian accumulations. Firstly, an important number of anatomical elements are absent, especially those of the cranial and axial skeleton –only some beaks were recovered in S1 and S4 of Abri des Pêcheurs. The absence of cranial bones may have been related to the decapitation of prey by some birds of prey such as eagles, falcons, or eagle owls (Bochenski and Tomek, 1994, 1997). Nevertheless, we have to take into account that these bones are the most likely to disappear due to post-depositional processes related to their differential conservation that depends on bone density; thus, their underrepresentation or absence in the assemblage might not be explained by predation strategies (Moncel et al., 2015). Additionally, excavation techniques could also affect these specific bones, which are fragile and tend to break easily. Nonetheless, not all the absences can be explained on this basis and further analyses should be undertaken.

The possibility that the birds come naturally to the cave and die there seems unlikely (at least in the major part of the studied sample) because most of the bones are fragmented in a fresh state and anatomical connections have not been found. The high-moderate fragmentation present in the assemblages is usually associated with raptor pellets, as well as mammalian carnivore activity (e.g., Bochenski et al., 1993, 1997, 1998; Bochenski, 1997; Hockett, 1999; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Laroulandie, 2000, 2002; Cochard, 2004a, 2004b; Lloveras et al., 2008; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Rodríguez-Hidalgo et al., 2016). Digestive damage to bones, hardly ever manifested on uneaten remains, determines the probable ingestion of bones by mammal carnivores and/or birds of prey in the site. This could explain the high level of fragmentation. Non-ingested remains generated by birds of prey are normally only slightly fragmented (e.g., Bochenski et al., 1993, 1997, 1999, 2009; Bochenski and Tomek, 1997; Laroulandie, 2000, 2002), which does not match completely with the previous cases. In addition, the importance of regurgitation pellets from nocturnal birds of prey should not be undervalued. These predators usually nest in caves, which increases the possibility they perform an important role in accumulations from archaeological sites.

The intense modifications of bones (tooth marks and digestion) indicated what were possibly small mammalian carnivore and raptor activities, as no anthropogenic damage was observed on bird bones in the form of cut marks or patterns of burning or breakage. This evidence leads to the proposal that non-human predators could have brought in birds and could have inhabited the cave/rock shelters when hominids were not occupying them. To contrast this statement, a comparison of actual bird accumulations produced by different agents has been carried out and is summarized in Table 7. This could provide more accurate data about possible agents accumulating in both sites. The studies made on avian remains produced by raptors have provided a wide number of bibliographic data, for example, by Bochenski et al. (1993, 1997, 1998, 1999, 2009), Bochenski and Tomek (1994),

Table 6
 NME and (%MAU) of the elements present at Abri des Pêcheurs site, classified by Family groups.

MNE (%MAU)	Anatidae				Columbidae				Phasianidae		Rallidae	Otididae	Falconidae	Strigidae	Alaudidae	Scolopacidae	Corvidae		
	S4	S1	S2	S3	S4	S3	S4	S3	S3	S3	S4	S4	S4	S4	S1	S2	S3	S4	
Cranium																			
Mandible																			
Squared																			1 (4.2)
Sternon																			1 (7.1)
Furculum					1 (33.3)														
Vertebra																			
Scapula					1 (25)	1 (16.7)	1 (16.7)	1 (7.1)											2 (8.3)
Pelvis																			1 (3.6)
Coracoid	1 (50)							2 (33.3)	6 (42.9)							2 (50)		2 (20)	2 (8.3)
Humerus								2 (33.3)	1 (16.7)	1 (50)	1 (50)				2 (50)		1 (25)	3 (12.5)	2 (7.1)
Femur			1 (50)	1 (25)														1 (10)	1 (25)
Radius					1 (16.7)	2 (33.3)	1 (7.1)						1 (50)	1 (16.7)	2 (33.3)			1 (10)	1 (25)
Ulna					1 (25)	1 (16.7)	1 (7.1)								1 (16.7)			1 (10)	1 (25)
Tibiotarsus			1 (50)		2 (33.3)		1 (7.1)						1 (16.7)	1 (16.7)				1 (10)	2 (8.3)
Carpal																			
Cmc					1 (25)	2 (33.3)	1 (16.7)	2 (14.3)											1 (25)
Tmt					1 (25)	3 (50)	1 (16.7)	4 (28.6)					2 (33.3)					1 (10)	6 (25)
1st phx wing					1 (25)	2 (33.3)													4 (14.3)
2nd phx wing		1 (25)																	
Post. phx																			
Term. phx																			

A relative %MAU has been computed for those taxa classified by size, due to its representation in NR is significant. S1, S2, S3 and S4 refer to archaeological units used for the study. Cmc (carpometacarpus). Tmt (tarsometatarsus). Phx (phalanx). Post(erior). Term(inal). It continues at the next page.

Laroulandie (2000, 2002), Bochenski and Nekrasov (2001), Bochenski and Tornberg (2003), and Bochenski (2005), among others. Nonetheless, no reference is made to mammalian carnivores. Only a few preliminary studies have dealt with this problem (Laroulandie, 2000; Rodríguez-Hidalgo et al., 2016) and most of these are difficult to assess. For instance, leporid accumulations produced by mammalian carnivores were examined in order to provide a wider data set for comparison (Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994; Hockett, 1999; Sanchis, 1999, 2000, 2012; Hockett and Haws, 2002; Cochard, 2004a, 2004b; Lloveras et al., 2008, 2012; Mallye et al., 2008; Sanchis and Pascual, 2011; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013). We are aware, however, that bird bones may act differently in similar situations and that their own bone structure and skeletal morphology may lead to different resulting modifications. In spite of this, the studies focused on leporids are used herein as framework and potential guide of damage. The main criteria used for this comparison are: anatomical representation, fragmentation, mechanical modifications, and digestive corrosions.

The levels at Payre are too scarce in NISP to suggest a possible accumulator (Table 4). Only levels A and B provide enough remains to manage data and make a general, but still limited, valuation. According to these data, the anatomical representation and fragmentation in level A has similarities with those accumulations presented by nocturnal raptors (ingested remains), where the proportion of wings is also higher. The high percentages of digestion, always producing slight corrosion on bone surfaces, might also be related to remains produced by nocturnal raptors such as eagle owls (Table 7). However, the appearance of pits, as a testimony to mammalian carnivore activities, must also be noted, in similar percentages as foxes. At level D, the level of fragmentation is as important as those accumulations produced by diurnal raptors (ingested remains) and ingested remains of mammalian carnivores. This fact, combined with the presence of a quite important number of moderate digestive corrosions, makes discerning possible accumulators quite difficult. Foxes, for example, can present a wide variety of fragmentation percentages depending on the type of accumulation the remains belong to; but, as with other mammalian

carnivores, foxes present higher percentages of heavy corrosion by digestion.

On the other hand, the assemblages composing Abri des Pêcheurs show a higher proportion of specimens. In the uppermost sector (S1), the anatomical representation and the moderate degree of fragmentation seem close to those accumulations generated by nocturnal raptors from their ingested bones (Table 4, Table 7). The modest predominance of wing elements suggests that nocturnal raptors could have intervened on the assemblage (Bochenski et al., 1993, 1997; Laroulandie, 2000, 2002). Diurnal raptors could also produce a higher proportion of wings on uneaten remains, but the difference in wing/leg ratio is usually even greater (Bochenski and Tomek, 1997; Bochenski et al., 1997, 2009; Laroulandie, 2002). Following the criteria established by Bochenski (2005), the proportion of proximal to distal remains also coincides with accumulations produced by birds of prey included in group II (with around 60% of proximal elements). This group includes accumulations produced by owl pellets and non-ingested remains of diurnal raptors, but the presence of digested remains pointed to nocturnal raptors as a possible input rather than diurnal birds of prey. The results from S1 differ even more from hominid accumulations, which usually present a predominance of legs, as determined by Ericson (1987). Digestions, with a clear supremacy of slight corrosions, also pointed to nocturnal raptors as accumulators. According to Andrews (1990), the percentage of bones showing digestions in S1 fits with the typical range attributed to eagle owl (*Bubo bubo*) accumulations, where damage to bones affects between 20 and 25% of the remains. It may likewise be supported by the possible presence of beak-marks on at least two remains. Nevertheless, this data are not sufficient to assess the agent producing the marks. If they are compared with that damage described by Laroulandie (2002) for eagle owl, they are out of line, especially concerning their measurements. Tooth mark dispositions or locations are also not definitive. In addition, the possible contribution of other mammal carnivores cannot be dismissed by the presence of pits and scores.

Sector 2 has the lowest NISP in the site. Its anatomical representation reflects a similar proportion of wings in relation to leg

Fringillidae			Motacillidae/ Fringillidae	Hirundinidae	Passeridae	Turdidae	Large-sized		Medium-sized				Small-sized			
S1	S2	S4	S4	S4	S4	S4	S3	S4	S1	S2	S3	S4	S1	S2	S3	S4
								1 (50)	2 (33.3)			3 (27.3)				2 (22.2)
								2 (100)	3 (33.3)		4 (80)	3 (27.3)			1 (33.3)	3 (16.7)
							1 (50)		7 (58.3)		2 (20)	5 (22.7)	1 (5.5)			
												1 (9.1)				
									2 (33.3)			2 (18.2)	1 (11.1)		1 (33.3)	
								2 (-)	9 (-)	1 (-)	17 (-)	39 (-)	3 (-)	2 (-)	2 (-)	8 (-)
								1 (8.3)				3 (13.6)				3 (16.7)
											3 (60)	1 (9.1)	6 (66.7)		1 (33.3)	2 (22.2)
									1 (8.3)	1 (25)	2 (20)	3 (13.6)	4 (22.2)		2 (33.3)	16 (88.9)
1 (50)	1 (50)	5 (62.5)	1 (50)	1 (50)	2 (100)	1 (50)	1 (50)	1 (25)	1 (8.3)	2 (50)	3 (30)	6 (27.3)	11 (61.1)	4 (100)	4 (66.7)	14 (77.8)
										1 (25)	3 (30)	5 (22.7)	3 (16.7)		2 (33.3)	8 (44.4)
									2 (16.7)		4 (40)	7 (31.8)			1 (16.7)	5 (27.8)
									1 (8.3)	1 (25)	4 (40)	16 (72.7)	9 (50)	1 (25)	2 (33.3)	3 (16.7)
									1 (8.3)	1 (25)	5 (50)	7 (31.8)	5 (27.8)	3 (75)	3 (50)	11 (61.1)
											1 (5)	8 (18.2)				
											2 (20)	1 (4.5)	5 (27.8)	1 (25)	3 (50)	6 (33.3)
										2 (50)	1 (10)	2 (9.1)	3 (16.7)	1 (25)	4 (66.7)	13 (72.2)
									1 (8.3)			3 (13.6)	2 (11.1)	2 (50)		1 (1.6)
												1 (2.3)				
							1 (6.3)	1 (2.5)	3 (2.5)	1 (5)	16 (16)	20 (9.1)	7 (3.9)	1 (5)	2 (4.2)	6 (3.1)
									10 (20.8)		15 (37.5)	9 (10.2)	3 (4.2)			1 (1.4)

Table 7
 Comparison of bird accumulations produced by different predators (raptors and mammalian carnivores), adapted from [Bochenski \(2005\)](#).

	Predator	Accumulation	Species	Completeness (%)	Wing/leg	Core/limb	Prox/dist	Predominant elements	Mechanical modifications (%)	Digestions
Bird accumulations	Raptors	Ingested	Eagle owl	30–60 (moderate)	wing ≥ leg	core < limb	prox > dist	Tmt, humerus/tmt, cmc (>90%)	19.6	Light-moderate
			Tawny owl		wing > leg			Cranium, mandible, humerus, ulna (>80%)	–	Light-moderate
			Long-eared owl		wing = leg			Humerus, ulna (>95%)	–	Light
			Gryfalcon	<30 (low)	wing = leg		prox = dist	Cmc, tibiotarsus (>85%)	–	Heavy
			Imperial eagle		wing < leg			Cranium, mandible (>89%)	–	
	Non-ingested		Peregrine falcon	>60 (high)	wing > leg	–	prox > dist	Humerus, ulna	3.8	No damage
			Gryfalcon			core < limb		Sternum, coracoid, humerus (>90%)	0.2	
			Imperial eagle					Sternum, humerus (>84%)	–	
			Golden eagle			core > limb		Sternum (100%), coracoid, humerus (>65%)	–	
			White-tailed eagle			core < limb		–	9.1	
Mammal carnivores	Non-ingested	Cat	100	–	–	–	–	x	No damage	
		Red fox	–	–	–	–	–	x		
		Lynx	85	wing < leg	core < limb	prox > dist	ribs, synsacrum/pelvic girdle	4		
Leporid accumulations	Ingested	Genet	intense	–	–	–	–	x	Heavy	
		Red fox	c.50	ant ≈ post	core < limb	–	girdles and proximal appendicular skeleton	1.7–32	Mainly heavy	
		Coyote/dog Iberian lynx	7 (ingested); 20 (non-ingested); 70 (non-ingested)				axial skeleton Maxillar, mandible, girdles and appendicular (ingested); appendicular skeleton (no-ingested)	0.3–0.9	Heavy-extreme Mainly heavy	

Bird accumulations produced by mammalian carnivores were added, considering [Laroulandie \(2000\)](#) and [Rodríguez-Hidalgo et al. \(2016\)](#). Leporid accumulations produced by small mammalian carnivores were included as a reference to complement the scarce examples existing on birds ([Payne and Munson, 1985](#); [Schmitt and Juell, 1994](#); [Hockett, 1999](#); [Sanchis, 1999, 2000, 2012](#); [Hockett and Haws, 2002](#); [Cochard, 2004a, 2004b](#); [Lloveras et al., 2008, 2012](#); [Mallye et al., 2008](#); [Sanchis and Pascual, 2011](#); [Rodríguez-Hidalgo et al., 2013](#)). Prox(imal). Dist(al). X (presence).

bones, which is typical of mammal carnivore accumulations (e.g. Mallye et al., 2008). The high fragmentation in the assemblage suggests that lynxes (ingested remains) might play an important role in that level (Lloveras et al., 2008; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013). Nevertheless, the digestions do not support this, as they are light and not really abundant. This could be due to the presence of nocturnal raptors that could intervene on the remains. Raptors often gobble down small prey entirely if the prey is small enough. If not, the prey is dismembered and/or fragmented for digestion. However, this argument fails to explain the high degree of fragmentation in the level. No other data referring to mammalian carnivores such as genet are available for comparison (Table 7).

Lower sectors S3 and S4 have similar percentages of digestion, fragmentation, and proximal/distal ratio as S1, but the wing/legs proportion is closer to the accumulations generated by mammalian carnivores, as pointed out in S2 (Tables 4 and 7). This is not incongruous with the bibliography. As already mentioned, some mammal carnivores, such as foxes, can produce moderate percentages of fragmentation that resemble ingested nocturnal raptor assemblages (Sanchis, 1999, 2000, 2012; Cochard, 2004a, 2004b; Lloveras et al., 2012). Genet or felid inputs are discarded because, according to the published studies made on ingested remains (Laroulandie, 2000; Lloveras et al., 2008; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013), the damage they produce is more severe. If this was a case of non-ingested remains (Rodríguez-Hidalgo et al., 2015, 2016), digestive corrosion should not be present in the assemblage. In addition, as pointed by Laroulandie (2000) in a preliminary study, genet activity may cause damage to extremities of long bones, making them disappear. Nevertheless, these data should be taken with caution as they refer to immature individuals. Abri des Pêcheurs assemblages generally preserve the extremities of bones, which are mainly from adult individuals. The presence of clear tooth marks on bones reinforces the idea of mammalian carnivores as main agents. Foxes seem to fit well with the variables. In addition, the thin sharp scores present on bones might suggest the use of the cave as a den when hominins did not occupy it. These kinds of tooth marks are typical of cubs, which do not have dental erosion at the beginning of their life. On the contrary, the slight digestions attest to the probable presence of nocturnal raptors during some periods of sedimentary formation of the levels. Mammalian carnivores – including foxes – do not produce the patterns of digestion seen in S3 or S4. Their damage is more intense (moderate-heavy) than the ones observed. Therefore, nocturnal raptors could have used the shelter in alternation with mammal carnivores.

What seems clear, even though hominid presence was demonstrated at both sites by the presence of lithic tools and cut marks on larger-sized fauna, is that anthropogenic activity does not happen on bird specimens. Only two bones might argue with that at Abri des Pêcheurs. On the one hand, the hole on a distal humerus of *Pyrrhocorax* at S2 may be associated with anthropogenic activity by overextension of the elbow. However, its possible association with hominid activities was discarded for various reasons. First of all, the morphology and the disposition of the hole are not like those described by Laroulandie (2000, 2005) and Laroulandie et al. (2008). Secondly, no other signs associated with overextension have been found on the same or on other bones (wrenching of the medial part of distal humerus, breakage of the proximal joints of the radius and ulna). Lastly, two scores associated with one pit pointed to probable mammalian carnivore activity (Fig. 5). Those modifications could be used as examples of equifinality processes at Abri des Pêcheurs, due to the disarticulation of the elbow by mammalian carnivores or simply damage induced by non-human predators during their consumption sequences. In line with these

processes, the burnt humerus of *Pyrrhocorax graculus* from S4 could have been generated by natural causes or resulting from anthropogenic activity. Intentional human activity seems unlikely because no other bird remains have been recovered with possible burning damage or human traces. Nonetheless, accidental combustion by contact with a hearth could be possible. Fireplaces documented at the site are from different levels, including an upper level and the sector 4 (Moncel et al., 2008). In that sense, a possible punctual perturbation cannot be dismissed.

The Payre site revealed no sign of hominid activity on birds, which seems to be incongruent with the lithic functional analyses carried out by Hardy and Moncel (2011), who claim the processing of birds and other small prey based on residues and use-wear on stone tools. However, this duality is not necessarily contradictory. The unique stone tool that supports bird processing comes from sub-level Ga. However, no bird remains were recovered in that sub-level. Only one bird bone has its origin on level G, but it belongs to sublevel Gb. Thus, different scenarios may clarify this fact:

- 1) The tool found at sublevel Ga was used outside the site and, after that, carried to the cave, as suggested by Hardy and Moncel (2011) for fish. This would explain the absence of bird specimens, as well as the human-induced damage on their bones.
- 2) Bird bones may exist at sub-level Ga, but the area where they are located remains unexcavated. Although the current dug zone shows high intensity of human activity – including lithic tools with evidence of feather processing (Hardy and Moncel, 2011; Baena et al., in press), a differentiation of activity areas may exist that would lead to accumulation of birds in specific areas of the cave. This scenario could only be tested with the excavation of other different zones or the entire surface of the site – circumstances not always possible due to external factors beyond our control. For example, the entrance and back areas are not totally preserved, due to sediments that collapsed in the slope. This situation was taken to select the excavation zone in the middle part of the cave, where the bird specimens come from.

Despite the open hypotheses left around the Payre assemblages, the general results of these analyses are congruent with the outcomes previously published for both sites. In the case of Payre, the presence of mammalian carnivores and raptors fits with the general trend of short-term human occupations (Moncel et al., 2008; Rivals et al., 2009). Carnivores, especially raptors, do not use caves when occupied by humans, and the presence of bones modified by these predators in alternation with others modified by hominids seems to reflect this kind of occupation, as well as the palimpsest character of these deposits. Additionally, the cave morphology in levels such as F should be taken into account when interpreting the assemblages. During the sedimentary formation of level F, the cave entrance seems to outline a smaller morphology than that observed in other archaeological units, suggesting a favorable environment for the establishment of carnivore dens. This situation could have accentuated the sporadic character of human occupations and explain the low anthropogenic activity detected. The link between karstic morphology and carnivore activity is often used to explain, together to other environmental and ecological factors, the significant presence of non-human predators in a specific place (e.g., Blasco et al., 2011). In case of Abri des Pêcheurs, previous hypotheses about its accumulations pointed to the significant role of carnivores in the formation of the assemblages (Daujeard, 2008; Moncel, 2010; Moncel

et al., 2010). The results presented here support this approach, as the intense activity of non-human predators is also supported by avian remains and the sporadic human activity seems to be focused on macro-faunal remains. This is in agreement with short-term occupations established for the site (Moncel, 2010; Moncel et al., 2010).

5. Conclusions

Taphonomical analysis carried out on avian specimens from Payre and Abri des Pêcheurs shows visible absence of anthropogenic activity on birds. The assessment of anatomical representation, the level of fragmentation, and mechanical and digestive modifications pointed to a mixture of mammalian carnivore and nocturnal raptor accumulations at different intensities, depending on the level. Nevertheless, the scarcity of bird specimens recovered at Payre makes further assessment difficult. The results obtained from this study raise questions regarding residue analyses carried out at level Ga. No avian bones have been found at that level; therefore, previous studies cannot be supported by taphonomical analysis on bird bones. However, this brings up the necessity of widening the sample in order to obtain new data and to determine the existence or absence of bird remains along the stratigraphical sequence of Payre.

Acknowledgements

This work was carried out in the framework of the session entitled “Human-birds interactions during the Prehistory” from the XVII UISPP World Congress (Burgos, 1–7 September 2014). This research was supported by funding of the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness, project ref. HAR2013-48784-C3-1-P and CGL-BOS-2012-34717, and of the Generalitat de Catalunya-AGAUR, project ref. 2014 SGR 900. Anna Rufà has a predoctoral research fellow FPU by the Spanish Ministry of Education, Culture and Sports. Ruth Blasco is a Beatriu de Pinós-A postdoctoral scholarship recipient from Generalitat de Catalunya, co-funded by the European Union through Marie Curie Actions, FP7. The fieldwork at Payre and Abri des Pêcheurs was financially supported by research programs of the French Ministry of Culture and the “Service régional de l’Archéologie” of the Rhône-Alpes region. We also would like to acknowledge A. Louchart and an anonymous reviewer for their very useful comments which have helped to improve the first version of this manuscript.

References

- Andrews, P., 1990. *Owls Caves and Fossils*. The University Chicago Press, Chicago.
- Baales, M., 1992. Accumulation of bones of *Lagopus* in late Pleistocene sediments. *Are they caused by man or animals?* *Cranium* 9 (1), 17–22.
- Baena, J., Moncel, M.-H., Cuartero, F., Chacón Navarro, M.G., Rubio, D., in press. Late Middle Pleistocene genesis of Neanderthal technology in Western Europe: the case of Payre site (south-east France). *Quaternary International*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.08.031>
- Binford, L.R., 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press Inc, Orlando, Florida.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2009. Middle Pleistocene bird consumption at Level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36 (10), 2213–2223.
- Blasco, R., Rosell, J., Made, J. van der, Rodríguez, J., Campeny, G., Arsuaga, J.L., María Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. Hiding to eat: the role of carnivores in the early Middle Pleistocene from the TD8 level of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Archaeological Science* 38, 3373–3386.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary International* 252, 16–31.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sub-level of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary Science Reviews* 70, 124–144.
- Blasco, R., Finlayson, C., Rosell, J., Sánchez, A., Finlayson, S., Finlayson, G., Negro, J.J., Giles, F., Rodríguez, J., 2014. The Earliest Pigeon Fanciers. *Scientific Reports* 4, 5971. <http://dx.doi.org/10.1038/srep05971>.
- Bochenski, Z.M., 1997. Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by Snowy Owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. *Acta Zoologica Cracoviensia* 40 (2), 279–292.
- Bochenski, Z.M., 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O’Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, pp. 31–45.
- Bochenski, Z.M., Nekrasov, A.E., 2001. The taphonomy of Sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 44 (2), 93–106.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1994. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Long-eared Owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 37 (1), 177–190.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *International Journal of Osteoarchaeology* 7 (4), 372–387.
- Bochenski, Z.M., Tornberg, R., 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 30, 1665–1671.
- Bochenski, Z.M., Boev, Z., Mitev, I., Tomek, T., 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 36 (2), 313–328.
- Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P.S., 1998. Damage to bird bones in pellets of Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 25, 425–433.
- Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Sulkava, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8, 31–39.
- Bochenski, Z.M., Korovin, V.A., Nekrasov, A.E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of bird bones in food remains of Imperial Eagles *Aquila heliaca*. *International Journal of Osteoarchaeology* 7 (2), 165–171.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., Tornberg, R., Wertz, K., 2009. Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla*, with comments on the punctures made by the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Journal of Archaeological Science* 36, 122–129.
- Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago/London.
- Bramwell, D., Yalden, W., Yalden, P.E., 1987. Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *Journal of Archaeological Science* 14, 195–200.
- Cochard, D., 2004a. Les Léporidés dans la subsistance Paléolithique du Sud de la France. Université Bordeaux I, France (PhD dissertation).
- Cochard, D., 2004b. Étude taphonomique des léporidés d’une tanière de renard actuelle: apport d’un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. In: Brugal, J.-P., Fosse, P. (Eds.), *Actes du Symposium 3.3, UISPP Liège 2001*, Rev. Paléobiol. Genève 23 (2), pp. 659–673.
- Cochard, D., Brugal, J.-P., Morin, E., Meignen, L., 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canelettes, Aveyron, France. *Quaternary International* 264, 32–51.
- Daujeard, C., 2008. Exploitation du milieu animal par les Neanderthaliens dans le Sud-Est de la France. In: *British Archaeological Reports, International Series*. Archaeopress, Oxford, p. 634.
- Debard, E., 1988. Le Quaternaire du Bas-Vivarais d’après l’étude des remplissages d’ovens, de grottes et d’abris sous roche. *Dynamique sédimentaire, paléoclimatologie et chronologie*. Documents des laboratoires de géologie de Lyon 103, 317.
- Dibble, H.L., Berna, F., Goldberg, P., McPherron, S.P., Mentzer, S., Niven, L., Richter, D., Sandgathe, D., Théry-Parisot, I., Turq, A., 2009. A preliminary report on Pech de l’Azé IV, layer 8 (Middle Paleolithic, France). *PaleoAnthropology* 2009, 182–219.
- Díez Fernández-Lomana, J.C., Sánchez Marco, A., Sanchez, A., Moreno Lara, V., 1995. Grupos avicaptadores del Tardiglaciario: Las aves de Berroberria. *Munibe* 47, 3–22.
- Ericson, P.G.P., 1987. Interpretations of archaeological bird remains: a taphonomic approach. *Journal of Archaeological Science* 14, 65–75.
- Evin, J., Marchal, J., Marien, G., 1985. Lyon natural radiocarbon measurements X. *Radio-carbon* 27 (2B), 386–454. New-Haven.
- Fernandes, P., Raynal, J.-P., Moncel, M.-H., 2008. Middle Palaeolithic raw material gathering territories and human mobility in the southern Massif Central, France: first results from a petro-archaeological study on flint. *Journal of Archaeological Science* 35, 2357–2370.
- Fernandes, P., Moncel, M.-H., Lhomme, G., 2010. Analyse des comportements face aux ressources minérales de deux sites du Paléolithique moyen: Payre, Abri des Pêcheurs (Ardèche, France). In: *Congrès international de Florence, Approches to the study of lithic technology, Rivista di Scienze Preistoriche LVII*, pp. 31–42.
- Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J.J., Bortolotti, G.R., Finlayson, G., Sánchez Marco, A., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., Carrión, J.S., Fa, D.A., Rodríguez Llanes, J.M., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and Corvids. *Plos ONE* 7 (9), e45927.
- Fiore, I., Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004. Ecology and subsistence strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 273–286.
- Gaudzinski-Windheuser, S., Niven, I., 2009. Hominin subsistence patterns during the Middle and Late Pleistocene in northwestern Europe. In: Hublin, J.-J.,

- Richards, M.P. (Eds.), The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence. Springer, Dordrecht, pp. 99–111.
- Guleç, E., Howell, C.F., White, T.D., 1999. Dursunlu – a new Lower Pleistocene faunal and artifact-bearing locality in southern Anatolia. In: Ullrich, H. (Ed.), Hominid Evolution – Lifestyles and Survival Strategies. Archaea, Gelsenkirchen/Schwelm, pp. 349–364.
- Hardy, B.L., Moncel, M.-H., 2011. Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125–250,000 years ago. PLoS ONE 6 (8), e23768.
- Hargrave, L.L., 1970. Mexican Macaws. Comparative Osteology and Survey of remains from the Southwest. Anthropological Papers of the University of Arizona 20, 1–67.
- Hockett, B.S., 1999. Taphonomy of a carnivore-accumulated rabbit bone assemblage from Picareiro Cave, central Portugal. Journal of Iberian Archaeology 1, 225–230.
- Hockett, B.S., Haws, J.A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the western Mediterranean Basin. Journal of Archaeological Method and Theory 9 (3), 269–302.
- Huguet, R., 2007. Primeras Ocupaciones Humanas En La Península Ibérica: Paleo-economía En La Sierra de Atapuerca (Burgos) y La Cuenca de Guadix-Baza (Granada) Durante El Pleistoceno Inferior (PhD dissertation). Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- Krajcarz, M., Krajcarz, M.T., 2012. The Red Fox (*Vulpes vulpes*) as an accumulator of bones in cave-like environments. International Journal of Osteoarchaeology 1–17.
- Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège) (PhD dissertation). Université de Bordeaux I.
- Laroulandie, V., 2001. Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux: apport de l'expérimentation. In: Bourguignon, L., Ortega, I., Frère Sautot, M.C. (Eds.), Préhistoire et approche expérimentale, Collection préhistoire 5. Monique Mergoul, Montagnac, pp. 97–101.
- Laroulandie, V., 2002. Damage to pigeon goul bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. In: Bochenski, Z.M., Bochenski, Z., Stewart, J.R. (Eds.), Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Krakow, Poland, 11–15 September, 2001, Acta Zoologica Cracoviensia 45 (special issue), pp. 331–339.
- Laroulandie, V., 2004. Exploitation du Harfang au Magdalénien final: l'exemple du Bois-Ragot (Gouex, Vienne). In: Bodu, P., Constantin, C. (Eds.), Approches fonctionnelles en préhistoire. Actes du 25e Congrès Préhistorique de France, Nanterre. Société Préhistorique Française, pp. 387–396.
- Laroulandie, V., 2005. Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction. In: O'Connor, T. (Ed.), Biosphere to Lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy. Oxbow Books, Oxford, pp. 25–30.
- Laroulandie, V., 2010. Alpine chough *Pyrrhocorax graculus* from Pleistocene sites between Pyrenees and Alps: natural versus cultural assemblages. In: Prummel, W., Zeiler, J.T., Brinkhuizen, D.C. (Eds.), Birds in Archaeology. Proceedings of the 6th Bird Working Group Meeting (BWM) of ICAZ, Groningen (22–27 August 2008). Groningen Archaeological Studies, pp. 219–232.
- Laroulandie, V., Lefèvre, C., 2014. The use of avian resources by the forgotten slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). International Journal of Osteoarchaeology 24, 407–416.
- Laroulandie, V., Costamagno, S., Cochard, D., Mallye, J.-B., Beauval, C., Castel, J.-C., Ferrié, J.-G., Gourichon, L., Rendu, W., 2008. Quand désarticuler laisse des traces: le cas de l'hyperextension du code. Annales de Paléontologie 94, 287–302.
- Lefèvre, C., Pasquet, E., 1994. Les modifications post-mortem chez les oiseaux: l'exemple de l'avifaune holocène de Patagonie australe. Artefacts 9, 217–229.
- Livingston, S.D., 1989. The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. Journal of Archaeological Science 16, 537–547.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) scats. Journal of Archaeological Science 35 (1), 1–13.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. International Journal of Osteoarchaeology 22, 577–590.
- Louchart, A., Soave, R., 2002. Changement d'ampleur de l'exploitation des oiseaux entre le Magdalénien et l'Azilien: l'exemple du Taï 2 (Drôme). Quaternaire 13 (3–4), 297–312.
- Lyman, R.L., 1994. Vertebrate Taphonomy. Cambridge University Press, New York.
- Lumley, H., Echassoux, A., Bailon, S., Cauche, D., Marchi, M.-P., Desclaux, E., Guennouni, K., Lacombar, F., Roger, T., Valenci, V., 2004. Le sol d'occupation acheuléen de l'unité archéostratigraphique UA 25 de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Edisud, Aix-en-Provence.
- Masaoudi, H., Falguères, C., Bahain, J.-J., Yokohama, Y., Lhomme, G., 1994. Datation d'ossements et de planchers stalagmitiques provenant de l'abri des Pêcheurs (Ardèche) par la méthode des déséquilibres des familles de l'uranium. Quaternaire 5 (2), 79–83.
- Mallye, J.-B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. Annales de Paléontologie 94, 187–208.
- Mlikovsky, J., 1996. New data on the food of White tailed Sea Eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal. Buteo 8, 115–118.
- Mondini, M., 2000. Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicaciones arqueológicas. Archaeofauna 9, 151–164.
- Moncel, M.-H. (Ed.), 2008. Le site de Payre. Occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur. Mémoires de la Société Préhistorique Française 46, p. 336.
- Moncel, M.-H., 2010. L'Abri des Pêcheurs (Ardèche, sud-est France). Des occupations néandertaliennes dans une "grotte en forme de fissure". Annales d'Université Valahia Targoviste, Section d'Archéologie et d'Histoire XII (2), 7–21.
- Moncel, M.-H., Conde, S., 1996. Découverte de dents humaines dans le site Paléolithique moyen de Payre (Ardèche, France). CRAS 322 (IIa), 251–257.
- Moncel, M.-H., Conde, S., 2007. The human remains of the site of Payre (S-E France, MIS 7–5). Remarks on stratigraphic position and interest. Anthropologie XLV (1), 19–29.
- Moncel, M.-H., Allué, E., Bailon, S., Barshay-Szmidt, C., Bearez, P., Crégut, E., Daujeard, C., Desclaux, E., Debard, E., Lartigot-Campin, A.-S., Puaud, S., Roger, T., 2015. Evaluating the integrity of palaeoenvironmental and archaeological records in MIS 5 to 3 karstic sequences from southeastern France. Quaternary International 378, 22–39.
- Moncel, M.-H., Brugal, J.-P., Prucca, A., Lhomme, G., 2008. Mixed Occupation during the Middle Palaeolithic: case study of a small pit-cave site of Les Pêcheurs (Ardèche, south-eastern France). Journal of Anthropological Archaeology 27, 382–398.
- Moncel, M.-H., Chacón, M.G., Coudenneau, A., Fernandes, P., 2009. Points and convergent tools in the European Early Middle Palaeolithic site of Payre (SE, France). Journal of Archaeological Science 36, 1892–1909.
- Moncel, M.-H., Daujeard, C., Crégut-Bonnoure, É., Boulbes, N., Puaud, S., Debard, É., Bailon, S., Desclaux, E., Escudé, É., Roger, T., Dubar, M., 2010. Nouvelles données sur les occupations humaines du début du Pléistocène supérieur de la moyenne vallée du Rhône (France). Les sites de l'Abri des Pêcheurs, de la Baume Flandin, de l'Abri du Maras et de la Grotte du Figuier (Ardèche). Colloque Q6, Montpellier 2008. Quaternaire 21 (4), 385–413.
- Moncel, M.-H., Debard, E., Desclaux, E., Dubois, J.-M., Lamarque, F., Patou-Mathis, M., Vilette, P., 2002. Le cadre de vie des hommes du paléolithique moyen (stades isotopiques 6 et 5) dans le site de Payre (Rompon, Ardèche): d'une grotte à un abri sous roche effondré. Bulletin de la Société Préhistorique Française 99 (2), 249–275.
- Morin, E., Laroulandie, V., 2012. Presumed Symbolic Use of diurnal raptors by neanderthals. PLoS ONE 7 (3), e32856.
- Mourer-Chauviré, C., 1979. La chasse aux Oiseaux pendant la Préhistoire. La Recherche 106, 1202–1210.
- Mourer-Chauviré, C., 1983. Les oiseaux dans les habitats paléolithiques: gibier des hommes ou proies des rapaces? In: Grigson, C., Clutton-Brock, J. (Eds.), Animals and Archaeology: 2. Shell Middens, Fishes and Birds, BAR International Series 183, Oxford, pp. 111–124.
- Payne, S., Munson, P.J., 1985. Ruby and how many squirrels? The destruction of bones by dogs. In: Fieller, N.R.J., Gilbertson, D.D., Ralph, N.G.A. (Eds.), Palaeoecological Investigations, Research Design, Methods and Date Analysis. Symposium of the Association for Environmental Archaeology 266. BAR International Series, Oxford, pp. 31–39.
- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neanderthals and the intentional removal of feathers as evidence from bird bone taphonomy at Fumane cave 44 ky BP, Italy. Proceedings National Academy of Science 108, 3888–3893.
- Radović, D., Sršen, A.O., Radović, J., Frayer, D.W., 2015. Evidence for Neanderthal jewelry: modified white-tailed eagle claws at Krapina. PLoS ONE 10 (3), e0119802.
- Reitz, E.J., Wing, E.S., 1999. Zooarchaeology. Cambridge University Press, New York.
- Rivals, F., Moncel, M.-H., Patou-Mathis, M., 2009. Seasonality and intra-site variation of Neanderthal occupations in the Middle Palaeolithic locality of Payre (Ardèche, France) using dental wear analyses. Journal of Archaeological Science 36, 1070–1078.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Lloveras, L., Moreno-García, M., Saladié, P., Canals, A., Nadal, J., 2013. Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian Lynx (*Lynx pardinus*). Journal of Archaeological Science 40, 3045–3031.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A., 2015. Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian Lynx. Papeoecography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 418, 1–11.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A., 2016. Bird-bones modifications conducted by Iberian lynx: taphonomic analysis of non-ingested red-legged partridge remains. Quaternary International 421, 228–238.
- Roger, T., 2004. L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne: Orgnac 3, Lazaret (France), Caverne delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie). Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie (PhD dissertation). Institut de Paléontologie Humaine. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., 2014. Convergent evidence of Eagle talons used by late neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. PLoS ONE 9 (7), e101278.
- Sanchis, A., 1999. Análisis tafonómico de los restos de *Oryctolagus cuniculus* a partir de la alimentación de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su comparación con materiales antrópicos (Degree thesis). Universitat de València, Spain.

- Sanchis, A., 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum* 32, 31–50.
- Sanchis, A., 2012. Los lagomorfos del Paleolítico medio de la vertiente mediterránea ibérica. In: Serie de Trabajos Varios 113. Servicio de Investigación Prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia, Diputación de Valencia, Valencia.
- Sanchis, A., Pascual, J.L.L., 2011. Análisis de las acumulaciones óseas de una guarida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): Implicaciones Arqueológicas. *Archaeofauna* 20, 47–71.
- Schmidt, E., 1972. Tierknochenatlas. Atlas of Animal Bones for Prehistorians, Archaeologists and Quaternary Geologists. Elsevier, Amsterdam.
- Schmitt, D.N., Juell, K.E., 1994. Toward the identification of coyote scato-logical faunal accumulations in archaeological contexts. *Journal of Archaeological Science* 21, 249–262.
- Serjeantson, D., Irving, B., Hamilton-Dter, S., 1993. Bird bone taphonomy from the inside out: the evidence of Gull predation on the Manx Shearwater. *Archaeofauna* 2, 191–204.
- Shipman, P., 1981. Life History of a Fossil. An Introduction to Taphonomy and Paleocology. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Shipman, P., Rose, J., 1983. Early hominid hunting, butchering and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *Journal of Anthropological Archaeology* 2, 57–98.
- Soressi, M., Rendu, W., Texier, J.P., Daulny, L., d'Errico, F., 2008. Pech-de l'Azé I (Dordogne, France): nouveau regard sur un gisement moustérien de tradition acheuléenne connu depuis le 19ème siècle. 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, Société préhistorique française, Mémoire XLVII, pp. 95–132.
- Steadman, D.W., Plourde, A., Burley, D.V., 2002. Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga, South Pacific. *Journal of Archaeological Science* 29, 571–584.
- Stiner, M.C., Kuhn, S.L., Weiner, S., Bar-Yosef, O., 1995. Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological Bone. *Journal of Archaeological Science* 22, 223–237.
- Valladas, H., Mercier, N., Falguères, C., Bahain, J.-J., 1999. Contribution des méthodes nucléaires à la chronologie des cultures paléolithiques entre 300 000 et 35 000 BP. *Gallia Préhistoire* 41, 153–166.
- Valladas, H., Mercier, N., Ayliffe, L., Falguères, C., Bahain, J.-J., Dolo, J.-M., Froget, L., Joron, J.-L., Masaoudi, H., Reyss, J.-L., Moncel, M.-H., 2008. Chronology of the Middle Paleolithic sequence of Payre (Ardèche, France) based on radiometric dating methods. *Quaternary Science Review* 3 (4), 377–389.
- Vilette, P., 1983. Avifaunes du Pléistocène final et de l'Holocène dans le Sud de la France et en Catalogne. *Atacina* 11, 1–190.

A rallying point for different predators: the avian record from a Late Pleistocene sequence of Grotte des Barasses II (Balazuc, Ardèche, France)

Anna Rufà^{1,2}  · Ruth Blasco³ · Thierry Roger⁴ · Mathieu Rué⁵ · Camille Daujeard⁶

Received: 21 June 2016 / Accepted: 17 January 2017
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017

Abstract The presence of processed birds in the archeological faunal record is considered key to assessing human dietary evolution. Taphonomic studies on birds from sites older than Marine Isotope Stage (MIS) 2 have become relevant in the last few years, leading to the proposal of more complex scenarios of human subsistence. Several works have demonstrated direct evidence of bird consumption by *Homo* prior to anatomically modern humans in Europe; however, others support the

hypothesis of non-anthropogenic bird accumulations. This has led to the necessity of determining what elements or factors cause the human exploitation of birds in some archeological sites before the end of the Pleistocene. The Grotte des Barasses II site is located within this framework. Short-term human occupations have been attested by the presence of lithic tools and processed macrofaunal remains. Additionally, a small assemblage of bird bones has also been recovered. Here, we present a detailed taphonomic study with the aim of exploring possible relationships between these avian taxa and human occupations. Despite the fact that Neanderthals inhabited the cave, avian specimens show damage pointing to different causative agents. Direct evidence (digestion, gnawing) indicates that mammalian carnivores and nocturnal raptors were mainly involved in the accumulation of bird bones. We propose some factors that might determine whether or not small game was exploited in this specific locality and emphasize the importance of such analytical approaches in the general interpretations of the Pleistocene sites.

✉ Anna Rufà
arufabonache@gmail.com

Ruth Blasco
rblascolopez@gmail.com

Thierry Roger
troger@gmx.fr

Mathieu Rué
mathieu.rue@paleotime.fr

Camille Daujeard
camille.daujeard@mnhn.fr

¹ Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES), C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

² Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

³ Centro Nacional de Investigación en Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain

⁴ 6 Rue Clément Roassal, F-06000, Nice, France

⁵ Archéologie des Sociétés Méditerranéennes (ASM, UMR 5140), Université Paul-Valéry Montpellier 3, Montpellier, France

⁶ Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique (HNHP, UMR 7194), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, Université de Perpignan Via Domitia; Institut de Paléontologie Humaine, 1 rue René Panhard, 75013 Paris, France

Keywords Avian specimens · Grotte des Barasses II · Taphonomy · Mammalian carnivores · Birds of prey

Introduction

The ability of human populations to adapt to different environments is attested since early times (e.g., Gaudzinski-Windheuser and Roebroeks 2011; Hockett and Haws 2009; Blasco and Fernández Peris 2012; Henry et al. 2011; Hardy et al. 2012; Blasco et al. 2011, 2013; Zaatari et al. 2016). The acquisition and exploitation of a wide variety of resources, including small fast prey (e.g., Lloveras et al. 2011; Cochard et al. 2012; Blasco and Fernández Peris 2009, 2012; Blasco et al. 2013, 2014, 2016; Hardy et al. 2013; Fiore et al. 2016),

aquatic resources (e.g., Stringer et al. 2008; Cortes-Sanchez et al. 2011; Ramos-Muñoz et al. 2016), and plants (e.g., Henry et al. 2011; Hardy et al. 2012; Salazar-García et al. 2013; Fiorenza et al. 2015; Krief et al. 2015), represent an argument to demonstrate the adaptation capabilities of the hominids to the landscape.

The avian world occupies a special place within the topic of small game in archeological sites older than Marine Isotope Stage (MIS) 2, since the procurement of birds has been seen as a key element to assess the evolution of human diets (Stiner 2001). These animals provide not only meat but also other potentially useful edible and non-edible resources, a circumstance that is already evident in European Middle Paleolithic contexts (e.g., Roger 2004; Hardy and Moncel 2011; Peresani et al. 2011; Finlayson et al. 2012; Morin and Laroulandie 2012; Blasco et al. 2013, 2014, 2016; Hardy et al. 2013; Romandini et al. 2014, 2016; Radović et al. 2015; Fiore et al. 2016; Laroulandie et al. 2016; Martínez Valle et al. 2016; Negro et al. 2016). However, some records attesting the presence of bird bones in Neanderthal sites do not exhibit signs of anthropogenic activity, as is the case of Baume Vallée (Gala et al. 2005), Le Noisetier (Laroulandie 2010), Payre and Abri des Pêcheurs (Rufà et al. 2016a), or Teixoneres Cave (Rufà et al. 2016b). In other cases, the exploitation of birds could be more related to non-food purposes. This is the case of Les Fieux, where raptor claws might be exploited for symbolic purposes—other taxa such as the gray partridge, however, seem to have been introduced in the site by nocturnal raptors (Laroulandie et al. 2016). Nevertheless, avian specimens found in archeological contexts could also provide important information about paleoenvironments, formation processes, or seasonality, even when their human exploitation has not been proven (Serjeantson 2009). Birds are good climate indicators. For their ecology, they inhabit areas with specific environmental requirements. They could also provide information of the landscape evolution. Roger (2004), for example, could establish a paleoenvironmental evolution based on the data of the avifaunal assemblages from the Mediterranean area of Europe, studying the sites of Orgnac 3, Lazaret, Arma delle Manie, Kalamakia, and Karain E. Other specific approaches were carried out at Payre and Abri des Pêcheurs. At Payre, the presence of some taxa such as the western jackdaw (*Corvus monedula*) and the Alpine chough (*Pyrrhonorax graculus*) is indicative of temperate climate, with some mountain influences (Moncel et al. 2002). At Abri des Pêcheurs, taxa such as the black grouse (*Tetrao tetrix*), the white-winged snowfinch (*Montifrigilla nivalis*), or the Alpine chough (*Pyrrhonorax graculus*) pointed out colder environments in some of their units (Moncel et al. 2010). Finally, birds could also reveal the existence of other possible accumulator agents that may pass unnoticed if only macrofaunal remains are considered. For this reason, this field requires special attention, not only from a paleontological point of view but also from a taphonomical perspective.

How to infer the origin of avian accumulations is not always an easy task. First of all, birds usually constitute a small portion of the whole faunal assemblage at an archeological site, which complicates possible interpretations. Second, the formation processes related to the faunal accumulations can be linked to different inputs—e.g., in caves and environments where the sedimentation rate is low, it may imply the formation of palimpsests and, as a consequence, the mixture of different events in an apparently homogeneous package that cannot be easily discerned. Moreover, some scenarios could pass unnoticed when a combination of multiple events takes place—e.g., animals may be deposited by natural death and subsequently scavenged (e.g., Oliver and Graham 1994); after consumption, it would be difficult to establish if the animals died naturally or were carried into the site by predators. Thus, some authors attempted to study the general patterns that hominin and non-hominin inputs produce when they are involved in an archeological avian accumulation (e.g., Laroulandie 2000, 2001, 2002, 2005; Bochenski 2005; Mallye et al. 2008; Bochenski et al. 2009; Monchot and Gendron 2011; Lloveras et al. 2014a,b; Rodríguez-Hidalgo et al. 2016) to discern which agent undertook which action.

The discussion about how and when humans included birds (and other small fast prey) in their diets is still latent, especially concerning the Rhône valley (Fig. 1); nevertheless, there are some archeological examples shedding light on the debate. One of these is the Middle Pleistocene site of Payre (MIS 8–5) where bird processing was suggested by identifying barbules trapped on lithic tools from level G (Hardy and Moncel 2011). The bird bones recovered from the site were analyzed from a taphonomical point of view to correlate with these data. However, the studied sample did not provide conclusive results, as no bone showed traces of intentional hominin activities. The possibility that birds were processed outside the cave and the chance that new remains could be found in the non-excavated area of the site were some of the hypotheses proposed (Rufà et al. 2016a). Similar statements arise at Abri du Maras (MIS 4), where residues of the feathers of Accipitriformes and Anseriformes, as well as leporid hair and possible fish scales, were suggested on stone tools. In the case of leporids, their processing was confirmed by the presence of cut marks on hare and rabbit bones (Hardy et al. 2013). Mandrin Cave (MIS 3) also yields evidence of small game on hare remains, but it is best known for the finding of a cut-marked raptor talon that could have been used as an ornament (Romandini et al. 2014). Also, based on statistics, Mourer-Chauviré (1972) argues that birds were introduced by hominids at the Mousterian levels of Grotte de l'Hortus. However, these data based on anatomical profiles have been criticized and, therefore, should be viewed with caution, since no other elements suggest direct anthropogenic activities on bird bones. Within the region, other studies were carried out on avian remains, such as those at Abri des Pêcheurs (MIS

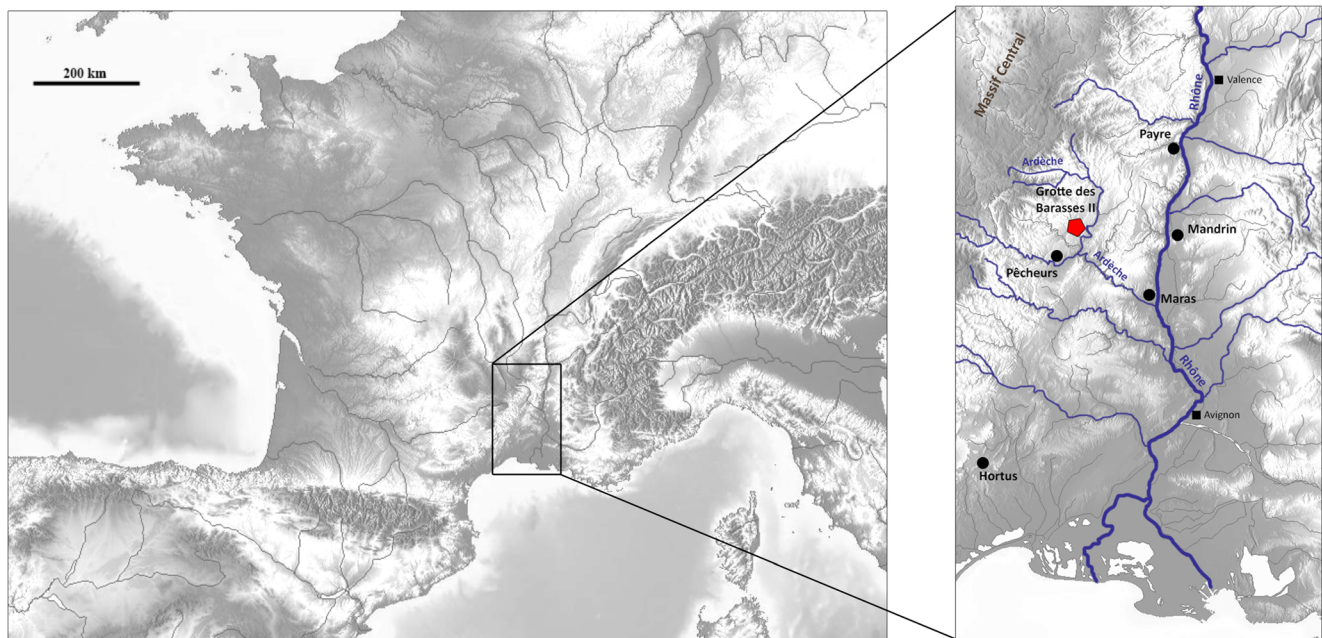


Fig. 1 Situation of Grotte des Barasses II, together with the location of other archaeological sites with the presence of studied avifaunal assemblages in the Rhône valley

6/5–3), but they do not seem to present human damage, as mammalian carnivores and raptors were established as the main accumulator agents (Rufà et al. 2016a). To complement all these data, the avifaunal record from Grotte des Barasses II has now been studied. The main objectives of the study are (1) to establish which agents took part in the accumulation, (2) to contribute to the general understanding of the site's formation, and (3) to provide new data for the general discussion on small prey processing within the region.

Site presentation

The archaeological site of Grotte des Barasses II is situated in the Ardèche region, at the Balazuc commune. It is a south-facing small cave opened in a steep limestone area, at 55 m over the actual level of the Ardèche river (Fig. 1). This high and narrow cavity develops an ogive morphology that is presently around 12-m-long, 3.5-m-wide, and 7-m-high, oriented north–south.

The site was discovered by P. Mouyon and H. Saumade in 1960 and excavated during the same decade by J. Combier and J. L. Porte, who performed three surveys. In 2011, a team coordinated by C. Daujeard, who expanded the ancient excavation, began work.

The known infilling sequence is composed of a 2.65-m bedded silty deposit including weathering clasts from the Kimmeridgian bedrock. The average slope is around 2° towards the entrance opening. Three main lithostratigraphic assemblages can be distinguished, in turn, divided into eight stratigraphic units (Fig. 2): The upper assemblage (1),

composed of the stratigraphic units 1 to 4, is characterized by brown-colored silts with altered elements by phosphatization. The middle assemblage (2) is composed of the single stratigraphic unit 5, nearly archaeologically sterile. It is an overlapping of different silty and sandy runoff deposits of brown and yellowish colors. The lower assemblage (3), which includes units 6 to 8, is more stony and defined by a brown-yellowish silty sediment with weakly altered limestone elements. Unit 8, explored on a small volume, is cemented by secondary carbonates. Unit 1 forms the surface level, considered scrambled. The upper assemblage has been dated by ESR/U-series, providing a chronology from 48 ± 5 to 61 ± 5 ka. For the lowest sequence, a dating of 111 ± 13 ka was obtained (Richard et al. 2015).

According to the paleoecological data, two phases can be discerned. A colder episode coincides with the formation of the lower assemblage—around MIS 5. It was characterized by the presence of stepped vegetation and a rigorous environment, combined with the presence of forest patches. During the formation of the upper assemblage—around MIS 4–3—the climate would have been less severe, showing a reduction of taxa from rigorous environments and their replacement by temperate and wooded biotopes (Daujeard et al. 2014; Foury et al. 2016).

The archaeological record includes the presence of both lithic and faunal remains. The lithic assemblage presents diversity of matrices and knapping products. The *chaîne opératoire* is incomplete, mainly composed of flakes produced by the Levallois technique. Silex is the predominant raw material, although basalt and other volcanic rocks can be found, especially in the lower assemblage (Daujeard 2008; Daujeard et al. 2014). The faunal assemblage consists of a wide variety of species: horse (*Equus* sp.), reindeer (*Rangifer tarandus*), red

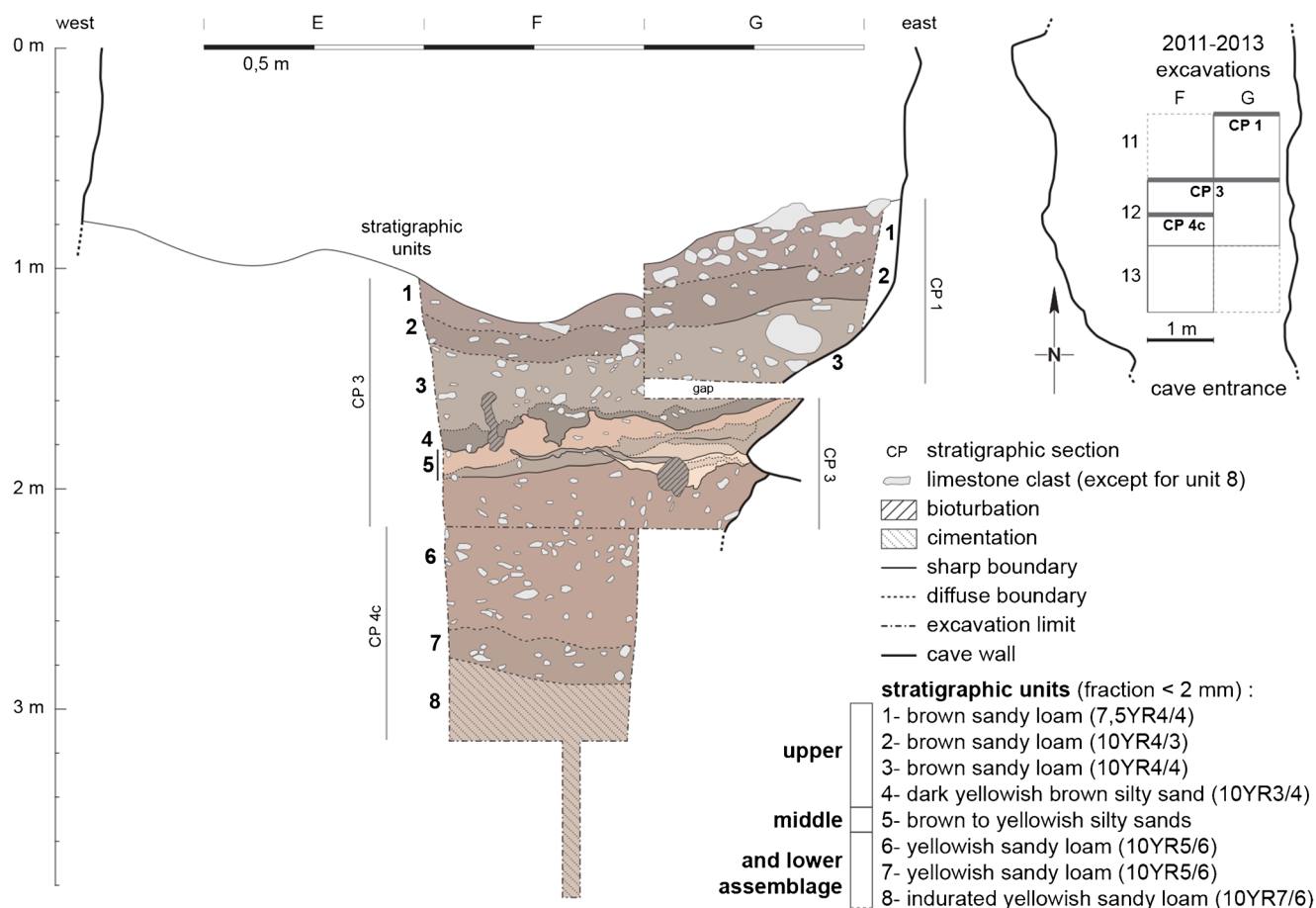


Fig. 2 Transversal stratigraphic section of the infilling

deer (*Cervus elaphus*), bovids (*Bos/Bison*), ibex (*Capra ibex*), chamois (*Rupicapra rupicapra*), cave bear (*Ursus spelaeus*), brown bear (*Ursus arctos*), wolf (*Canis lupus*), red fox (*Vulpes vulpes*), panther (*Panthera pardus*), wildcat (*Felis silvestris*), mustelids (*Martes* and *Mustela*), leporids (*Oryctolagus cuniculus* and *Lepus europaeus*), and castor (*Castor fiber*). A great number of fish, amphibian, reptile, and bird remains have been found, particularly coming from the lower assemblage. However, the ibex is the most common species all along the sequence. They were introduced into the cave by natural death or due to exogenous inputs. In fact, hominins, carnivores, and caprids frequented the cavity, which would have been used as a refuge. Carnivore damage, which is more significant than that produced by hominins, is attested in the whole sequence. Hominin activity is important in the lower assemblage, but still be less prominent than carnivore damage. This all points to the fact that hominins and carnivores alternated their use of the cave, where the former would have performed bivouac occupations (Daujeard 2008; Le Pape 2012; Daujeard et al. 2014). As a result of possible hominid activity, a rubefied layer has been detected between stratigraphic units 4 and 5. Charcoal, burnt silex, and bones are related to this possible structure.

Materials and methods

For the present study, the avian specimens recovered from the new excavation fieldworks at Grotte des Barasses II (seasons 2011 to 2013) were analyzed. Some of the remains were collected manually during the excavation, with a 3D location system. Others were recovered during the process of sediment sieving, using a superimposed mesh from 2 to 1 mm thick. Initially, 325 avian specimens were collected. However, some were excluded from the analysis because they were found out of context or they could not be surely included in one of the two main assemblages ($n = 40$). Additionally, three more remains, corresponding to the stratigraphic unit 1 ($n = 1$) and the middle assemblage ($n = 2$), were excluded from the analysis due to their low significance. So, only the elements that could be clearly attributed to the upper or the lower assemblages were considered.

Despite subdivisions by existing stratigraphic units, lithostratigraphic divisions were used for this work (upper assemblage and lower assemblage), since the number of avian bones was not big enough to consider the smaller stratigraphic units and also because these two assemblages show a homogeneity taking into account sedimentology, dating, and archeological elements.

A preliminary taxonomical identification was conducted by one of us (T.R.) on some of the remains (2011–2012 field-works). A small part of the bird remains (10 remains coming from the lower and the upper part of the sequence) were also preliminary taphonomically analyzed. They indicated the presence of tooth marks made by a small carnivore, potentially red fox or mustelids (Le Pape 2012; Daujeard et al. 2014). Recently, all the specimens, including those from 2013, were reviewed both taphonomically and taxonomically with the help of osteological collections, as well as specialized atlases of birds (Woelfle 1967; Erbersdobler 1968; Griesbach 1972; Cohen and Serjeantson 1996; Tomek and Bochenski 2000; Bochenski and Tomek 2009). For the determination of some Phasianidae and Corvidae specimens, morphometric parameters were used, following the criteria established by Griesbach (1972) and Tomek and Bochenski (2000). Even though some remains have been identified at the species level, other specimens could only be categorized by their genus, family, or order. Taxonomical distinctions have been used for general counting (e.g., minimum number of elements (MNE), minimum number of individuals (MNI)). However, the general valuation of the avian record at Grotte des Barasses II has been carried out considering large family categories (in which the species identified are included) and orders, when family attribution was not possible due to the scarcity of elements composing the studied assemblages (upper and lower). Bones with no family or order category have been classified by their size, in accordance with the bird spectrum at the site: large-sized birds (e.g., black grouse) and medium-sized birds (e.g., rock partridge).

By the identification of the degree of ossification of cortical tissues and ends, adult and immature individuals have been distinguished (Hargrave 1970; Lefevre and Pasquet 1994). All the remains have been quantified by each taxon to have a number of identified specimens (NISP). The age profiles and the repeated anatomical portions were used to compute the MNE. Including the laterality, the MNI was obtained. An estimation of skeletal survival rate can be assessed using the relative abundance (RA%) of skeletal elements. This considers the number of preserved elements in the assemblage in relation to the elements expected to be found (Brain 1981; Lyman 1994).

To assess other possible biases in the anatomical representation, wing to leg ratio (Ericson 1987; Livingston 1989; Lefèvre and Laroulandie 2014), core to limb ratio (Bramwell et al. 1987; Bochenski 2005), and proximal to distal ratio (Bochenski and Nekrasov 2001) have been calculated when possible. Wing to leg ratio is the result of dividing the total wing bones (humerus, ulna, and carpometacarpus) by the sum of the wing and leg elements (femur, tibiotarsus, and tarsometatarsus). To compute the core to limb elements, it is necessary to divide the total core elements (sternum, coracoides, pelvis, and scapula) by the sum of the core and limb elements (humerus, femur, radius, ulna, tibiotarsus, carpometacarpus,

and tarsometatarsus). The proximal to distal ratio can be obtained by dividing the total proximal specimens (scapula, coracoides, humerus, femur, and tibiotarsus) by the sum of the proximal and distal remains (ulna, radius, carpometacarpus, and tarsometatarsus). All these ratios are expressed as a percentage. By themselves, they are not sufficient to identify one origin or another for archeological assemblages, but they could provide clues that, when combined with the taphonomical modifications observed on the remains, will help to infer possible accumulator agents. These ratios have been computed considering each assemblage as a whole. Moreover, in order to see if significant differences exist among each group of birds, the ratios have also been computed for the main bird categories when possible. To see if the ratios have similar distribution, Kolmogorov-Smirnov test (KS test) was computed for each group of birds and each ratio in the lower assemblage.

Apart from the anatomical representation, the completeness of the assemblage has been considered. The degree of fragmentation has been classified following Bochenski (2005), who established three main groups: heavily fragmented (<30% complete), intermediate (30–60% complete), and low (>60% complete). When possible, fractures were classified as fresh (smooth edges and oblique angles) or dry (transverse and straight rough edges) (Steadman et al. 2002; Laroulandie and Lefèvre 2014).

For the taphonomical analysis, a stereo microscope Euromex with magnification up to 45 was used. Among possible hominin-induced damage, thermoalterations related to fire exposure were detected and classified on a six-point scale (0–5), where 0 means “no damage/coloration” and 5 “white/char” (Stiner et al. 1995; Blasco and Fernández-Peris 2009).

Carnivore modifications were well observed on avian specimens. Tooth marks (pits, punctures, scores, and notches) were the most important modifications. Scores were described as elongated modifications with rounded cross section. They can be related to cubs when they present sharp morphologies, but they do not present V-shaped sections or microstriations as those found in cut marks. Pits and punctures were recorded as circular depressions or holes on bones, and they were distinguished from irregular and/or triangular holes typical of raptor modifications (Laroulandie 2002; Bochenski et al. 2009). When pits are situated close to the edge of bones, they usually cause the collapse of the cortical tissue, producing notches with rounded morphologies. The presence of crenulated edges was recorded. Chemical damage as a result of digestive processes was also attested on some of the specimens. Five degrees of damage were established, following Andrew’s (1990) criteria: 0 (no digestion), 1 (light), 2 (moderate), 3 (strong), and 4 (extreme).

Among post-depositional modifications, trampling was observed in the form of dispersed striae with no defined direction. Fissures related to humidity and temperature changes in

the sediment matrix were evaluated and compared with the stages of fissuration stated by Behrensmeyer (1978) for weathering, from 0 (no damage) to 5 (extreme exfoliation with nearly complete destruction of the bone). Colorations related to oxides were recorded, as well as their distribution (isolated patches, dispersed along the bone or massive concentrations).

Data presentation: the bird bone assemblages

A total of 282 avian specimens were included in the current analysis. Most of the remains belonged to the lower assemblage ($n = 249$), followed distantly by the upper assemblage ($n = 33$). As mentioned above, the low frequencies presented in stratigraphic unit 1 and the middle assemblage preclude possible interpretations. So, they were excluded from the general evaluation of the site.

Taxonomic and skeletal representation

As stated above, 33 remains composed the upper assemblage, corresponding to at least 12 adult individuals. From the 249 avian specimens of the lower assemblage, 178 have a taxonomic categorization. They compose a total of at least 36 individuals. All of them are adults, with the exception of an immature individual with no taxonomic attribution and categorized in the medium-sized group.

In general, three main family groups stand out in both the upper and the lower assemblages, especially in the latter: Columbidae, Phasianidae, and Corvidae (Table 1). While it is true that Corvidae greatly exceed the others in the upper assemblage (60.6% NISP), representing half of the total NMI, equilibrium between the three categories can be observed in the lower assemblage (NISP Columbidae 20.5%, NISP Phasianidae 16.1%, NISP Corvidae 18.1%). Regarding these three main families, it should be remembered that the Phasianidae group includes a wider variety of identified species than the others (*Coturnix coturnix*, *Alectoris graeca*, *Perdix perdix*, *Lagopus lagopus*, *Lagopus mutus*, *Tetrao tetrix*, and other undetermined phasianids). The Columbidae group is only composed of the taxon *Columba livia/oenas*, and the Corvidae category includes *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, the remains included in *Pyrrhocorax* sp. and undetermined Corvidae. In that sense, it is not strange to see that, despite the fact that the Phasianidae group has NISP values similar to those of other families, the MNI is higher (Phasianidae 38.9%, Corvidae 19.4%, and Columbidae 13.9%). Small Passeriformes are also numerous (Table 1), but we should take into account that some of the remains included in this group might belong to different species that could not be identified.

Regarding the anatomical representation (Table 2, Fig. 3), RA% provides information about the real representation

considering the bones expected to be found. In the upper assemblage, just a few bones are preserved, mainly corresponding to limb elements. Corvidae is the family that presents a wider variety of elements. Cranial and axial skeleton as well as basipodials are completely absent in all the categories. In the case of pectoral girdle, it is rendered by just one coracoides of Corvidae (8.3% rendered). Ulna is the best preserved, with 50% of the representation in Corvidae (MNE = 6). Carpometacarpus is important not only in Corvidae but also among Phasianidae, where it is the best represented element. In both cases, it is 33.3% represented (four and two elements, respectively). Appendicular elements are better rendered in the medium-sized category (MNE = 5), but their abundance is arguable, because they compose less than 20% of the elements expected to be found. We should take into account that some of the remains included in the medium-sized category may correspond to elements from one of the species identified at the site. Unfortunately, they are elements difficult to associate with one taxon.

For the lower assemblage, the anatomical profile is more diverse. As in the preceding assemblage, cranial skeleton and basipodials are totally non-existent. Axial skeleton is present but only rendered in the medium-sized group (10 vertebrae and one rib). So, even though they are present, their percentages are always below 15%. The pectoral girdle is well represented by the presence of coracoides, especially important in Columbidae (MNE = 7; 70% present), where this element is the best represented. They are also present in the other main groups, but to a lesser degree (four elements for Phasianidae and two for Corvidae), where coracoides are 14.3% represented. In Anatidae, coracoides also stand out. They are 50% represented, but this is due to the low number of total remains recovered from this group (one element). Scapulae are also present in Columbidae (MNE = 4; 40%), Corvidae (MNE = 2; 14.3%), and small Passeriformes (MNE = 2; 20%) groups.

Following the same trend as that in the upper assemblage, long bones are the most abundant in the lower assemblage and well represented in the three main taxonomic categories. Humeri are common not only in Columbidae (MNE = 6; 60%) but also in Corvidae (MNE = 6; 42.9%) and small Passeriformes (MNE = 7; 70%) categories. In the last group, they are the most significant element. Femora do not stand out and are always under-represented. Among zeugopodials, ulnae are especially important in Corvidae, where they are the main element present (MNE = 9; 64.3%). They are also important in Columbidae (MNE = 4) and small Passeriformes (MNE = 4), represented in 40% of cases. In the medium Passeriformes group, ulnae are 100% present, despite the low number of specimens (MNE = 2). Tibiotarsus are well represented in Columbidae and small Passeriformes (MNE = 5; 50%). Metapodials deserve special attention. Carpometacarpus stand out in Columbidae and small

Table 1 The number of identified specimens (NISP), minimum number of elements (MNE), and minimum number of individuals (MNI) at Grotte des Barasses II

Taxa	Upper			Lower		
	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI
Anseriformes				2	2	1
				1	1	1
Columbiformes	1	1	1	51	39	5
Galliformes	1	1	1	2	2	1
				7	7	2
				8	8	3
				1	1	1
				10	10	3
				1	1	1
	1	1	1	9	8	2
	1	1	1	2	2	1
	1	1	1	3	3	1
Passeriformes	7	7	2	18	15	3
	6	5	1	9	9	2
	7	7	3	18	16	2
	1	1	1			
				3	3	1
				33	26	5
			–	5	5	–
	7	7	–	66	61	1 imm
Total	33	32	12	249	219	36

Imm immature, *Indet* indeterminate

Passeriformes categories (MNE = 5; 50%). Tarsometatarsi are more than 30% represented in the main categories. They are the best rendered element among Phasianidae (MNE = 11; 39.3%), but more important considering their relative representation in Corvidae (MNE = 6; 42.9%) or small Passeriformes (MNE = 4; 40%). Acropodials only have taxonomical attribution in the case of two wing phalanges, corresponding to Corvidae. The remainders were included in the medium-sized category. This group shows the presence of nearly all the anatomical elements of the avian skeleton, particularly from the axial portion and acropodials. Those are elements difficult to categorize that could complement the ones missed for other taxa.

The anatomical representation can also be estimated by the computation of different ratios: wing to leg, core to limb, and proximal to distal. Because no substantial differences can be discerned among the main species represented and owing to the small number of elements in some categories, the mentioned ratios have been computed without taxon distinction, considering each ensemble as a whole. Ratios have also been calculated for categories with a larger number of specimens; otherwise, in some cases, the evaluation would not be possible. Wing to leg ratio (Table 3) provides values of 72% (upper assemblage) and 59% (lower assemblage). This supposes a predominance of wing over leg bones. In the case of the lower assemblage, this

supremacy is even more important among Columbiformes (69.7%) and small Passeriformes (69%). KS tests allow proving if any significant differences exist between bird categories or units. The *p* values oscillate between 0.84382 and 0.097027. The values are never under 0.05, which means that there are no significant differences between the ratios.

For the core to limb ratio, the values are always low, indicating an important predominance of limb elements (3.4% in the upper assemblage and 16.5% for the lower). This unevenness is clearly reflected in the Corvidae family, where limb elements prevail in the upper (core/limb = 5%) and in the lower (core/limb = 9.3%) assemblages. Concerning proximal to distal proportion, distal elements stand out in the upper assemblage (25%) due to the abundance of ulnae and the absence of femora. The lower assemblage, however, presents more equitable proportions in its general proximal/distal ratio (52.9%).

Fragmentation

Fragmentation is a very common phenomenon at Grotte des Barasses II. Only 21.2% (*n* = 7) of the bones from the upper assemblage and 21.3% (*n* = 53) from the lower assemblage were complete. In the upper assemblage, a carpometacarpus was recovered complete (33.4%), as well as 100% of phalanges. In the lower assemblage, 100% of phalanges, 100% of

Table 2 MNE of the upper and the lower assemblages of Grotte des Barasses II, by anatomical elements

Upper															
Taxa	Vert	Rib	Furc	Corac	Stem	Scap	Sacr	Hum	Fem	Ra	Ul	Tib	Cmc	Tmt	Phx
Columbidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
Phasianidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	2	–	–
Galliformes indet.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
Corvidae	–	–	–	1	–	–	–	2	–	2	6	2	4	2	–
Hirundinidae	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
Medium-sized birds	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	5
Total	–	–	–	1	–	–	–	3	–	2	8	3	6	4	5
Lower															
Taxa	Vert	Rib	Furc	Corac	Stem	Scap	Sacr	Hum	Fem	Ra	Ul	Tib	Cmc	Tmt	Phx
Anatidae sp.	–	–	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
Anseriformes indet.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Columbidae	–	–	–	7	–	4	–	6	1	4	4	5	5	3	–
Phasianidae	–	–	–	4	–	–	–	3	2	–	7	6	6	11	–
Galliformes indet.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	2	–
Corvidae	–	–	–	2	–	2	–	6	2	1	9	6	4	6	2
Median Passeriformes	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	2	–	–	–	–
Small Passeriformes	–	–	–	1	–	2	–	7	–	1	4	2	5	4	–
Large-sized birds	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5
Medium-sized birds	10	1	3	2	2	1	1	2	1	2	2	2	1	4	24
Total	10	1	3	17	2	9	1	26	6	10	28	21	21	30	31

Vert vertebra, Furc furcula, Corac coracoides, Stern sternum, Scap scapula, Sacr sacrum, Hum humerus, Fem femur, Ra radius, Ul ulna, Tib tibiotarsus, Cmc carpometacarpus, Tmt tarsometatarsus, Phx phalanx

ribs, and 70% of vertebras were complete. The rest of the elements were occasionally found complete, but on less than 18% of occasions. Coracoides were the most frequent fragmented elements at 4.8% complete. A significant number of fragments were part of long bones. Proximal ends and midshafts were the most preserved portions in all cases. Distal ends were less frequent at less than 15.5% of the fragments in the upper and less than 7.2% of fragments from the lower assemblage.

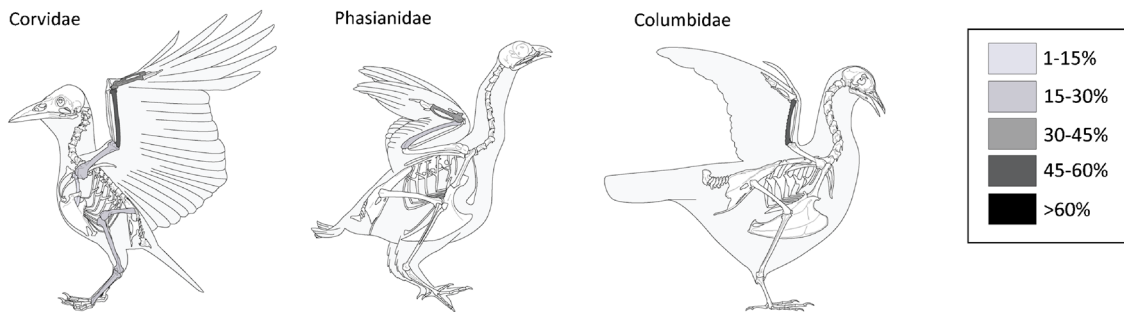
Additionally, in regard to possible fragmentation patterns, fracture edges could be analyzed on 23 and 102 bones from the upper and lower assemblages, respectively. Thus, 82.6% (upper) and 64.7% (lower) of the analyzed remains were broken when they were still fresh. This means that a total of 17.4 and 35.3% of the considered remains of the upper and lower assemblages (respectively) were broken when the bone had lost all its collagen. These relatively high values are not strange, considering that post-depositional alterations, such as weathering, are common at Grotte des Barasses II and could favor bone breakage. It is not possible to associate fresh bone breakage exclusively to one specific agent, as no other diagnostic features can be related to that. Occasionally, fresh fractures are combined with predator damage, but it is not always the case.

Hominid and carnivore damage

Predator damage (produced by mammalian carnivores and/or raptors) was the most important alteration observed on bird bones from Grotte des Barasses II. Carnivore-induced damage was common in both the upper (27.3%) and lower (30.1%) assemblages, with modifications on 9 and 75 remains, respectively (Fig. 4). The trait involved the single bone specimen of Columbidae, Hirundinidae, and undetermined Galliformes, and six corvid remains from the upper sequence. Carnivore modifications also affected 100% of Anseriformes and Anatidae ($n = 3$), 45.1% of Columbidae ($n = 23$), 37.5% of Phasianidae ($n = 15$), and 28.9% of Corvidae ($n = 13$) in the lower assemblage.

Within carnivore damage, those modifications produced when chewing the bones (mechanical modifications) were distinguished from the alterations produced when bones were ingested (digestive damage). Mechanical modifications such as pits, punctures, scores, notches, and crenulated edges represented 21.2% of the remains in the upper and 22.5% in the lower assemblage. In the lower level, mechanical modifications were occasionally combined with digestive damage. Carnivore tooth marks were mainly located on long bones. In the lower assemblage, they affected 26.8% of humeri,

UPPER ASSEMBLAGE



LOWER ASSEMBLAGE

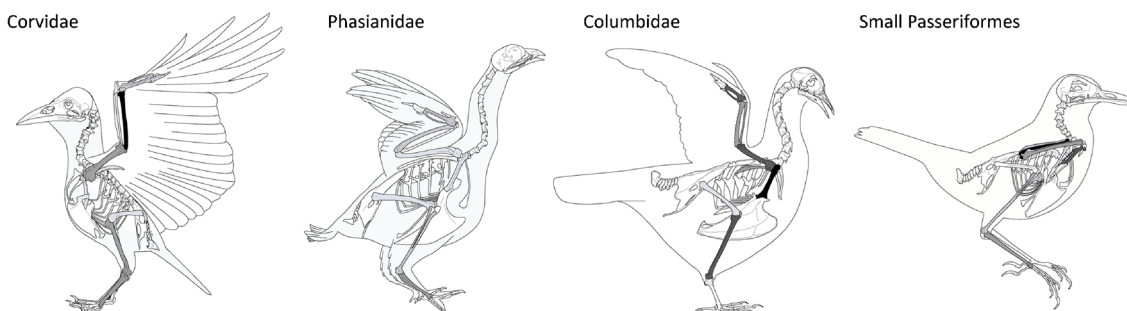


Fig. 3 Percentage of relative abundance (RA%) of the elements represented on the main family groups of Grotte des Barasses II (upper and lower assemblages). Bird skeletons designed by Michel Coutureau

(INRAP), with the collaboration of Véronique Laroulandie and Jean-Hervé Yvinec. © 2004–2015 ArchéoZoo.org

14.3% of ulnae, and 10.7% of coracoides, among others. Although they could be found on the proximal and distal ends, they were preferentially located on the mid-shafts. In the case of scores, they were usually narrow and had a pointed morphology. This could indicate that non-worn teeth produced them, which can be directly correlated to carnivore cubs, which still have sharp teeth.

Digestive damage is present in two remains from the upper (6.1%) and 23 bones from the lower assemblage (9.2%).

Degrees 1 and 2 of digestive corrosion are present in the upper, while whole remains from the lower sequence were slightly digested (degree 1). In the latter assemblage, 30.4% of corrosions were on tibiotarsus, followed by ulnae (26.1%), coracoides, (13%), and vertebrae (8.7%), and they could be observed in the three main bird groups (Phasianidae, Columbidae, and Corvidae), as well as on undetermined taxa.

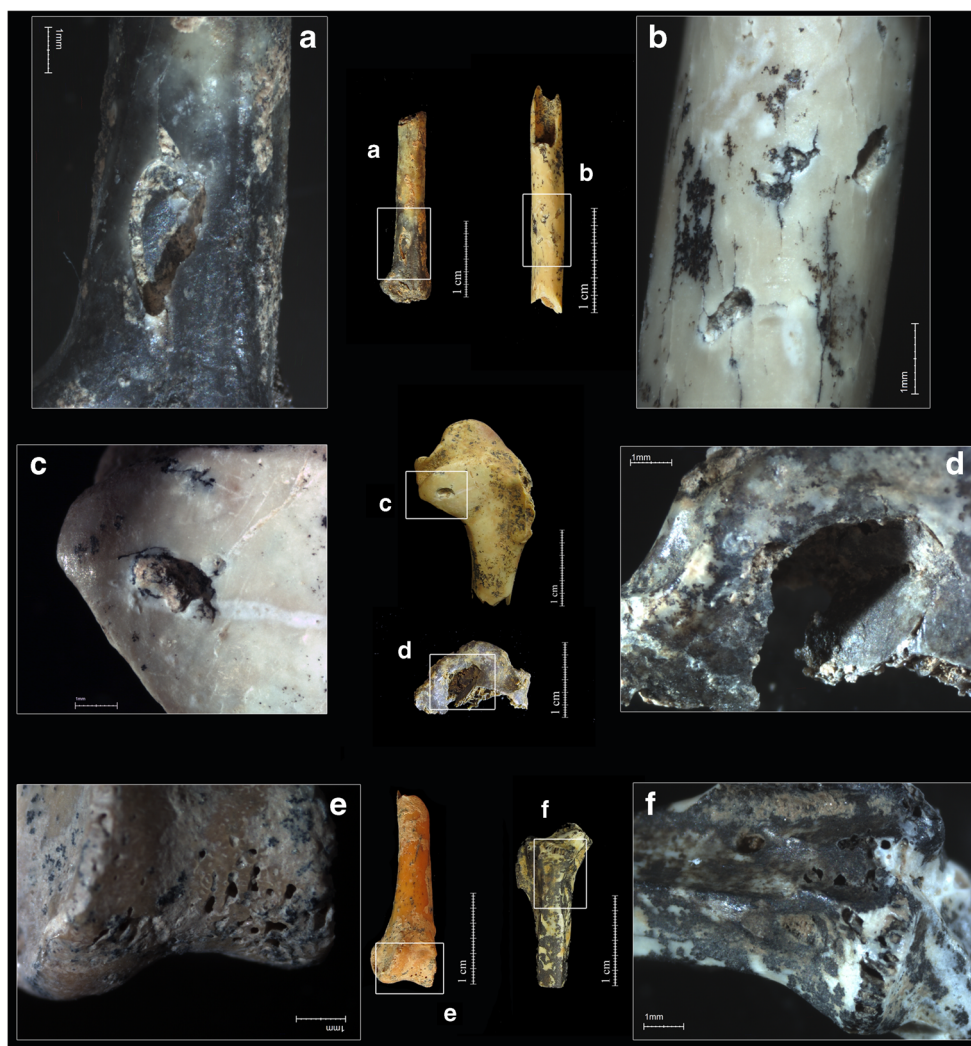
Apart from carnivores, possible anthropogenic activity was attested on one specimen from the lower sequence. It was a

Table 3 NISP values for wing, leg, core, limb, proximal, and distal elements and their ratios

	Taxa	Wing	Leg	Ratio	Core	Limb	Ratio	Prox	Dist	Ratio
Upper	Columbidae	1	0	–	0	1	–	0	1	–
	Phasianidae	3	0	–	0	3	–	0	3	–
	Corvidae	13	4	76.5	1	19	5.0	5	15	25.0
	General	18	7	72.0	1	27	3.4	7	21	25.0
Lower	Columbidae	23	10	69.7	13	38	25.5	27	24	52.9
	Phasianidae	16	20	44.4	4	36	10.0	15	25	37.5
	Corvidae	24	14	63.2	4	39	9.3	21	22	48.8
	Small Passeriformes	20	9	69.0	3	30	9.1	13	20	39.4
	General	92	64	59.0	33	167	16.5	91	106	46.2

Wing/leg, core/limb, and proximal/distal ratios computed for the whole upper and lower assemblages and specifically for the main family groups in the site, expressed as a percentage. Those categories with low number of specimens were excluded for this calculation. “–” means that the data is not enough to compute a reliable ratio (Columbidae and Phasianidae)

Fig. 4 Mechanical modifications (a, b, c, d) and digestive damage (e, f) present on the assemblages of Barasses II. **a** Left ulna *Corvidae* indet. **b** Tibiotarsus medium-sized aves. **c** Left humerus *Columba livia/oenas*. **d** Right humerus *Pyrhocorax* sp. **e** Right tibiotarsus *Perdix perdix*. **f** Right tarsometatarsus *Alectoris graeca*



medium-sized radius with brown coloration (degree 2) associated with burnt damage. However, no other modifications related to hominins could be associated with this bone.

Post-depositional modifications

In general terms, bird bones recovered from Barasses II seem to be preserved in good condition. Nonetheless, some of them presented post-depositional modifications. Manganese was the most common, affecting nearly 100% of the assemblage (100% of the upper and 98.4% of the lower assemblage). It was usually dispersed along the bone, but rarely covering the whole surface.

Fissures related to humidity and/or temperature changes were attested in both assemblages, affecting 45.5% ($n = 15$) of the specimens in the upper and 16.9% of the total lower sequence remains ($n = 42$). Trampling, which occurs as result of the friction of bones with the sediment when stepped on, was another modification found in the upper and lower

assemblage, but it only affected 6.1% ($n = 2$) and 7.6% ($n = 19$) of the remains, respectively.

Discussion: the origin of the avian accumulation

Assessing the origin of the bird accumulations in the upper and the lower assemblages of Grotte des Barasses II entails some difficulties, especially considering the low number of recovered remains. Although we are aware that one should be cautious in making inferences from small samples, some interesting approaches can be considered. From an ecological approach, pigeons (*Columba livia/oenas*) and choughs (*Pyrhocorax pyrhocorax*), which are predominant species at the site, can nest in caves and die naturally inside. The possibility that this happened at Grotte des Barasses II is not totally ruled out, despite most of the bones from these species present signs of predation. It could have happened that some birds died in situ and, after that, small predators scavenged them. However, this hypothesis could not be applied for other

species such as phasianids that usually nest on the soil in herbaceous or rocky open areas depending on the species, and therefore, their presence in caves could not be related to natural deaths. This can be reliably applied to other groups such as Anatidae, which are expected to live in the vicinity of water sources, and their natural deaths can be a priori discarded at Grotte des Barasses II. Likewise, in a natural accumulation, we should expect to find a balance between wing and leg bones, because predators do not intervene with the remains. Nonetheless, differential conservation of bones due to bone density has to be taken into account, as the density of some specific parts could not be equal (Higgins 1999; Dirrigl 2001; Broughton et al. 2007). As a result of this, the survival of each skeletal element will depend on its density (Ericson 1987). Different studies have been carried out in that sense. Livingston (1989) and Cruz (2005) pointed out the importance of functional anatomy in relation to bone preservation. Bovy (2002) also supported this argument. They all argued that the anatomical representation may not be related to the accumulator agents involved, but rather to the development of certain anatomical parts that will be denser and better preserved, directly linked to their modes of locomotion. Therefore, in accumulations with predominance of flying birds, wing bones will be more likely to be preserved than leg bones (Cruz 2005). Nonetheless, the intervention of other inputs, such as carnivores or other cultural variables, could complicate possible interpretations (e.g., Bovy 2012). Additionally to that, it should be considered that some bones are easily identifiable, while other elements from the same individuals could pass unnoticed due to their high breakage. It would also alter the final values of representation. Furthermore, in ideal conditions, skeletons should be complete and in anatomical or semi-anatomical connection. This scenario does not seem to occur in Grotte des Barasses II assemblages. While it is true that it is quite rare to find anatomical connections due to post-depositional causes or disrupting phenomena, these arguments do not seem to explain the large biases regarding skeletal representation.

Another possible explanation for bone loss could be weathering. According to Behrensmeyer et al. (2003) and Cruz (2008), avian bones tend to weather faster than mammalian bones owing to their thin cortical bone. As a consequence, they also degrade quickly after stage 2 of exposition. This pattern may fit with Grotte des Barasses II assemblages, especially the upper, if fissuration is understood as a result of weathering processes. However, all the fissures observed at Barasses II would be limited to stages 1 and 2 of weathering, and more advanced stages should be found in the assemblages to reinforce this idea. In the lower sequence, where cracking is not so evident when talking about the number of affected remains, this hypothesis is even less solid. In addition, weathering damage does not explain the absence of some of the bones that should be preserved in the assemblage, such as

femora. So, another explanation should be explored, at least to complement bone loss as a result of exposure.

Once having discarded natural death as a possible explanation, predatory activities are the most probable origin of Grotte des Barasses II accumulations. In order to infer possible predators, the patterns obtained from the anatomical representation and the superficial and structural damage may help (Table 4). Some birds of prey (nocturnal raptors for pellets and diurnal raptors for non-ingested remains) usually show a proportion of wings to legs similar to those at Grotte des Barasses II (Baales 1992; Bochenski et al. 1993, 1997, 1998, 1999, 2009; Bochenski and Tomek 1994, 1997; Mlikovsky 1996; Bochenski 1997; Laroulandie 2000, 2002; Lloveras et al. 2014a,b). Even though mammalian carnivores present the opposite pattern, with a predominance of legs over wings (Laroulandie 2000; Mallye et al. 2008; Rodríguez-Hidalgo et al. 2016), there are cases of mammalian carnivore accumulations where a higher presence of wings can be observed. This is the case with the den of foxes studied by Monchot and Gendron (2011). What seems clear is that this ratio is not usual for the ingested remains of diurnal raptors (Bochenski et al. 1997, 1998; Lloveras et al. 2014b) and, according to Ericson (1987), neither for hominins, who should present a higher proportion of leg elements (for their high meat content). Core to limb and proximal to distal ratios do not provide further clues. The abundance of limb elements over those from the core is frequent among both diurnal and nocturnal raptors, as well as mammalian carnivores. However, the predominance of distal elements is not common and only typical of Bonelli's eagle ingested remains (Lloveras et al. 2014b). Thus, anatomical representation does not provide helpful data to infer possible accumulators.

According to the degree of fragmentation on the site, the percentage of total elements preserved complete is low. Consistent with the categories marked by Bochenski (2005), this group corresponds to the pellets of diurnal birds of prey. Nonetheless, Laroulandie (2000) also highlights the intense fragmentation produced by mammalian carnivores such as genet, which probably should be included in the same group. According to Monchot and Gendron (2011), the percentage of bones broken by foxes is less pronounced (around 48% complete). Nonetheless, the fragmentation of the specimens could be more pronounced due to post-depositional processes, such as weathering. Therefore, this data should be considered with caution.

Carnivore gnawing can be recognized at Grotte des Barasses II. This could be related to mammalian carnivore intervention on the assemblage, although other predator inputs could not be discarded. The reference framework of avian specimens altered by mammalian carnivores is limited and not in-depth. With respect to leporid remains, more literature exists (e.g., Payne and Munson 1985; Schmitt and Juell 1994;

Table 4 Patterns of avifaunal accumulations originated by different non-hominid predators

Predator	Accumulation	Complete elements	Wing/leg	Core/limb	Proximal/distal	% Mechanical modifications	Digestion	References
Nocturnal birds of prey								
Eagle owl	Ingested	Moderate	w ≥ l	c < li	p > d	19.6	Light–moderate	Bochenski et al. (1993), Bochenski and Nekrasov (2001), Bochenski and Tomek (1997), Laroulandie (2000, 2002)
Tawny owl	Ingested	Moderate	w > l	c < li	p > d	–	Light–moderate	Bochenski et al. (1993), Bochenski and Tomek (1997)
Diurnal birds of prey								
Long-eared owl	Ingested	Moderate	w = l	c < li	p > d	–	Light	Bochenski and Tomek (1994, 1997)
Gyrfalcon	Ingested	Low	w = l	c < li	p = d	–	Intense	Bochenski et al. (1998)
Peregrine falcon	Non-ingested	High	w > l	c < li	p > d	0.2	Absent	Bochenski and Tomberg (2003)
Imperial eagle	Non-ingested	High	w > l	c < li	p > d	3.8	Absent	Laroulandie (2000, 2002)
Golden eagle	Ingested	Low	w < l	c < li	p = d	–	Intense	Bochenski et al. (1997)
Egyptian vulture	Non-ingested	High	w > l	c < li	p > d	–	Absent	Bochenski et al. (1997)
Bonelli eagle	Non-ingested	High	w > l	c > li	p > d	–	Absent	Bochenski et al. (1999)
White-tailed eagle	Non-ingested	Moderate	w > l	c > li	p > d	28.3	Light–moderate	Lloveras et al. (2014a)
Mammal carnivores								
Cat	Ingested	Moderate	w < l	c < li	p ≤ d	35.1	Intense–extreme	Lloveras et al. (2014b)
Red fox	Non-ingested	High	w > l	c > li	p ≥ d	1.2	Absent	Lloveras et al. (2014b)
Fox/badger	Non-ingested	High	w > l	c < li	p > d	9.1	Absent	Mlíkovský (1996), Bochenski et al. (2009)
Lynx	Non-ingested	High	w > l	c < li	p > d	–	Absent	Laroulandie (2000)
Genet	Ingested	Low	w > l	c < li	p > d	44	Absent	Monchot and Gendron (2011)
						c.25	x	Mallye et al. (2008)
						4	Absent	Rodríguez-Hidalgo et al. (2016)
						x	Intense	Laroulandie (2000)

w wing, l leg, c core, li limb, p proximal, d distal, ≥ bigger or equal than, ≤ smaller or equal than, > bigger than, < smaller than, = equal, x presence, – no data available

Hockett 1999; Mondini 2000; Hockett and Haws 2002; Cochard 2004; Lloveras et al. 2008, 2012, 2016; Sanchis 2012; Rodríguez-Hidalgo et al. 2013, 2015), but it should be considered that bird bones might act differently from leporid bones, due to their fragility and the thinner cortical tissue they have, which will influence the modifications to which the bones are subject. The percentage of bones with mechanical modifications at the site is far different from the percentage marked by most raptors, with the exception of the Egyptian vulture on its non-ingested remains (Lloveras et al. 2014a) and the Bonelli eagle on its ingested remains (Lloveras et al. 2014b). It could also be compared with the percentage seen with foxes (Monchot and Gendron 2011), which can be responsible for 44% of damage on avian assemblages. Mallye et al. (2008) attempt an approximation to fox and badger burrow accumulations. However, it is not clear which elements were modified by the fox and badger. The percentage of modifications they observed was around 25%, similar to that at Grotte des Barasses II. Analogous percentages are shown on leporid accumulations produced by foxes, where mechanical modifications could vary from 1.7 to 32% (Hockett 1999; Mondini 2000; Hockett and Haws 2002; Cochard 2004; Lloveras et al. 2012; Sanchis 2012). Modifications caused by other predators, such as the lynx, are far different from the percentages at Grotte des Barasses II (Lloveras et al. 2008; Rodríguez-Hidalgo et al. 2013, 2015, 2016). Mechanical modifications by lynxes are low (0.3–4%), as in the case of leporid assemblages produced by wildcats (0–1.2%). According to Laroulandie (2000), felids produce intense mechanical modifications on bones, but any percentage is currently available for avifaunal assemblages. Nonetheless, this predator cannot be totally discarded, as occasional inputs may have produced in some cases. On the basis of existing data, what we could say is that the pattern observed at Grotte des Barasses II seems to be closer to that from foxes and/or badgers, who are usually more persistent and cause wider damage on bones. Since opposite pits and punctures are present, although not frequent, at the site, their morphology precludes the possibility of birds of prey as a causative agent, as their modifications usually present irregular and triangular morphologies. In addition, the narrow and sharp morphology of most of the scores is related to cubs, which do not show dental erosion and have sharp teeth.

Moreover, the presence of small carnivores, and especially foxes, mustelids, and wildcats, is attested in both the upper and lower assemblages, and their activity at the site was attested on larger fauna, such as middle-sized ungulates, and also on a few leporid and a bird remains (Daujeard 2008; Le Pape 2012; Daujeard et al. 2014). So, it is highly probable that small carnivores have intervened on the whole avian assemblage. Foxes, which are the most abundant carnivore in the site and include some juveniles, may be the main culprit. Wildcat should be considered as another possible

accumulator, as it is present in the assemblage. Nevertheless, and despite the limited comparative framework, the characteristics suggested by Lloveras et al. (2016) for leporid accumulations produced by wildcats do not fit with the patterns described at Grotte des Barasses II. Although mustelids (e.g., badger) can also consume prey like the ones at Grotte des Barasses II, they are prone to consume invertebrates (e.g., worms and beetles) when available. They can produce damage on bones if consuming mammals or birds, but, based on the published works, their modifications are usually in the form of scooping-out and gnawing marks similar to those produced by rodents on bone shafts (Young et al. 2015a,b), modifications that have not been observed in the studied sample. Thus, their action on avian specimens is doubtful; even so, it cannot be discarded, as they probably take part in macrofaunal assemblages. It should be taken into account that the neotaphonomic studies on mustelid accumulations are usually related to macrofaunal remains (Young et al. 2015a,b). Only Mallye et al. (2008) attempt to perform small prey studies caused by badger, but no specific description of modifications exclusively produced by badger on avian or other small prey remains has been published up to now.

Digestive damage does not occur at high percentages in any assemblage, if compared with the current values of ingested remains from different predators (Bochenski 2005; Lloveras et al. 2014a,b), who usually present more than 50% of digested elements. Nonetheless, the presence of corroded remains indicates that at least part of the specimens was ingested. Nocturnal birds of prey, such as the eagle owl, would likely be the causative agent (Bochenski et al. 1993; Bochenski and Nekrasov 2001; Bochenski and Tomek 1994, 1997; Laroulandie 2000, 2002). Mammalian carnivores and diurnal birds of prey produce severe damage when ingesting bones, so this kind of intervention is questioned (Bochenski et al. 1997, 1998; Laroulandie 2000; Lloveras et al. 2014b, 2016). The potential nocturnal birds of prey that could prey on birds such as pigeons or partridges are the size of an eagle owl. Moreover, nocturnal raptors seem to account for at least part of the microfaunal specimens at the site (Daujeard et al. 2014; Foury et al. 2016). The ingested avifaunal remains recovered at the site could be understood as part of these accumulations.

In general terms, mammalian carnivores' activity is widely attested on macrofaunal remains of both the upper and the lower assemblages of Grotte des Barasses II. In the lower, anthropogenic activity seems more extensive than in the preceding assemblage, but carnivores, and especially small ones, are still important (Daujeard 2008; Daujeard et al. 2014). Considering avian specimens, possible human activity could be uniquely attested on one burnt remain. However, no fire structure has been observed up to date in the lower assemblage, where the burnt bone was found. The presence of a unique burnt bird specimen cannot be directly associated with human activities, since other external causes or

post-depositional phenomena could have produced this scenario. This, added to the fact that no other anthropogenic damage was observed either on this bone or in the remainder of the bird specimens, precludes any intentional anthropogenic intervention on Grotte des Barasses II avifauna. Contact with non-preserved fire structures and/or cleaning activities could also explain the presence of this burnt bone (de France 2005; Stiner et al. 1995). Additionally, the presence of small Passeriformes in the assemblages, especially the lowest, is not usually associated with anthropogenic activities. Small passerines are rare in human accumulations, since small birds are much more laborious to capture and prepare for consumption due to their small size (Serjeantson 2009). It does not mean that they could not be consumed, but, as has been mentioned, no other bird bone shows traces of hominin activities. So, small passerines would be even less attractive to be processed. What is true is that the absence of birds processed by humans, added to the fact that humans do not impact greatly on larger fauna and the importance of carnivore damage, reinforces the short-term character of human occupations at the site.

Regarding the occupation frequencies and seasonality, the avian record of Grotte des Barasses II does not provide remarkable data. First, the results from avifaunal analyses only confirm the importance of carnivores in the accumulation. Second, the absence of seasonal indicators, such as the presence of immature individuals or long bones with medullary bone content, do not provide information about when the birds were brought into the cave. Only one bone corresponding to an immature individual has been found, but it does not have taxonomic attribution, and therefore, it is of little use. Unfortunately, these absences only imply that predators did not hunt immature individuals, but they could have been present in the region. Additionally, the low number of specimens recovered does not help to provide a true profile of the species represented in the environment. Nonetheless, some species at Grotte des Barasses II provide interesting ecological data. The presence of the willow ptarmigan (*L. lagopus*) and rock ptarmigan (*L. mutus*)—the latter only in the lower assemblage—is indicative of a cold and rigorous environment, which is

consistent with previous microfaunal studies that point to severe conditions for the lower assemblage (Foury et al. 2016).

Overall, in the nearby area of Grotte des Barasses II, other contemporaneous archeological sites show similar conditions. This is the case at Abri des Pêcheurs, which is less than 30 km away. As at Grotte des Barasses II, the site has been interpreted as having hominin bivouac occupations alternated with carnivores. Ibex is the main taxon at the site, sometimes representing anthropogenic activity. Nonetheless, carnivores' (wolves) activity is even higher (Daujeard 2008; Moncel et al. 2010). Concerning avifaunal remains, Abri des Pêcheurs has been interpreted as a mixed contribution of both mammalian carnivores and raptors (Rufà et al. 2016a). There are some notable differences between the sites. Concerning anatomical representation, both sites have a predominance of wing over leg elements, but in the case of the Grotte des Barasses II upper assemblage, this ratio is even more pronounced (Table 5). The fragmentation is also more intense in comparison with the values at sector 2 of Pêcheurs. The same is true of carnivore damage. Mechanical modifications are even more pronounced, and the percentage of digested specimens is quite low when compared to Pêcheurs. This could indicate a higher incidence of mammalian carnivores in the assemblage rather than nocturnal raptors' activity and reinforces the previous statements for the avian assemblages at Grotte des Barasses II. So, even though the present study presents a mixed origin for avian specimens at Grotte des Barasses II, the proportion of each agent's intercession is different. Mammalian carnivore activities—probably from foxes, wildcats, and mustelids—seem to predominate, while nocturnal raptors would present sporadic interventions.

Despite the importance of carnivores at Grotte des Barasses II and Abri des Pêcheurs, there are sites in the Rhône valley with evidence on at least a few remains of avian processing by humans (Mourer-Chauviré 1972; Guennouni 2001; Hardy et al. 2013; Romandini et al. 2014). This can be used as an example of the diversity of Neanderthal behavior. The question that emerges is why hominins do not use avian resources at Grotte des Barasses II, if other examples exist in the region.

Table 5 General characteristics of Grotte des Barasses II and Abri des Pêcheurs assemblages

	Grotte des Barasses II		Abri des Pêcheurs			
	Upper	Lower	S1	S2	S3	S4
Total NR	33	249	126	36	191	374
Wing/leg	w > l	w > l	w > l	w ≈ l	w ≈ l	w ≈ l
Core/limb	c < l	c < l	c < l	c < l	c < l	c < l
Proximal/distal	p < d	p ≈ d	p > d	p > d	p > d	p > d
Completeness (%)	21.2	21.3	38.1	19.4	31.4	38.8
Mechanical modifications (%)	27.3	30.1	11.9	11.1	9.4	9.4
Digestion (%)	6.1	9.2	27.8	16.7	22.0	24.6

w wing, l leg, c core, li limb, p proximal, d distal, > bigger than, < smaller than, ≈ nearly equal than

In our opinion, the fact that something was possible does not always imply that it must have happened—i.e., factors such as environmental availability, group member characteristics, as well as the type of occupation and its duration may influence the taxonomic profile at archeological sites (e.g., Brugal 2000; Morin 2012; Blasco et al. 2013; Laroulandie et al. 2016). Thus, if the human occupation was short term, the archeological record could not express some specific circumstances, such as the occasional bird procurement. Grotte des Barasses II seems to be the result of several short occupations when humans entered sporadically to exploit the carcasses they captured in the nearby area. Hydrographic basins in the Rhône valley are not a barrier to human movements—these basins seem to have been easily penetrable during the Middle Paleolithic period, a circumstance that favored movement throughout the territory, as demonstrated by fauna and raw material procurements (Daujeard et al. 2012).

Conclusions

The Grotte des Barasses II avian accumulation seems to be the result of a mixed contribution, in which various mammalian carnivores and nocturnal raptors took part. On one hand, carnivores such as the red fox are important and may be considered as the main culprit given the abundance of bones from this taxon, as well as the number of remains that could have been altered by them. The presence of juveniles and sharp and narrow scores on bones indicates the existence of cubs at the site, pointing to the use of the cavity as a den. Same considerations could be made to a lesser extent to wildcats, which are present in the cave and could also have been involved in some episode of bird bone modification. The possible intervention of mustelids on bird remains was not ruled out, although the modifications they could produce are not well defined for small prey accumulations.

On the other hand, the existence of slight digestive damage on a small portion of the remains suggests the presence of nocturnal birds of prey, such as the eagle owl, which might occasionally have consumed their prey in the cave. Their presence seems even more sporadic than that of mammalian carnivores. Human-induced damage on avian specimens has been dismissed, at least at this stage of the research, because the unique specimen that may be related to hominid activities could be the consequence of accidental or natural processes linked to fire. The patterns inferred from bird bone assemblages are consistent with the preliminary interpretation of the site, which argues that carnivore inputs play a main role in the accumulation. Despite the marked sporadic character of the human occupation, anthropic damages have been observed on some macrofaunal remains, mostly in the lower unit (Daujeard 2008; Daujeard et al. 2014). It is expected that the

studies still in progress about other aspects of the site would provide new evidence to infer human occupation of the site.

Acknowledgements The fieldworks were supported by the French Ministry of Culture and Communication (Regional Office of Archeology Rhône-Alpes) and the Ardèche Department. This research is part of the collective research program (PCR) “Espaces et subsistance au Paléolithique Moyen dans le Massif central” funded by the Ministry of Culture and Communication, the Région Aquitaine, and local authorities of Haute-Loire and Ardèche. We would like to express our gratitude to Marie-Hélène Moncel and Jean-Paul Raynal for allowing us to collaborate in their collective research project. Anna Rufà is a beneficiary of a pre-doctoral grant FPU (FPU12/00238), financially supported by the Spanish Ministry of Culture, Science, and Sports. This work has also been developed within the framework of the Spanish MICINN projects CGL2015-68604-P and HAR2016-76760-C3-1-P, the Generalitat de Catalunya-AGAUR projects 2014 SGR 900 and 2014/100573, and the SéNeCa Foundation project 19434/PI/14. Also, we want to acknowledge Núria Ibáñez and Lluís García for their help with the identification of some of the avian specimens.

References

- Andrews P (1990) Owls, caves and fossils. University of Chicago Press, London
- Baales M (1992) Accumulations of bones of lagopus in Late Pleistocene sediments. Are they caused by man or animals? *Cranium* 9:17–22
- Behrensmeyer AK (1978) Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4:150–162
- Behrensmeyer AK, Stayton CT, Chapman RE (2003) Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology* 29:52–70
- Blasco R, Fernández Peris J (2009) Middle Pleistocene bird consumption at level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *J Archaeol Sci* 36: 2213–2223
- Blasco R, Fernández Peris J (2012) Small and large game: human use of diverse faunal resources at level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *CR Palevol* 11:265–282
- Blasco R, Blain H-A, Rosell J, Díez JC, Huguet R, Rodríguez J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E (2011) Earliest evidence for human consumption of tortoises in the European Early Pleistocene from Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain. *J Hum Evol* 61:503–509
- Blasco R, Rosell J, Fernández Peris J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E (2013) Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat Sci Rev* 70:124–144
- Blasco R, Finlayson C, Rosell J, Marco AS, Finlayson S, Finlayson G, Negro JJ, Pacheco FG, Vidal JR (2014) The earliest pigeon fanciers. *Sci Rep* 4:5971
- Blasco R, Rosell J, Rufà A, Sánchez Marco A, Finlayson C (2016) Pigeons and choughs, a usual resource for the Neanderthals in Gibraltar. *Quat Int* 421:62–77
- Bochenski ZM (1997) Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by snowy owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. *Acta Zool Cracoviensia* 40:279–292
- Bochenski ZM (2005) Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O’Connor T (ed) *Biosphere to lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, pp 31–45

- Bochenski ZM, Nekrasov AE (2001) The taphonomy of sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zool Cracoviensia* 44:279–292
- Bochenski ZM, Tomek T (1994) Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the long-eared owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zool Cracoviensia* 37:177–190
- Bochenski ZM, Tomek T (1997) Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *Int J Osteoarchaeol* 7:372–387
- Bochenski ZM, Tomek T (2009) A key for the identification of domestic bird bones in Europe: preliminary determination. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Kraków
- Bochenski ZM, Tornberg R (2003) Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the gyrfalcon *Falco rusticolus*. *J Archaeol Sci* 30:1665–1671
- Bochenski ZM, Boev Z, Mitev I, Tomek T (1993) Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the tawny owl (*Strix aluco*) and the eagle owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zool Cracoviensia* 3:313–328
- Bochenski ZM, Korovin V, Nekrasov AE, Tomek T (1997) Fragmentation of bird bones in food remains of imperial eagles (*Aquila heliaca*). *Int J Osteoarchaeol* 7:165–171
- Bochenski ZM, Huhtala K, Jussila P, Pulliainen E, Tornberg R, Tunkkari PS (1998) Damage to bird bones in pellets of gyrfalcon *Falco rusticolus*. *J Archaeol Sci* 25:425–433
- Bochenski ZM, Huhtala K, Sulkava S, Tornberg R (1999) Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8:31–39
- Bochenski ZM, Tomek T, Tornberg R, Wertz K (2009) Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla*, with comments on the punctures made by the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *J Archaeol Sci* 36:122–129
- Bovy KM (2002) Differential avian skeletal part distribution: explaining the abundance of wings. *J Archaeol Sci* 29:965–978
- Bovy KM (2012) Why so many wings? A re-examination of avian skeletal part representation in the south-central Northwest Coast. *USA J Archaeol Sci* 39:2049–2059
- Brain CK (1981) The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. The University of Chicago Press, Chicago/London
- Bramwell D, Yalden DW, Yalden PE (1987) Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *J Archaeol Sci* 14:195–200
- Broughton JM, Mullins D, Ekker T (2007) Avian resource depression or intertaxonomic variation in bone density? A test with San Francisco Bay avifaunas. *J Archaeol Sci* 34:374–391
- Brugal J-P (2000) Comments on M.C. Stiner et al.'s "The tortoise and the hare: small game use, the broad spectrum revolution and Palaeolithic demography". *Curr Anthropol* 41:62–63
- Cochard D (2004) Les Léporidés dans la subsistence paléolithique du Sud de la France. Université Bordeaux I, Dissertation
- Cochard D, Brugal JP, Morin E, Meignen L (2012) Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quat Int* 264:32–51
- Cohen A, Serjeantson D (1996) A manual for the identification of bird bones from archaeological sites. Archeotype Publications Ltd, London, Revised version
- Cortes-Sanchez M, Morales-Muñiz A, Simón-Vallejo MD, Lozano-Francisco MC, Vera-Peláez JL, Finlayson C, Rodríguez-Vidal J, Delgado-Huertas A, Jiménez-Espejo FK, Martínez-Ruiz F, Martínez-Aguirre MA, Pascual-Granged AJ, Berguedà-Zapata MM, Gibaja-Bao JF, Riquelme-Cantal JA, López-Sáez JA, Rodrigo-Gámiz M, Sakai S, Sugisaki S, Finlayson G, Fa DA, Bicho NF (2011) Earliest known use of marine resources by Neanderthals. *PLoS One* 6(9):e24026
- Cruz I (2005) La representación de partes esqueléticas de aves. Patrones naturales e interpretación arqueológica *Archaeofauna* 14:69–81
- Cruz I (2008) Avian and mammalian bone taphonomy in southern continental Patagonia: a comparative approach. *Quat Int* 180:30–37
- Daujeard C (2008) Exploitation du milieu animal par les Néandertaliens dans le Sud-Est de la France. *British Archaeological Reports International Series*, S1867. Archaeopress, Oxford
- Daujeard C, Fernandes P, Guadelli JL, Moncel MH, Santagata C, Raynal JP (2012) Neanderthal subsistence strategies in southeastern France between the plains of the Rhone Valley and the mid-mountains of the Massif Central (MIS 7 to MIS 3). *Quat Int* 252:32–47
- Daujeard C, Moncel M-H, Raynal J-P, Argant A, Béarez P, Blasco R, Brochard S, Courty M-A, Crégut-Bonnoure É, Delvigne V, Desclaux E, Fernandes P, Foury Y, Gallotti R, Lafarge A, Lateur N, Le Pape J-M, Manzano A, Piboule M, Rufà A, Roger T, Rué M, Tallet P (2014) La Grotte des Barasses II. Balazuc (Ardèche). Rapport de synthèse 2011–2013. Service Régional d'Archéologie de Rhône-Alpes, Lyon
- deFrance SD (2005) Late Pleistocene marine birds from southern Peru: distinguishing human capture from El Niño-induced windfall. *J Archaeol Sci* 32:1131–1146
- Dirrigl FJ (2001) Bone mineral density of wild Turkey (*Meleagris gallopavo*) skeletal elements and its effect on differential survivorship. *J Archaeol Sci* 28:817–832
- Erbersdobler K (1968) Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender mittelgrosser Hühnervogel. Universität München, Dissertation
- Ericson GP (1987) Interpretations of archaeological bird remains: a taphonomic approach. *J Archaeol Sci* 14:65–75
- Finlayson C, Brown K, Blasco R, Rosell J, Negro JJ, Bortolotti GR, Finlayson G, Sánchez Marco A, Pacheco FG, Rodríguez-Vidal J, Carrión JS, Fa DA, Rodríguez Llanes JM (2012) Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS One* 7. doi:10.1371/journal.pone.0045927
- Fiore I, Gala M, Romandini M, Cocca E, Tagliacozzo A, Peresani M (2016) From feathers to food: reconstructing the complete exploitation of avifaunal resources by Neanderthals at Grotta di Fumane, unit A9. *Quat Int* 421:134–153
- Fiorenza L, Benazzi S, Henry AG, Salazar-García DC, Blasco R, Picin A, Wroe SW, Kullmer O (2015) To meat or not to meat? New perspectives on Neanderthal ecology. *Yearb Phys Anthropol* 156:43–71
- Foury Y, Desclaux E, Daujeard C, DeFleur A, Moncel M-H, Raynal J-P (2016) Évolution des faunes de rongeurs en moyenne vallée du Rhône (rive droite, Ardèche, France) au cours du Pléistocène Moyen final et du Pléistocène Supérieur ancien, du MIS 6 au MIS 4. *Quaternaire* 27:55–79
- Gala M., Raynal JP, Tagliacozzo A (2005) Bird remains from Baume Vallée (Haute Loire, France): preliminary results <halshs-00004131>
- Gaudzinski-Windheuser S, Roebroeks W (2011) On Neanderthal subsistence in last interglacial forested environments in Northern Europe. In: Conard NJ, Richter J (eds) *Neanderthal Lifeways. Subsistence and Technology*. Springer, New York, pp 61–71
- Griesbach EK (1972) Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen nord – Und Mitteleuropäischer kleinerer Hühnervogel. Universität München, Dissertation
- Guennouni MK (2001) Les lapins du Pléistocène Moyen et Supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, La Grotte du Lazaret, La Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. Étude paléontologique, archéozoologique et taphonomique. Dissertation, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris
- Hardy BL, Moncel MH (2011) Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125-250,000 years ago. *PLoS One* 6. doi:10.1371/journal.pone.0023768

- Hardy K, Buckley S, Collins MJ, Estalrich A, Brothwell D, Copeland L, García-Taberner A, García-Vargas S, De la Rasilla M, Lazuela Fox C, Huguet R, Bastir M, Santamaría D, Madella M, Wilson J, Fernández Cortés A, Rosas A (2012) Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften* 99(8):617–626
- Hardy BL, Moncel MH, Daujeard C, Fernandes P, Béarez P, Desclaux E, Chacon Navarro MG, Puaud S, Gallotti R (2013) Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quat Sci Rev* 82:23–40
- Hargrave LL (1970) Mexican macaws. Comparative osteology and survey of remains from the southwest. *Anthropol Pap Univ Arizona* 20:1–67
- Henry AG, Brooks AS, Piperno DR (2011) Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *PNAS* 108(2):486–491
- Higgins J (1999) Túnel: a case study of avian zooarchaeology and taphonomy. *J Archaeol Sci* 26:1449–1457
- Hockett BS (1999) Taphonomy of carnivore-accumulated rabbit bone assemblage from Picareiro Cave, central Portugal. *J Iber Archaeol* 1:225–230
- Hockett B, Haws JA (2002) Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *J Archaeol Method Theory* 9:269–302
- Hockett BS, Haws JA (2009) Continuity in animal resource diversity in the Late Pleistocene human diet of Central Portugal. *Before Farming* 2009:1–14
- Krief S, Daujeard C, Moncel M-H, Lamon N, Reynolds V (2015) Flavouring food: the contribution of chimpanzee behaviour to the understanding of Neanderthal calculus composition and plant use in Neanderthal diets. *Antiquity* 89:464–471
- Laroulandie V (2000) Taphonomie et archéologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège). Université Bordeaux I, Dissertation
- Laroulandie V (2001) Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux: apport de l'expérimentation. In: Ortega I, Frère Sautot MC (eds) Bourguignon L. *Préhistoire et Approche Expérimentale*, Montagnac, pp 97–101
- Laroulandie V (2002) Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of Peregrine falcon, *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. *Acta Zool Cracoviensia* 45:331–339
- Laroulandie V (2005) Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction. In: O'Connor T (ed) *Biosphere to lithosphere*. New Studies in Vertebrate Taphonomy. Oxbow Books, Oxford, pp 25–30
- Laroulandie V (2010) Birds in Archaeology. In: Prummel W, Zeiler JT, Brinkhuizen DC (eds.), *Birds in Archaeology*. Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Bird Working Group in Groningen (23.8–27.8.2008). Barkhuis, Groningen University Library, Groningen, pp. 219–232
- Laroulandie V, Lefèvre C (2014) The use of avian resources by the forgotten slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). *Int J Osteoarchaeol* 24:407–416
- 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 *Quat Int* 421:116–133
- Le Pape JM (2012) Etude archéozoologique et taphonomique de la faune du site paléolithique moyen de la grotte des Barasses II (Balazuc, Ardèche). Master Dissertation, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris
- Lefèvre C, Laroulandie V (2014) Avian skeletal part representation: a case study from offing 2, a hunter-gatherer-fisher site in the Strait of Magellan (Chile). *Int J Osteoarchaeol* 24:256–264
- Lefèvre C, Pasquet E (1994) Les modifications post-mortem chez les oiseaux: l'exemple de l'avifaune holocène de Patagonie australe. *Artefacts* 9:217–229
- Livingston SD (1989) The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *J Archaeol Sci* 16:537–547
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J (2008) Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *J Archaeol Sci* 35:1–13
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J, Zilhao J (2011) Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean leporid accumulations from Gruta do Caldeirão (Tomar, Portugal). *J Archaeol Sci* 38:2434–2449
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J (2012) Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *Int J Osteoarchaeol* 22:577–590
- Lloveras L, Nadal J, Moreno-García M, Thomas R, Anglada J, Baucells J, Martorell C, Vilasis D (2014a) The role of the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator from Northeastern Iberia. *J Archaeol Sci* 44:76–90
- Lloveras L, Thomas R, Lourenço R, Caro J, Dias A (2014b) Understanding the taphonomic signature of Bonelli's eagle (*Aquila fasciata*). *J Archaeol Sci* 49:455–471
- Lloveras L, Thomas R, Cosso A, Pinyol C, Nadal J (2016) When wildcats feed on rabbits: an experimental study to understand the taphonomic signature of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). *Archaeol Anthropol Sci*. doi:10.1007/s12520-016-0364-6
- Lyman RL (1994) *Vertebrate taphonomy*. Cambridge University Press, New York
- Mallye JB, Cochard D, Laroulandie V (2008) Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Ann Paleontol* 94:187–208
- Martínez Valle R, Guillem Calatayud PM, Villaverde Bonilla V (2016) Bird consumption in the final stage of Cova Negra (Xàtiva, Valencia). *Quat Int* 421:85–102
- Mlíkovský J (1996) New data on the food of the white-tailed sea eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal. *Buteo* 8:115–118
- Moncel MH, Debard É, Desclaux E, Dubois HM, Lamarque F, Patou-Mathis M, Vilette P (2002) Le cadre de vie des hommes du Paléolithique moyen (stades isotopiques 6 et 5) dans le site de Payre (Rampon, Ardèche): d'une grotte à un abri sous roche effondré. *Bulletin la Société Préhistorique Française* 99:249–273
- Moncel M-H, Daujeard C, Cregut-Bonnoure É, Boulbes N, Puaud S, Debard É, Bailon S, Desclaux E, Escude É, Roger T, Dubar M (2010) Nouvelles données sur les occupations humaines du début du Pléistocène Supérieur de la moyenne vallée du Rhône (France). Les sites de l'Abri des Pêcheurs, de la Baume Flandin, de l'Abri du Maras et de la Grotte du Figuier (Ardèche). *Quaternaire* 4:385–411
- Monchot H, Gendron D (2011) Les restes osseux d'une tanière de renard en milieu périglaciaire (Île Digges, rive sud du Detroit d'Hudson, Canada). In: Laroulandie V, Mallye J-B, Denys C (eds.) *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Archaeopress, BAR International Series 2269, Oxford, pp 65–76
- Mondini M (2000) *Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna*. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicaciones arqueológicas *Archaeofauna* 9:151–164
- Morin E (2012) *Reassessing Paleolithic subsistence. The Neandertal and modern human foragers of Saint-Césaire*. Cambridge University Press, New York
- Morin E, Laroulandie V (2012) Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals *PLoS One*:7. doi:10.1371/journal.pone.0032856
- Mourer-Chauviré C (1972) Les oiseaux du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunés, Hérault). *Études quaternaires* 1:271–288
- Negro JJ, Blasco R, Rosell J, Finlayson C (2016) Potential exploitation of avian resources by fossil hominins: an overview from ethnographic and historical data. *Quat Int* 421:6–11

- Oliver JS, Graham RW (1994) A catastrophic kill of ice-trapped coots; time-averaged versus scavenger-specific disarticulation patterns. *Paleobiology* 20:229–244
- Payne S, Munson PJ (1985) Ruby and how many squirrels? The destruction of bones by dogs. In: Fieller NRJ, Gilbertson DD, Ralph NGA (eds) *Palaeoecological investigations. Research design, methods and date analysis*, Symposium of the association for environmental archaeology, vol 266. BAR International Series, Oxford, pp 31–39
- Peresani M, Fiore I, Gala M, Romandini M, Tagliacozzo A (2011) Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *PNAS* 108:3888–3893
- Radović D, Sršen AO, Radović J, Frayer DW (2015) Evidence for Neandertal jewelry: modified white-tailed eagle claws at Krapina. *PLoS One* 10:e0119802
- Ramos-Muñoz J, Cantillo-Duarte JJ, Bernal-Casasola D, Barrena-Tocino A, Domínguez-Bella S, Vijande-Vila E, Clemente-Conte I, Gutiérrez-Zugasti I, Sorriquer-Escofet M, Almisas-Cruz S (2016) Early use of marine resources by Middle/Upper Pleistocene human societies: the case of Benzu rockshelter (northern Africa). *Quat Int* 407:6–15
- Richard M, Falguères C, Pons-Branchu E, Bahain JJ, Voinchet P, Lebon M, Valladas H, Dolo JM, Puaud S, Rué M, Daujeard C, Moncel MH, Raynal JP (2015) Contribution of ESR/U-series dating to the chronology of late Middle Palaeolithic sites in the middle Rhône valley, southeastern France. *Quat Geochronol* 30:529–534
- Rodríguez-Hidalgo A, Lloveras L, Moreno-García M, Saladié P, Canals A, Nadal J (2013) Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian lynx (*lynx pardinus*). *J Archaeol Sci* 40:3031–3045
- Rodríguez-Hidalgo A, Saladié P, Marín J, Canals A (2015) Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian lynx. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 418:1–11
- Rodríguez-Hidalgo A, Saladié P, Marín J, Canals A (2016) Bird-bone modifications by Iberian lynx: a taphonomic analysis of non-ingested red-legged partridge remains. *Quat Int* 421:228–238
- Roger T (2004) *L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne*: Orgnac 3, Lazaret (France), Caverna delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie). *Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie*. Dissertation, Institut de Paléontologie Humaine, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris
- Romandini M, Peresani M, Laroulandie V, Metz L, Pastoors A, Vaquero M, Slimak L (2014) Convergent evidence of eagle talons used by late Neandertals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS One* 9. doi:10.1371/journal.pone.0101278
- Romandini M, Fiore I, Gala M, Cestari M, Guida G, Tagliacozzo A, Peresani M (2016) Neandertal scraping and manual handling of raptors wing bones: evidence from Fumane Cave. Experimental activities and comparison. *Quat Int* 421:154–172
- Rufà A, Blasco R, Rivals F, Rosell J (2016a) Who eats whom? Taphonomic analysis of the avian record from the Middle Paleolithic site of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quat Int* 421:46–61
- Rufà A, Blasco R, Roger T, Moncel M-H (2016b) What is the taphonomic agent responsible for the avian accumulation? An approach from the Middle and early Late Pleistocene assemblages from Payre and Abri des Pêcheurs (Ardèche, France). *Quat Int* 421:103–115
- Salazar-García DC, Power RC, Sanchis A, Villaverde V, Walker MJ, Henry AG (2013) Neandertal diets in central and southeastern Mediterranean Iberia. *Quat Int* 318:3–18
- Sanchis A (2012) Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica, Serie de trabajos varios 113. Servicio de investigación prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia. Diputación de Valencia, Valencia
- Schmitt DN, Juell KE (1994) Toward the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. *J Archaeol Sci* 21:249–262
- Serjeantson D (2009) *Birds*. Cambridge University Press, New York
- Steadman DW, Plourde A, Burley DV (2002) Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga, South Pacific. *J Archaeol Sci* 29:571–584
- Stiner MC (2001) Thirty years on the “broad spectrum revolution” and Paleolithic demography. *PNAS* 19:6993–6996
- Stiner M, Kuhn S, Weiner S, Bar-Yosef O (1995) Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *J Archaeol Sci* 22:223–237
- Stringer CB, Finlayson JC, Barton RNE, Fernández-Jalvo Y, Cáceres I, Sabin RC, Rhodes EJ, Currant P, Rodríguez-Vidal J, Giles-Pacheco F, Riquelme-Cantal J (2008) Neandertal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *PNAS* 105:14319–14324
- Tomek T, Bochenski ZM (2000) The comparative osteology of European corvids (Aves: Corvidae), with a key to the identification of their skeletal elements. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Kraków
- Woelfle E (1967) *Vergleichend morphologische Untersuchungen an Eizelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger*. Universität München, Dissertation
- Young A, Márquez-Grant N, Stillman R, Smith MJ, Korstjens AH (2015a) An investigation of red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasianbadgers (*Meles meles*) scavenging, scattering, and removal of deer remains: forensic implications and applications. *J Forensic Sci* 60:39–55
- Young A, Stillman R, Smith MJ, Korstjens AH (2015b) Scavenger species-typical alteration to bone: using bite mark dimensions to identify scavengers. *J Forensic Sci* 60:1426–1435
- Zaatari SE, Grine FE, Ungar PS, Hublin J-J (2016) Neandertal versus modern human dietary responses to climatic fluctuations. *PLoS One* 11(4):e0153277. doi:10.1371/journal.pone.0153277



General palaeontology, systematics and evolution (Invertebrate palaeontology)

Leporids as a potential resource for predators (hominins, mammalian carnivores, raptors): An example of mixed contribution from level III of Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain)



Les léporidés, une ressource potentielle pour les prédateurs (hominidés, mammifères carnivores, rapaces): un exemple de contribution mixte dans le niveau III de la grotte de Teixoneres (MIS 3, Barcelone, Espagne)

Anna Rufà^{a,b,*}, Ruth Blasco^c, Florent Rivals^{a,b,d}, Jordi Rosell^{a,b}

^a IPHES, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n, Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^b Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

^c The Gibraltar Museum, 18-20, Bomb House Lane, Gibraltar

^d ICREA, Barcelona, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 26 March 2014

Accepted after revision 3 June 2014

Available online 16 September 2014

Handled by Lars van den Hoek Ostende

Keywords:

Rabbits

Neanderthals

Mammal carnivores

Nocturnal raptors

Palimpsest

Middle Paleolithic

Teixoneres Cave

Spain

ABSTRACT

Apart from humans, other predators can take part in creating bone accumulations by generating waste materials that may have been mixed with those produced by hominids and leading to the formation of palimpsests. This is discussed here in the case of Middle Paleolithic leporid assemblages, to which carnivores have frequently contributed. Level III of Teixoneres Cave (MIS 3) is a sample that can be used to address the origin of leporid assemblages in archaeological contexts. Applying an archaeozoological and taphonomical methodology has made it possible to state that the assemblage of leporids in the site has been generated by a mix of contributions, in which small mammal carnivores and nocturnal raptors seem to play an important role, together with occasional hominid inputs. The aim of this paper is to present new data about Neanderthal activities at this site and support the hypothesis related to short-term human occupations in the cave.

© 2014 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

RÉSUMÉ

En plus des hominidés, d'autres prédateurs peuvent prendre part à la formation d'accumulations en générant des déchets qui se mélangent à ceux produits par les hominidés, conduisant à la formation de palimpsestes. Ceci est fréquemment discuté dans le cas d'assemblages de léporidés du Paléolithique moyen, auxquels les carnivores ont

Mots clés :

Lapins

Neandertal

Mammifères carnivores

Rapaces nocturnes

* Corresponding author. IPHES, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n, Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain.

E-mail address: arufa@iphes.cat (A. Rufà).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.crvp.2014.06.001>

1631-0683/© 2014 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Palimpseste
Paléolithique moyen
Grotte de Teixoneres
Espagne

souvent contribué. Le niveau III de la grotte de Teixoneres (MIS 3) constitue un exemple qui peut être utilisé pour comprendre l'origine des assemblages de léporidés dans des contextes archéologiques. L'application d'une méthodologie archéozoologique et taphonomique a permis d'affirmer que l'assemblage de léporidés dans le site a été généré par différents agents, parmi lesquels les petits mammifères carnivores et les rapaces nocturnes semblent jouer un rôle important, ainsi que quelques visites occasionnelles de groupes humains. Le but de cet article est de présenter de nouvelles données sur les activités des Néandertaliens dans ce site et de contribuer à l'hypothèse relative à des occupations humaines de courte durée dans la grotte.

© 2014 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

Taphonomic evidence shows that caves were used both by hominins and carnivores during the Pleistocene, and, in some cases, human and carnivore occupations alternated (e.g., Binford, 1981; Blasco Sancho, 1995; Brugal and Fosse, 2004; Domínguez Rodrigo et al., 2007; Rosell and Blasco, 2009; Stiner, 1994; Yravedra, 2011). This phenomenon produces overlapped assemblages that, when associated with low sedimentation rates, generate palimpsests that are difficult to tackle archaeologically.

In the case of small mammals, such as rabbits, this phenomenon is especially critical. The presence of these animals in a cave can be related to multiple factors, such as natural accumulations and inputs from hominins or carnivores (mammals and raptors).

The anthropic origin elucidates human strategies for acquiring, processing and consuming animals. By contrast, a non-anthropic origin might be associated with carnivore predation or mortality in a generic sense (Callou, 2003; Sanchis, 2010). The other contribution, less common and with a lower impact, could occur without any predator activity. Rabbits, because of their fossorial behaviour and reduced mobility, tend to create colonies and dig burrows (tunnel systems) in sandy archaeological sediments. In these environments, they may become trapped and die, facilitating the preservation of anatomically connected skeletal remains (Stahl, 1996). Predator activity is, however, the most significant cause of death in rabbits (e.g. Delibes and Hiraldo, 1981). Because of their high reproductive rates and their fast adaptation, rabbits have been abundantly present in different biotopes found on the Iberian Peninsula. This has led to their importance in the food chain of a wide variety of predators – several diurnal and nocturnal raptors as well as mammal carnivore species. This is why some studies have focused on distinguishing the agent generating leporid accumulations, such as nocturnal raptors (e.g., Cochard, 2004a, 2004b; Guillem and Martínez Valle, 1991; Lloveras et al., 2009a, 2012a; Martínez Valle, 1996; Sanchis, 1999, 2000, 2001; Yravedra, 2004, 2006), diurnal raptors (Hockett, 1993, 1995, 1996; Lloveras et al., 2008a), wolves and dogs (Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994), the Iberian lynx (Lloveras et al., 2008b; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013), foxes (e.g. Cochard, 2004a, 2004c; Hockett, 1999; Hockett and Haws, 2002; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Lloveras et al., 2012b; Mondini, 2000; Sanchis, 1999, 2000, 2010; Sanchis and Pascual, 2011) and hominins (e.g., Blasco and Fernández

Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Cochard et al., 2012; Hawkes et al., 2001; Landt, 2004, 2007; Lloveras et al., 2009b; Lupo and Schmitt, 2002; Pérez Ripoll, 1991, 1993, 2001, 2002, 2004; Sanchis, 2010; Sanchis and Fernández Peris, 2008; Steadman et al., 2002). Although most of these studies focused on ingested remains, the recent interest in non-ingested carnivore waste tends to fill the gap in that respect.

This growing body of actualistically-based research into small carnivores as taphonomic agents is indirectly related to the two main schools of thought that emerged after the debate about the capabilities of pre-Modern Humans that took place during the 1990s: one holds that these hominids were versatile enough to adapt to their environment (e.g., Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Cochard et al., 2012; Finlayson et al., 2012; Hardy et al., 2013; Henry et al., 2011; Morin and Laroulandie, 2012; Peresani et al., 2011; Salazar-García et al., 2013); the other maintains that they were not efficient enough to face new conditions (e.g. Brown et al., 2011; Fa et al., 2013; Wynn and Coolidge, 2004). This is closely related to the general belief that Neanderthals specialized in big game, at least in some areas (e.g., Balter and Simon, 2006; Bocherens and Drucker, 2006; Gaudzinski-Windheuser and Roebroeks, 2011; O'Connell, 2006; Richards and Trinkaus, 2009). Some studies carried out during recent decades counter this argument with evidence of the use and consumption of small animals in the Mediterranean region that goes back to the Middle and early Late Pleistocene (e.g., Blasco, 2011; Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Brown et al., 2011; Cochard et al., 2012; Finlayson et al., 2012; Hardy and Moncel, 2011; Klein and Scott, 1986; Peresani et al., 2011; Stiner, 2001, 2005), and even as far as the Early Pleistocene of Sima del Elefante (Atapuerca, Spain), with two cut-marks on the mid-shaft of one leporid radius at TE12a (Blasco et al., 2011; Huguet, 2007; Huguet et al., 2013). In the Iberian Peninsula, apart from Bolomor Cave (MIS 9–5e) and Gibraltar sites (MIS 3) (Blasco, 2008, 2011; Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Brown et al., 2011; Finlayson et al., 2012), there are other Middle Paleolithic archaeological localities with evidence of human consumption of small animals, although this evidence is scarce and the authors argue that these localities do not present systematic consumption. This is the case with Cova Negra (MIS 5e–3) (Martínez Valle, 1996; Pérez Ripoll, 1977; Sanchis, 2010), Cova Beneito (MIS 3) (Martínez Valle, 1996) and El Salt (MIS 3) (Galván and Hernández, 2013), among others.

Teixoneres Cave is presented as a new example of a Middle Paleolithic site where the presence of leporids continues along the sequence. Human and carnivore activity on larger fauna have been confirmed at the site (Rosell et al., 2008, 2010a, 2010b). It is suggested that something similar is true for leporid remains, but this has not yet been established. Level III (MIS 3) is particularly relevant because human activity seems to be more intensive, as is the presence of leporid bones. For this reason, various different objectives have been proposed, with the aim of knowing what happened to leporids from this specific archaeological level. The main goal is to figure out which accumulator agents were consuming the leporid remains. In the case of human activity, it is also important to corroborate human consumption of this prey at the site and, as far as possible, infer from this Neanderthal diet and subsistence strategies in the Middle Paleolithic.

2. Materials and methods

2.1. Teixoneres Cave

Teixoneres cave (Moià, Barcelona) is an archaeological site located in the Northeast of the Iberian Peninsula, at 785 m above sea level (Fig. 1), within a karstic system drained by the Torrent del Mal. It is composed of three chambers (X, Y and Z), forming a “U” shape made up of 30 m diameter circles. The main access is through chamber X, and there is a second small entrance in chamber Z. It was discovered to be an archaeological site in the 1940s and was excavated by several different teams, until an interdisciplinary research team from IPHES was put in charge of the excavation, applying extension method of fieldwork that concerns the whole surface of the site.

The site is composed of ten archaeo-paleontological levels (Fig. 1), which are simultaneously divided into 15 sublevels. They include two speleothems that compose levels I and IV, respectively. The upper levels (from I to IV) have been dated by uranium-thorium techniques to a range from ca. 14–16 Kyr (for level I) to ca. 100 Kyr (for level IV) (Tissoux et al., 2006). This was also confirmed by biostratigraphy (López-García et al., 2012). In turn, these archaeological levels are divided into five formation phases (Rosell et al., 2010a). The second phase is where level III is located. Level III is composed of two different sublevels (IIIa and IIIb) basically distinguished by:

- IIIb contains a higher proportion of reddish clays, while IIIa contains more light brown silts;
- falling of limestone blocks in the whole site surface at IIIa base, especially on the main entrance;
- archaeological record density increases at IIIb, where anthropic activity is enhanced.

The sediment comes from allochthonous colluvial clays and silts, introduced in the cave through at least two ways: the main entrance and a chimney located at the northeast side of the cave. Those sediments imbricate at the centre of the main gallery. An autochthonous component is formed by limestone blocks falling from the walls and the roof of the cave. In addition to this, no rounded-angle gravel

accumulations indicating the presence of low-flow water streams and/or channels were detected. Palaeoecological studies of the site confirm that climate conditions for level III were propitious, with warm temperatures and high humidity, typical of semi-open landscapes with patches of forest (López-García et al., 2012).

A wide diversity of taxa has been identified at this site. These include carnivores such as *Ursus spelaeus*, *Crocuta crocuta*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Lynx spelaea* and *Meles meles*; but also a vast range of herbivores, such as *Stephanorhinus hemitoechus*, *Equus ferus*, *Equus hydruntinus*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Bos primigenius* and caprids. Small animals (*Erinaceidae*, tortoises, birds and leporids – *Oryctolagus cuniculus* and *Lepus* sp.) are also present in the site. Although *Lynx spelaea* is recovered at the Formation Phase 2 (levels II–III), up to now, this taxon was only found at level II and no lynx remains were recovered from level III. On the other hand, human activity has been confirmed by the presence of cut-marks and fresh fractures on macro-faunal remains (especially ungulates), burned bones and Mousterian lithic tools, together to the presence of hearths, mainly located at the entrance of the cave. In spite of this evidence, the regular use of the cave by carnivores (mainly hyenas and cave bears, as well as other small carnivores) seems to have been the main dynamic; nevertheless, it seems to be occasionally broken by short-term Neanderthal occupations (Rosell et al., 2010a, 2010b).

2.2. Methodology

Despite a distinction among different sublevels for level III, the sample presented here was analysed and processed as a single unit, because part of the leporid assemblage came from some areas of the cave where the sublevel differentiation is not clear. It is expected to deepen research on archaeo-stratigraphy by getting further results on that field.

Leporid remains were recovered from the excavation field work using the 3-D location system and, in addition, sediment was water-screened on a superimposed mesh from 5 to 0.5 mm, to avoid possible biases of smaller remains. The remains were identified both anatomically and taxonomically in order to distinguish the different leporid taxa (Callou, 1997; De Marfà, 2009).

The age profile was deduced by considering the degree of ossification and of fusion of the epiphyses of long bones. Three categories were established (Cochard, 2004a; Jones, 2006; Sanchis, 2010): infantile (<3 months), juvenile (3/5–9 months) and adults (>9 months). To reach an approximation to the sex-ratio in the assemblage, a scatter plot was used, taking into account the distal and trochlear breadth of the humerus (Jones, 2006).

All the remains were quantified in order to calculate the Number of Identified Specimens (NISP), the Minimum Number of Elements (MNE), the Minimum Number of Individuals (MNI) and Minimal Anatomical Unit (MAU) and their frequencies (Brain, 1981; Lyman, 1994). For the MNE, the age profile and the portion and face of each bone (Schmidt, 1972), epiphysis and diaphysis included, were taken into consideration (Rosell, 2001). Laterality of the bones was also used for the MNI. The survival rate was

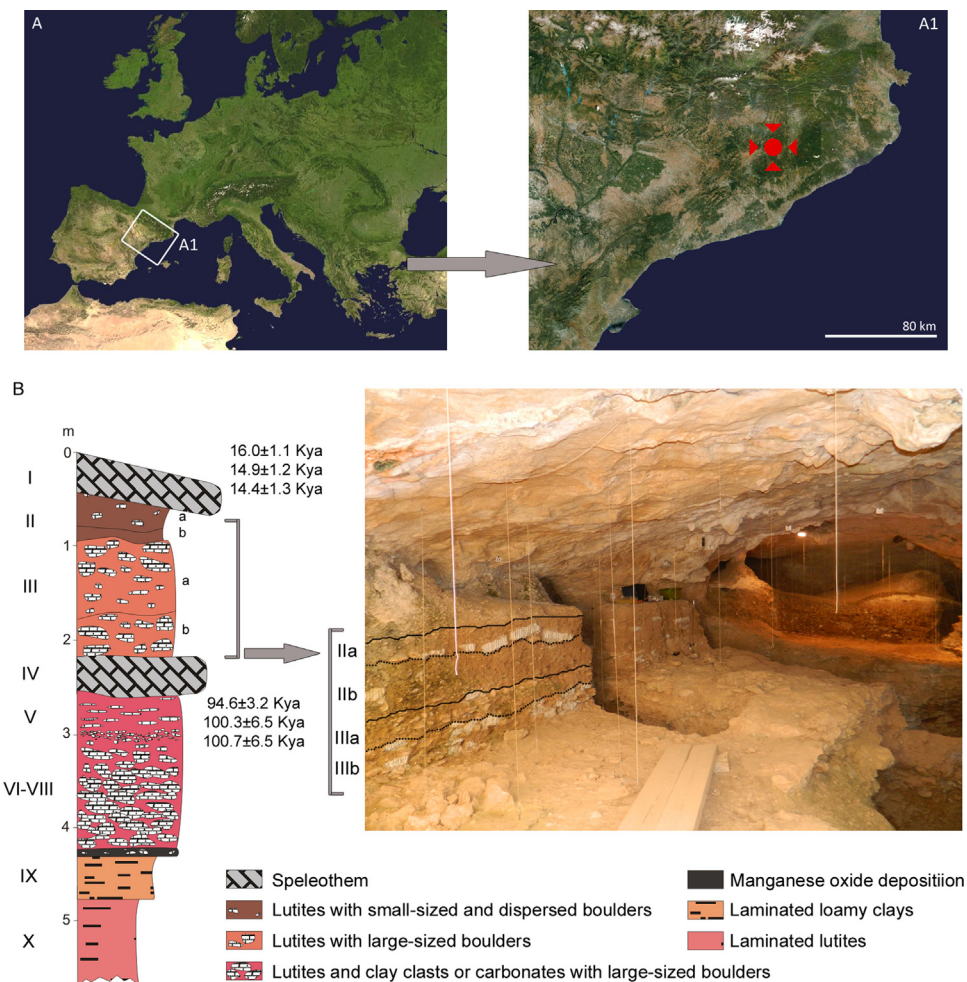


Fig. 1. Situation of Teixoneres Cave (A, A1) and the image of the cave with its stratigraphical profile (B).

Fig. 1. Position géographique de la grotte de Teixoneres (A, A1) et photographie de la grotte avec sa coupe stratigraphique (B).

gauged from the ratio of elements recovered to elements expected.

Differential conservation in relation to bone density was evaluated by using the bivariate *Pearson's r* correlation, taking into account the data provided by [Pavao and Stahl \(1999\)](#) for *Oryctolagus cuniculus*. *Lepus* sp. was excluded from this calculation, due to its limited representation.

An Olympus SZ11 Stereo Microscope with zoom up to 110 was used for analyzing modifications to the surfaces of bones. Fragmentation was evaluated to compare it with that produced by different agents. Green and dry bone fractures were established by following the criteria given by [Sanchis \(2010\)](#) and [Cochard et al. \(2012\)](#). Green fractures have curved and/or spiral form with oblique angles and smooth edges, while dry fractures present transverse forms with straight rough edges.

Mechanical modifications by carnivores on bone surfaces were observed, such as tooth-marks (pits, punctures and scores). The distribution, orientation and dimensions of these modifications were recorded. Other damages produced during consumption (notches, crenulated edges or

pitting) were also taken into consideration. Digested bones were documented as chemical alterations, and five degrees of corrosion were distinguished, from 0 to 4 ([Andrews, 1990](#)): (0) no-corrosion; (1) light corrosion with small holes and slightly rounded edges; (2) moderate corrosion where pitting effect increases and bone destruction begins with fissures and rounded edges; (3) strong corrosion affecting the whole bone with important destruction of tissues; (4) extreme corrosion affecting the bone structure that hinders its identification. Tooth-marks were also compared with those generated by humans mentioned by [Landt \(2007\)](#), [Pérez Ripoll \(2004\)](#), [Sanchis \(2010\)](#) and [Sanchis et al. \(2011\)](#). Those modifications are typically shallow in cross-section and ovoid/irregular in plain view (pits); or elongated with rounded cross-section that occasionally shows internal crushing (scores), often associated with other damages ([Landt, 2007](#)).

Cut-marks ([Shipman, 1981](#); [Shipman and Rose, 1983](#)), bone breakage ([Cochard et al., 2012](#); [Sanchis, 2010](#)) and burned bones were listed as anthropic modifications to bone surfaces. The distribution, orientation and

dimensions of cut-marks were taken into consideration. Five degrees of coloration (0 to 5) were used for classifying burned bones (Stiner et al., 1995), where 0 is no burnt (no coloration) and 5 calcined (white).

3. Results

Level III of Teixoneres Cave provided 3964 leporid remains. The MNE is 1512, and the majority of elements are well represented. Of these, radii (78), humeri (77), femora (73) and calcanea (70) are best represented. A MNI of 49 were morphologically attributed to the species *Oryctolagus cuniculus*, considering radius, calcaneus and tibia; and just one from the genus *Lepus*, established by a tibia. Although the sample includes both genera, rabbits seem to be the highly represented taxon. In spite of this, we prefer to use the term leporid or lagomorph from here, as more caution is needed when classifying diaphyseal long bone fragments (without ends).

Adults seem to predominate in the assemblage (76%), while the percentages of identified juveniles (6%) and infants (18%) are lower. Following Jones' (2006) criteria for distinguishing sex-ratio profiles in the assemblage, the data presented in a scatter plot seem to be dispersed homogeneously and it is not possible to distinguish two clear groups, implying that neither sex predominates (Fig. 2).

The % MAU was calculated, to evaluate the anatomical representation of the assemblage. This shows which elements were absent as a percentage of what one would have expected to find. According to this, the skeletal representation is biased. The best-represented elements are those from the proximal appendicular skeleton, of which the radius (79.59%) and humerus (78.57%) have the highest values. The femur and calcaneus are also well represented (74.49% and 71.43%, respectively), whereas carpal/tarsal bones and vertebrae are under-represented. Despite that, there are no significant differences in representation between the anterior and posterior limbs, while the bones of the axial and cranial skeleton are under-represented. According to Pavao and Stahl's (1999) criteria, a differential conservation index shows that the biases away from some parts of the anatomy are not due to bones being lost because of their low density (Pearson $r=0.22$). The biases should therefore be caused by other biological agents unrelated to bone density (Table 1).

A high degree of fragmentation is observed; only 13.75% of the remains were recovered complete. For the long bones (stylopodials and zeugopodials) the fragmentation is even more obvious, with less than 4% of bones complete for each category. Of the fragmented bones, shaft fragments predominate for long bones (> 53% of representation in each category). Only the humeri present different tendencies, with a higher presence of distal epiphysis (51.91% of humeri fragments).

Taking the assemblage as a whole, 1974 bone fracture planes were analysed. Most of them (97.11%) were attributed to fresh breakage, presenting curved shaped fractures, oblique angles and smooth edges (Sanchez, 2010). Ten long bone shaft cylinders were also identified in the assemblage (0.3% of the assemblage), including femur (NISP=5), tibia (NISP=2), radius (NISP=2) and an

Table 1

NISP, MNE, MNI and % MAU of Teixoneres level III assemblage.

Tableau 1

NSPI, NME, NMI et %UMA de l'assemblage du niveau III de la grotte de Teixoneres.

MNI = 49	NISP	MNE	% MAUO. <i>cuniculus</i>
Cranium	110	20	–
Mandible	132	50	51.02
Incisive	164	149	–
Molar/premolar	270	243	–
Vertebra	156	109	5.3
Rib	177	132	11.2
Scapula	109	38	38.78
Pelvis	120	53	54.08
Humerus	130	77	78.57
Femur	190	73	74.49
Radius	113	78	79.59
Ulna	131	66	67.35
Tibia	286	67	68.37
Metacarpus	149	127	32.40
Metatarsus	250	213	54.34
Astragalus	25	24	24.49
Calcaneus	81	70	71.43
Tarsal	2	2	2.04
Phalanx	315	307	12.05
Long bones	971	–	–
Flat bones	64	–	–
Irregular bones	7	–	–
Indet.	6	–	–

NISP: Number of Identified Specimens; MNE: Minimum Number of Elements; MNI: Minimum Number of Individuals; MAU: Minimal Anatomical Unit. Six remains (NISP and MNE) have been excluded because they have been morphologically attributed to *Lepus* sp. Isolated teeth has been excluded from the total MNE counting.

Six restes (NR et NME) ont été écartés pour leur attribution morphologique à *Lepus* sp. Les dents isolées n'ont pas été considérées pour recompter le MNE total.

undetermined long bone. None of them exceed 50% of total bone length, being two femora, one tibia and one undetermined bone less than 25% of the total shaft length. All the shaft cylinders measure less than 40 mm long, and three of them have alterations caused by digestion.

A total of 640 leporid remains present modifications produced by carnivores (16.15%). Most of them (51.92% of the modified remains and 9.21% of the total remains) were caused by digestion. Of the digested bones, there is a predominance of those that have been slightly digested (85.21% of digested bones) with rounded edges, showing early stages of tissue loss. Water effect was ruled out on these bones because no homogeneous polish/rounded surfaces and micro-striations were detected (Bromage, 1984). Grade 3–4 corrosion is also present and, even at low proportions, it especially affects calcanea.

Mechanical modifications are present on 8.53% of all the remains in the assemblage. Of these, tooth-marks predominate: 3.15% are pits/punctures and 1.61% scores (Fig. 3). Notches or crenulated edges are also represented in lower proportions. Of the mechanical alterations, 37.01% are located on the diaphyses of long bones. Flat bones have also been affected, containing 31.64% of the tooth-marks in the assemblage. In this respect, the mandibles and pelvis were most affected, with around 23% of each type of bone showing mechanical modifications.

Anthropic damage is present on 2.14% of the assemblage (Tables 2 and 3). It was mainly detected by the

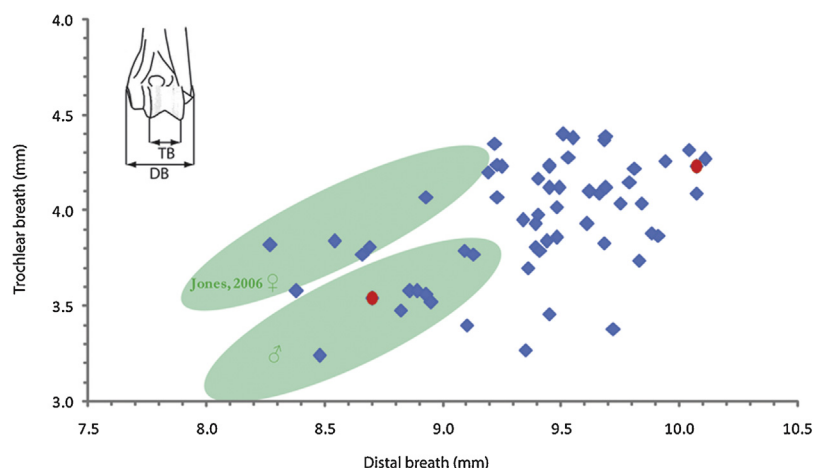


Fig. 2. Scatter plot showing the sex-ratio of rabbits at level III of Teixoneres Cave, considering the total breadth and the trochlear measurements of distal humeri. Jones' data (2006) was considered as a reference. Rounded points refer to remains with direct evidence of human processing. TB: trochlear breadth; DB: distal breadth.

Fig. 2. Diagramme de dispersion indiquant le *sex-ratio* des lapins du niveau III de la grotte de Teixoneres, considérant le diamètre transversal total et le diamètre de la trochlée de la partie distale de l'humérus. Les données de Jones (2006) sont utilisées comme référence. Les ronds se réfèrent aux restes osseux avec une évidence directe d'activité humaine. TB : diamètre transversal de la trochlée ; DB : diamètre transversal total.

presence of cut-marks (0.76%), and thermo-alterations on bones (0.91%); nevertheless, other modifications, such as tooth-marks and breakage (0.48%) might be also attributed to human action because of its shallow and irregular morphology and its association with flexion fractures and crenulated edges (Landt, 2007; Sanchis, 2010; Sanchis et al., 2011).

Cut-marks have been identified on tibia (NISP=7) and metatarsus (NISP=8), which together represent 50% of the remains having this type of modification (Fig. 4). Other unidentified long bones also have cut-marks on

them (NISP=2), as do the pelvis (NISP=2), femur (NISP=3) and scapula (NISP=3), among others. Incisions seem to predominate, associated with skinning, disarticulation and defleshing. Skinning and defleshing are better represented (Table 2). Human breakage produced on bones by bending or tooth pressure was detected associated with notches and human tooth-marks (Landt, 2007).

With respect to burned bones (Fig. 5), these represent a significant part of those remains showing direct evidence of processing by hominins. They are in small fragments which are less than 2 cm long. Most of them (NISP=22) are

Table 2
Leporid bones with cut-marks at level III of Teixoneres Cave.

Tableau 2
Ossements de léporidés avec des marques de découpe dans le niveau III de la grotte de Teixoneres.

Activity	Skeletal element	No. remains	No. striations by group	Type	Location	Orientation
Skinning	Nasal	1	1	Incisions	Dorsal	obl.
	Metacarpal IV	1	1	Incisions	Diaphysis	tr
	Metatarsal II	4	1–30	Incisions-scrapes	Proximal end	obl.
	Metatarsal III	3	1–7	Incisions-scrapes	Diaphysis	obl.-tr.
		3	1–7	Incisions-scrapes	Proximal end	obl.
Disarticulation	Metatarsal V	1	4	Incisions	Diaphysis	obl.-tr.
	Pelvis	1	3	Incisions	Acetabulum	obl.
	Ulna	1	3	Incisions	Proximal end	tr
Defleshing	Pelvis	1	34	Incisions	Ischium/pubis	obl.-long.-tr.
	Scapula	3	1–4	Incisions	Proximal end	obl.-tr.
		3	1–2	Incisions	Proximal end	tr.
	Femur	1	1	Incisions	Diaphysis	obl.-tr.
		1	1–4	Incisions	Diaphysis	obl.
	Humerus	1	1	Incisions	Distal end	obl.
	Radius	1	1–4	Incisions	Diaphysis	obl.
	Tibia	7	1–5	Incisions	Proximal end	obl.
		7	1–5	Incisions	Distal end	
		7	1–5	Incisions	Diaphysis	
Long bones, indet.	2	1	Incisions	Diaphysis	obl.	

obl.: oblique; long.: longitudinal; tr.: transversal.

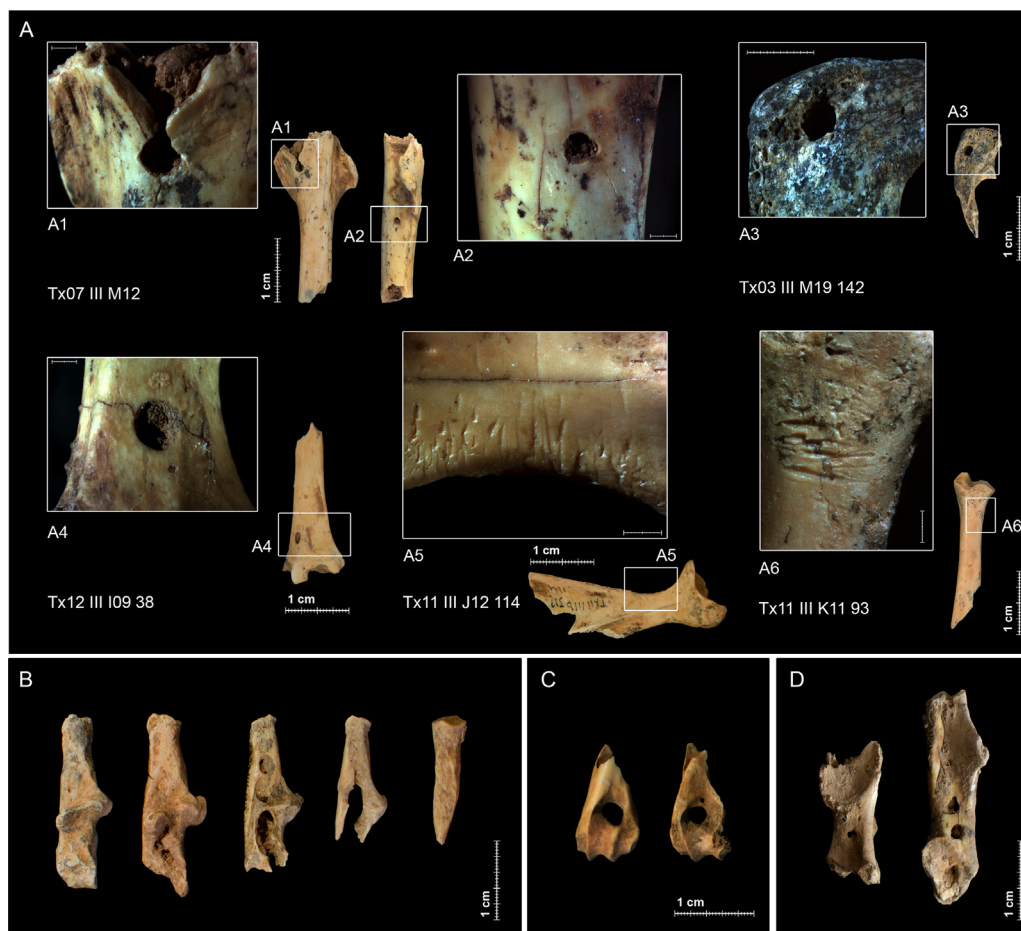


Fig. 3. Carnivore modifications observed at Teixoneres level III. Punctures (A1, A2, A3, A4, D) and scores (A5, A6) are shown in the images, considering their disposition on bones surface. Corrosion produced by digestion is also present in different grades (B, C). A1 & A2: left femur; A3: right ulna; A4: right tibia; A5: left scapula; A6: right radius; B: calcanea; C: humeri; D: pelvis.

Fig. 3. Modifications réalisées par les carnivores sur l'assemblage du niveau III de la grotte de Teixoneres. Perforations (A1, A2, A3, A4, D) et rainures (A5, A6) sont indiquées en relation avec leur position sur l'os. La corrosion liée à la digestion de l'os est représentée par différents degrés (B, C). A1 & A2: fémur gauche; A3: ulna droite; A4: tibia droit; A5: scapula gauche; A6: radius droit; B: calcanéum; C: humérus; D: coxaux.

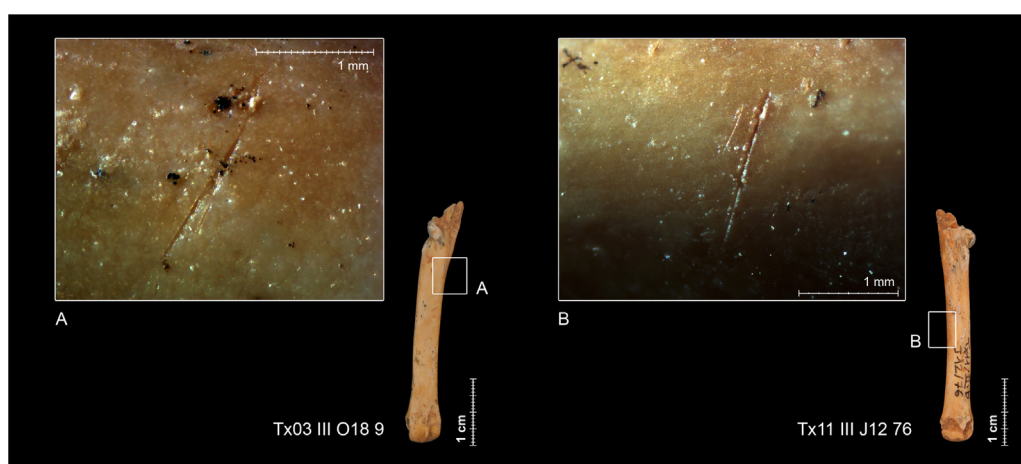


Fig. 4. Anthropogenic cut-marks on metatarsal remains from Teixoneres level III (A, B) and their situation on bones surface.

Fig. 4. Marques de découpe anthropiques sur des métatarses du niveau III de la grotte de Teixoneres (A, B) et leur position sur la surface de l'os.

Table 3
 Values (and percentages) of the modifications produced by both hominids and carnivores by anatomical elements.
Tableau 3
 Valeurs (et pourcentages) des modifications produites par les hominidés et les carnivores par élément anatomique.

Skeletal element	Anthropogenic modifications										Carnivore modifications							
	Cut-marks (%)	Thermo-alterations					Human tooth-marks (%)				Pits/punctures (%)	Scores (%)	Digested bones					
		G1	G2	G3	G4	G5	G 2-3	G 2/3	G 3-4	Total (%)			G1	G2	G3	G4	Total (%)	
Cranium	1 (0.9)										1 (0.9)		5		1		6 (5.5)	
Mandible											4 (3.0)	4 (3.0)	12	1			13 (9.8)	
Teeth													22	3			25 (5.8)	
Vertebra											4 (2.6)	2 (1.3)	14	1			15 (9.6)	
Rib						2				2 (1.1)	2 (1.1)	11				11 (6.2)		
Scapula	3 (2.8)			1						1 (0.9)	5 (4.6)	2 (1.8)	13	2	1	16 (14.7)		
Pelvis	2 (1.7)						1			1 (0.8)	9 (7.3)	2 (1.7)	18	3		21 (17.4)		
Humerus	1 (0.8)									1 (0.8)	16 (12.2)	5 (3.8)	24	2		26 (19.8)		
Femur	3 (1.6)				1						6 (3.1)	4 (2.1)	20	2	1	23 (12.0)		
Radius	1 (0.9)			1				1		1 (0.9)	2 (1.8)	7 (6.2)	8		1	9 (8.0)		
Ulna	1 (0.8)	1				1					2 (1.5)	4 (3.1)	31	7	1	39 (20.8)		
Tibia	7 (2.4)			1	1		1				3 (1.0)	7 (2.4)	18	2		20 (7.0)		
Metacarpus	1 (0.7)										5 (3.4)	3 (2.0)	5			5 (3.4)		
Metatarsus	8 (3.2)									1 (0.4)	15 (6.0)	11 (4.4)	14	1		15 (6.0)		
Astragalus													2		1	3 (12.0)		
Calcaneus											11 (13.6)	1 (1.2)	21	6	9	37 (45.7)		
Phalanx						1				1 (0.3)	2 (0.6)	24 (7.6)	2 (0.6)	22		22 (7.0)		
Long bones	2 (0.2)			12	4	2	1	2		1	22 (2.3)	2 (0.2)	44	5	1	50 (5.1)		
Flat bones									1		1 (1.3)		5	2		7 (10.9)		
Irregular bones													2			2 (28.6)		
Total specimens	30 (0.76)	1	12	7	4	3	7	1	1	36 (0.9)	7 (0.18) ^a	125 (3.15)	64 (1.61)	311	37	15	1	365 (9.2)

^aThe values referred to human tooth-marks only consider pits and scores. Notches and anthropogenic breakage are not represented. "G" refers to different thermo-alteration grades for anthropic modifications (Stiner et al., 1995), and digestive grades for carnivore modifications (Andrews, 1990).
 Les valeurs qui concernent les traces des dents seulement prennent en considération les enfoncements et les sillons. Les encoches et la fracturation d'origine anthropique ne sont pas représentées. « G » se réfère à différents grades de crémation pour les modifications anthropiques (Stiner et al., 1995) et de corrosion digestive pour les modifications produites par des carnivores (Andrews, 1990).



Fig. 5. Burning damage at Teixoneres level III (A). Some examples of different grades of coloration are shown (B) taking into account [Stiner et al. \(1995\)](#). Double colorations are also present in the site (C).

Fig. 5. Traces de combustion sur les os du niveau III de la grotte de Teixoneres (A). Quelques exemples de différents degrés de coloration (B) selon [Stiner et al. \(1995\)](#). Les colorations doubles sont aussi présentes dans l'assemblage (C).

parts of long bones that could not be identified because the fragments are too small (Table 3). No burnt ends have been found in the assemblage. Grade 2 and double colorations predominate on the burned bones, being found in high proportions (on 33.33% and 25% of the burned bones, respectively). The differential burning grade is significant enough to determine anthropic consumption.

4. Discussion

The leporid remains from level III of Teixoneres Cave seem to agree with the interpretation suggested in previous works ([Rosell et al., 2010a, 2010b](#)), where it was interpreted as a carnivores' den where hominins were occasionally active. The data presented here support the main hypothesis that both human and carnivores consumed leporid remains, forming a palimpsest. This seems to be confirmed by the presence of modifications to bone surfaces made by both of them. The possibility that leporids entered the site naturally is rejected due to the low proportion of complete bones, and also because no bones were found in anatomical connection. Additionally, no burrows were identified during the fieldwork.

To get accurate interpretations, taphonomical data obtained from level III were compared with other studies

of accumulations produced by various known predators. Although previous studies proved the presence of hyena in the site, it is highly unlikely that this carnivore intervened on leporid remains. Even if it were the case, its powerful mandibles should destroy the bones and digestive corrosions must be more severe than the ones detected. *M. meles* was also excluded despite it being present in the site since (a) no studies exist about leporid accumulations exclusively produced by badger. Only one study is published ([Maylle et al., 2008](#)), but fox also intervened on the remains and there is no clear distinction of who produce each modification. And, (b) badgers tend to produce scores similar to gnawing and clearly distinctive, with wide grooves of variable length, flat bottoms and parallel between. On this basis, we used different criteria to distinguish between other potential predators (Table 4):

- anatomical representation;
- fragmentation;
- digestive alterations;
- mechanical modifications produced by carnivores or hominins.

The age of the prey has been dismissed as not being a reliable criterion for distinguishing predators, because

Table 4
 Comparative table of assemblages produced by different carnivores and the assemblage observed at level III of Teixoneres Cave.

Tableau 4
 Tableau comparatif des assemblages produits par différents carnivores et de l'assemblage du niveau III de la grotte de Teixoneres.

	<i>Bubo bubo</i>	<i>Tyto alba</i>	<i>Aquila chrysaetos/adaberti</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Canis latrans/familiaris</i>	<i>Lynx pardinus</i>	<i>Homo</i>	Level III Teixoneres
Age	Variable	Immature	Variable	Variable	–	–	Variable/ < 85% adults	76% adults
<i>Anatomical representation</i>								
Girdles	Under-repr.	–	Coxal pred.	Coxal > 90%	–	50–60%	< 60%	Coxal > scapula
Appendicular	Post. > ant.	Ant. > post.	Post. (50–100%) > ant.	Ant. ≈ post. (40%)	Ant. ≈ post.	Ant. ≈ post. (50–60%)	Ant. ≈ post. (50%)	Ant. ≈ post. (> 70%)
Axial	Under-repr.	Present	Present	Under-repr.	Present	Under-repr.	Under-repr.	Under-repr.
Craneal	Under-repr.	–	Under-repr.	Under-repr.	–	Maxillar and mandible (> 64%)	Mandible (> 60%)	Under-repr.
<i>Fragmentation</i>								
Complete	45–75%	0.72%	c.65% non-ingested 27.9% ingested	Moderate (c.50%)	7%	20% ingested 70% non-ing	Low (< 20%)	13.75%
Shaft cylinders	< 1.5%	Scarce	< 1.5%	< 1.5%	Scarce	< 2.6%	> 5%	0.3%
Length	–	< 55 mm	–	–	< 10 mm	–	> 40 mm	< 40 mm
<i>Digestion</i>								
% digested	> 50%	–	< 1%	11–35%	100%	96.9%	–	9.21%
Light	> 38%	X	15–20%	< 10%		15%	–	85.21%
Moderate	15–20%	X	45–50%	20–30%		20–23%	–	10.14%
Strong	5–17%	–	25–30%	> 40%	X	40–50%	–	4.11%
Extreme	< 1%	–	< 6%	20–30%	X	18–22%	–	0.27%
<i>Mechanical modifications</i>	< 3%	0.8–1.4%	< 0.5%	1.7–32%	–	0.26–0.9%	–	8.45%

Bubo bubo: Cochard, 2004a, 2004b; Guennouni, 2000; Guillem and Martínez Valle, 1991; Lloveras et al., 2009, 2012a; Martínez Valle, 1996; Sanchis, 1999, 2000, 2001; Yravedra, 2004, 2006. *Tyto alba*: Hockett, 1991, 1995. *Aquila*: Cruz-Urbe and Klein, 1998; Hockett, 1993, 1995, 1996; Lloveras et al., 2008a; Martínez Valle, 1996; Schmitt, 1995. *Vulpes vulpes*: Cochard, 2004a, 2004c; Hockett, 1999; Hockett and Haws, 2002; Krajcarz and Krajcarz, 2012; Lloveras et al., 2012b; Mondini, 2000; Sanchis, 1999, 2000, 2010; Sanchis and Pascual, 2011. *Canis*: Payne and Munson, 1985; Schmitt and Juell, 1994. *Lynx pardinus*: Lloveras et al., 2008b; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013. *Homo*: Blasco, 2011; Cochard, 2004a; Sanchis, 2010. Percentages reflect the representation of each item. Ant.: Anterior; Post.: posterior; Under-repr.: under-represented. Les pourcentages reflètent la représentation de chaque reste. Ant. : antérieur; Post. : postérieur; Under-repr. : sous-représenté.

various species do not show an exclusive behaviour pattern and there is wide intra-specific variability, conditioned by ecological circumstances (Cochard, 2004a; Sanchis, 2010).

With respect to the anatomical profile, the proportions presented for level III seem to be closer to accumulations produced by mammal carnivores (Table 4), such as fox (Cochard, 2004a, 2004b; Hockett, 1999; Hockett and Haws, 2002; Lloveras et al., 2012b; Mondini, 2000; Sanchis, 1999, 2000, 2010; Sanchis and Pascual, 2011) or lynx (Lloveras et al., 2008b). However, accumulations generated by hominins can also present similar proportions (Blasco, 2011; Blasco et al., 2013; Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012) and for this reason, the skeletal representation cannot be used as the unique criterion for distinguishing predators in one assemblage.

The under-representation of cranium fragments might be explained as a result of bone density, but this is not an explanation for the bias found in vertebrae. This bias can be caused by mastication of these bones during human consumption, as Landt (2004) recorded using data from Bofi in Central Africa, but could also be due to the presence of mammal carnivores, such as foxes, who commonly eat bones while consuming prey and then defecate elsewhere (Cochard, 2004a; Sanchis, 2010). Other authors observed differences in skeletal profiles based on the functionality of the site (Charles and Jacobi, 1994; García-Argüelles et al., 2004). For example, in localities where the skinning of lagomorphs as a regular activity, the anatomical representation consists mainly of distal appendicular elements, such as patellas and caudal vertebrae. The limited presence of acropodials in level III of Teixoneres might indicate that it is not an area where animals were skinned, but was rather focused on the consumption of carcasses. Additionally, burning should be taken into account as having potentially destroyed remains at level III of Teixoneres, and it is possible that some of the smallest leporid remains recovered from the mesh are mixed with the micro-faunal remains still in process of identification.

Regarding the fragmentation of the assemblage, data from Teixoneres level III is extremely fragmented, unlike the patterns established for raptors and closer to the values produced by lynx (Lloveras et al., 2008b), wolves (Schmitt and Juell, 1994) and humans (Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012). Although assemblages produced by foxes normally present moderate degrees of fragmentation (Cochard, 2004a, 2004c; Sanchis, 1999, 2000); there is considerable variability (Lloveras et al., 2012b; Sanchis, 1999, 2000), which is conditioned by the functionality of the place where the remains were found (Cochard, 2004b, 2007; Sanchis, 2000). We therefore cannot dismiss this small carnivore as a possible accumulator.

The presence of shaft cylinders has also been considered and discussed. These elements are usually associated with accumulation by humans, especially when they are present in large numbers (e.g., Allué et al., 2010; Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012; Sanchis, 2010). However, carnivores can also produce this morphotype, although in very low proportions (e.g., Cochard, 2004a; Hockett, 1991; Lloveras et al., 2008a; Sanchis, 2010; Schmitt and Juell, 1994). Shaft cylinders found in natural deposits are typically short (Brugal, 2006), while they are usually larger in

human context. This can be used to distinguish them. The dimensions of shaft cylinders found at level III of Teixoneres (<40 mm), which never overate the 50% of the total bone length, together with the presence of digestive corrosion on some of these bones and their limited presence, suggest that carnivores may possibly have been the agents responsible for these modifications. However, the percentages of digested bones are low compared with those produced by mammal carnivores. Although there are some cases of strong or extreme corrosion in the assemblage (grades 3–4), the pattern fits well with the traces of digestion originated by *Bubo bubo* (Table 4). Nonetheless, the possibility that they were contributed by other agents, such as imperial eagle, or mammal carnivores, cannot be discarded. The percentages of bones that have been slightly digested are, however, higher than those normally produced by these nocturnal raptors (*B. bubo*) (Cochard, 2004a, 2004b; Lloveras et al., 2009a, 2012a; Martínez Valle, 1996; Sanchis, 1999, 2000, 2001). This may be due to a mixture of accumulations from various agents. It is also important to emphasize the case of calcanea, which are the element most closely associated with modification by strong corrosion. For these bones, the values are similar to those from other sites, such as the Arbrede Cave, where the accumulation was attributed to a mammal carnivore, such as lynx, fox or wildcat (Lloveras et al., 2010).

Mechanical modifications to the surfaces of bones are evidenced in similar percentages as those for foxes. Sanchis (2010) and Sanchis and Pascual (2011) carried out a study in Sitjar Baix, where mechanical modifications oscillated between 3.18 and 9.17% range. These values are like those obtained from level III of Teixoneres. Considering the data available to date, there are no other predators that produce similar values of tooth-marks on bone surfaces. Nevertheless, only a few studies have been published for other mammal carnivores and more studies should be carried out to improve this data.

In spite of the significant contribution by carnivores (mammals and raptors) to the leporid assemblage, the analysis of Teixoneres level III provides enough evidence to confirm the butchering and consumption of rabbit remains at the site by groups of humans. This is supported by the presence of:

- cut-marks on limb bones, pelvic girdles and crania;
- burned bones;
- anthropogenic breakage caused by bending and pressure.

Nevertheless, it must be taken into account that burns on bones could reflect other types of intentional actions, such as cleaning activities intended to remove waste, or could be the result of unintended processes, such as accidental cremation. It could even be a consequence of post-depositional damage, for example, thermal alteration by hearths built in the same place where bones fragments are shallowly buried. In the case of Teixoneres, no differential burning patterns have been found, so it is possible that part of the burning might be the result of non-nutritive episodes that occurred following consumption. Although the proportion of bones recorded at level III has shown direct evidence of human consumption is

Table 5

Comparison of different archaeological assemblages to results obtained at Teixoneres level III.

Tableau 5

Comparaison de différents assemblages archéologiques avec les résultats obtenus pour le niveau III de la grotte de Teixoneres.

	Canalettes 4	Bolomor IV	Abri du Maras 4	Caldeirão (Mousterian)	Arbreda I	Teixoneres III
Reference	Cochard et al., 2012	Blasco, 2011; Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Sanchis, 2010	Hardy et al., 2013	Lloveras et al., 2011	Lloveras et al., 2010	Present work
Anatomical representation	ant. ≈ post.	ant. ≈ post.	–	ant. < post.	ant. < post.	ant. ≈ post.
% complete	Low	Low	–	37,4%	43,4%	13,75%
Shaft cylinders	151 cylinders (39.4%)	71 cylinders (56.8%)	–	9 cylinders (5.5%)	12 cylinders (0.5%)	10 cylinders (0.3%)
Digestions	–	2,13%	–	25,4%	32,4%	9,21%
Mechanical modifications	0,7% (digestions included)	Scarce	–	2,1%	2,53%	8,45%
Anthropic modifications	1% cutmarks 0.4% burnt 0.1% tooth-marks	0.8% cut-marks 8.39% burnt 3.9% tooth-marks	2 remains with cut-marks (40%)	0.08% burnt	0,5% burnt	0.76% cut-marks 0.91% burnt 0.48% tooth-marks/breakage
Agent	Anthropic (principal)/mammal carnivore (sporadic)	Anthropic (principal)/mammal carnivore (scavenger)	Anthropic	Nocturnal raptor/mammal carnivore/anthropic	Mammal carnivore	Mammal carnivore/nocturnal raptor/anthropic

Ant.: anterior; post.: posterior; "X": presence; "–": no data.

Ant.: antérieur; post.: postérieur; «X»: présence; «–»: pas de données.

not high, it is important to emphasize that, because of their size, small animals do not present as many direct modifications to bone surfaces as larger ones. They can be processed using only the teeth and hands without any tools, which often makes it difficult to distinguish these modifications from those caused by other predators. Other factors must therefore be taken into account in order to establish whether humans had a significant impact on the remains or not. Nevertheless, and despite tooth-marks associated to human activities were detected on a small proportion, they have always been associated to bending and breakage. It cannot be possible to associate them with other activities, and the clearly high carnivore activity makes to dismiss the possible idea of higher role of hominids on leporid remains. To this end, the Teixoneres assemblage has been compared with other archaeological accumulations (Table 5).

The values presented for level III of Teixoneres are close to those presented at level 4 of Canalettes (Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012), in terms of cut-marks or burned bones. The difference lies in the large number of shaft cylinders – which are associated with human consumption – that were observed at this French site (Rufà, 2013; Cochard, 2004a; Cochard et al., 2012). The low numbers of digested bones in Canalettes is also significant when comparing it with Teixoneres, where the proportion is higher. The case of level IV of Bolomor Cave is comparable (Blasco, 2011; Blasco and Fernández Peris, 2012a, 2012b; Blasco et al., 2013; Sanchis, 2010). This site, like level III of Teixoneres, presents low rates of cut-marks on bones. Digested bones are only incidentally present in the

Bolomor assemblage and there are a high number of thermal alterations, confirming the anthropic nature of the contribution. Level 4 of Abri du Maras can also be compared with Teixoneres level III. It presents very few lagomorph remains with butchery marks (NISP=2) and there is no evidence of burned bones, although leporid hair found on stone tools was proposed to demonstrate that they had been processed there (Hardy et al., 2013). Other analyses carried out of use-wear on stone tools provide evidence of small animal consumption at archaeological sites where there are no cut-marks on the remains. The Middle Palaeolithic of Payre (Ardèche, France) is such a case (Hardy and Moncel, 2011). Another example to compare it with is the Mousterian assemblage of Gruta do Caldeirão, Tomar, Portugal (Lloveras et al., 2011), which also contains few bones with cut-marks and no evidence of burning. It presents a comparable percentage of digested bones to level III of Teixoneres and the origin of its accumulation seems to be similar to that of Teixoneres level III. Most of these examples show that, despite the fact that direct evidences are scarce and – in some cases – mixed up with carnivore activity, Neanderthals could access a wide spectrum of prey, including leporids (Table 5).

Although the data from Teixoneres seems to indicate a low level of human activity at the site, it exists. Comparing with other Mousterian levels in the region such as level I of Arbreda Cave, Teixoneres level III shows a higher proportion of anthropogenic activity. Contrary to Arbreda, where mammal carnivore activity clearly predominated (Lloveras et al., 2010), Teixoneres level III seems to have more assortment in its accumulation.

Data from macromammals at Teixoneres level III also suggests that both humans and carnivores used the cave and performed actions linked to their consumption sequences (Rosell et al., 2010a, 2010b). In the case of hominins, the final phases of the butchery sequence took place in the cave. This has been determined from cut-marks related mainly to defleshing, although evidence of skinning and disarticulation have also been detected, as well as intentional bone breakage associated with marrow extraction. Thermal alterations are important, specifically those associated with double colorations, which suggest that bones were roasted when they still had meat adhering to them (Rosell et al., 2012).

In addition to this, the analysis of the rabbit assemblage could be linked to an occupational pattern and provide information about it. In the case of level III, it should be taken into account that leporids are just one group among a wide variety of species present at the site. This diversity may be a consequence of the hominins having better control and knowledge of the territory, which would indicate a pattern of long-term occupancy or a succession of short occupations where encounter rates play an important role (Blasco et al., 2013; Jones, 1983; Martínez, 2009).

The age and sex-ratio profiles of leporid population proposed by Jones (2006) and applied by Cochard et al. (2012) and Blasco et al. (2013) can be of assistance in determining the procurement system, which may have been related to knowledge of environment and, indirectly, to occupational pattern. These authors assume that an assemblage with high proportions of females (and, in many cases, infant leporids) might be linked to trapping near the burrows and, consequently, a good knowledge of the landscape. In contrast, higher or equal numbers of adult males might commonly be associated with individual acquisition of prey, more closely linked to encounter rates, and occurring opportunistically. In that respect, Teixoneres patterns seem to be related to individual acquisition of prey, because no sex profile predominates (Fig. 2). This pattern is similar to that observed at levels XI and XVII of the Bolomor Cave and TD10-1 of Gran Dolina (Blasco et al., 2013) and differs from the data presented at Bolomor IV (Blasco et al., 2013) and Canalettes 4 (Cochard et al., 2012). Nevertheless, these results should be taken as an approximation, because most of the lagomorph remains recovered at level III of Teixoneres were brought there by small mammal carnivores, or probably, *B. bubo*.

Regardless, the high levels of carnivore activity observed not only on leporid remains but also on ungulate remains (Rosell et al., 2010a, 2010b) reinforce the idea of successive short-term human occupations forming palimpsests (Sánchez-Hernández, 2013; Sánchez-Hernández et al., 2014). This is concluded from the facts that, first, there is no evidence of interaction between hominids and carnivores and, second there are very few bones with hominid and carnivore alterations on the same surface, so any overlapping appears to have been occasional.

Eagle owl and fox activity, and possibly the activity of other mammals (such as lynx or wolf) are strongly associated with situations of alternated occupation of the cave with hominins. Additionally, the taphonomic study,

linked to the occupational patterns and the presence of a high diversity of taxa that were consumed by hominins at the site – not only ungulates, but also leporids and other small prey – confirms that there was a broad spectrum of resources available for consumption by Neanderthals. This diversity of prey species also indicates the Neanderthals' adaptability to several different landscapes and, their overall knowledge of the environment. This was previously demonstrated by Henry et al. (2011) and Hardy et al. (2012), who found evidence of the use and consumption of plants from studies of phytoliths and microfossils in dental calculus taken from Neanderthal specimens. In the case of the Spanish site of El Sidrón, this vegetable component in the diet not only had nutritional value but also medicinal properties (Hardy et al., 2012), reflecting the Neanderthals' capabilities and their behavioral complexity.

5. Conclusions

The accumulation of leporid remains from level III of Teixoneres Cave is an example of a mixed assemblage in which different agents were active, forming a palimpsest. This study confirms that the assemblage was produced by a mix of contributions, in which carnivores played an important role. Fox (*V. vulpes*) and eagle owl (*B. bubo*) seem to have been the carnivores principally responsible for modifying the remains, as is demonstrated by modifications produced both mechanically and by digestive processes. However, other carnivores such as lynx cannot be discounted as agents that had a role in producing the assemblage.

Humans also took part in producing the assemblage, as is evidenced by cut-marks, intentional breakage to release fat/marrow, and burned bones. Human activity may possibly have been under-represented, because leporids can be processed without the use of tools. This study has proven that Neanderthals had a broad spectrum of animals available to them that they could potentially exploit. Of these, the leporids were not exceptional. Other species of ungulates were consumed at the site, and, on the basis of the encounter rates, leporids may well have been hunted. The wide variety of animals consumed by humans, together with the sex-ratio and age profiles of leporids and the presence of multiple carnivores might be linked to the idea of short-term occupational patterns at Teixoneres. These conclusions also reflect the Neanderthals' ability to adapt to new and different environmental conditions.

Acknowledgments

This research was supported with funding from the Spanish Ministry of Science and Innovation, projects nos. CGL2012-38434-C03-03, CGL2012-38358, CGL-BOS-2012-34717 and HAR2010-19957. Anna Rufà is the beneficiary of a predoctoral research fellowship FPU from the Ministry of Education, Culture and Sports, Spain (grant number: FPU12/00238). Ruth Blasco is a Beatriu de Pinós-A postdoctoral scholarship recipient from Generalitat de Catalunya and co-financed by the European Union through Marie Curie Actions, FP7. Finally, we would like to thank the Teixoneres research team and we would also acknowledge

the anonymous reviewers for their helpful comments on the previous draft of the manuscript.

References

- Alluè, E., Ibáñez, N., Saladié, P., Vaquero, M., 2010. Small preys and plant exploitation by Late Pleistocene hunter-gatherers. A case study from the Northeast of the Iberian Peninsula. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 2, 11–24.
- Andrews, P., 1990. *Owls Caves and Fossils*. The University Chicago Press, Chicago, 231 p.
- Balter, V., Simon, L., 2006. Diet behavior of the Saint-Césaire Neanderthal inferred from biogeochemical data inversion. *J. Hum. Evol.* 51 (4), 329–338.
- Binford, L.R., 1981. *Bones. Ancient men and modern myths*. Academic Press Inc, Orlando, Florida, 320 p.
- Blasco, R., 2008. Human consumption of tortoises at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *J. Archaeol. Sci.* 35, 2839–2848.
- Blasco, R., (PhD dissertation) 2011. *La amplitud de la dieta cárnica en el Pleistoceno medio peninsular: una aproximación a partir de la Cova del Bolomor (Tavernes de Valldigna, Valencia) y del Subnivel TD10-1 de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos)*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, 724 p.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012a. Small and large game: human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *C. R. Palevol.* 11, 265–282.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012b. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat. Int.* 252, 16–31.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sub-level of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 70, 124–144.
- Blasco Sancho, M.F., 1995. *Hombres, fieras y presas, estudio arqueológico y tafonómico del yacimiento del Paleolítico Medio en la cueva de Gabasa 1 (Huesca)*. Departamento de Ciencias de la Antigüedad (Área de Prehistoria), Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 205 p.
- Blasco, R., Blain, H.-A., Rosell, J., Diez, J.C., Huguet, R., Rodríguez, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2011. Earliest evidence for human consumption of tortoises in the European Early Pleistocene from Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain. *J. Hum. Evol.* 61, 409–503.
- Bocherens, H., Drucker, D., 2006. Dietary competition between Neanderthals and Modern Humans: insights from stable isotopes. In: Conard, N. (Ed.), *When Neanderthals and Modern Humans met*, Publications in Prehistory. KernsVerlag, Tübingen, pp. 129–143.
- Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the hunted? An introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago/London, 365 p.
- Bromage, T.G., 1984. Interpretation of Scanning Electron Microscope Images of Abraded Forming Bone Surfaces. *Am. J. Phys. Anthropol.* 64, 78–161.
- Brown, K., Fa, D.A., Finlayson, G., Finlayson, C., 2011. Small game and marine resource exploitation by Neanderthals: the evidence from Gibraltar. In: Bicho, N.F., Haws, J.A., Davis, L.G. (Eds.), *Trekking the shore: changing coastlines and the antiquity of coastal settlement, interdisciplinary contributions to archaeology*. Springer, pp. 247–272.
- Brugal, J.-P., 2006. Petit gibier et fonction de sites au Paléolithique supérieur: Les ensembles fauniques de la grotte d'Ancrerial (Porto de Mos, Estrémadure, Portugal). *Paléo* 18, 45–68.
- Brugal, J.-P., Fosse, P., 2004. Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'ouest. In: Brugal, J.-P., Fosse, P. (Eds.), *Actes du Symposium 3.3, UISPP Liège 2001*. Rev. Paléobiol., Genève 23 (2), 575–595.
- Callou, C., 1997. *Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre Oryctolagus) et du lièvre (genre Lepus) en Europe occidentale*. In: Desse, J., Desse-Berset, N. (Eds.), *Fiches D'ostéologie Animale Pour L'archéologie*, Centre de Recherches Archéologiques du CNRS 8, 20. Série B: Mammifères. APDCA, Valbonne-Sophia Antipolis, 24 p.
- Callou, C., 2003. *De la Garenne au Clapier: Étude archéozoologique du lapin en Europe occidentale*. Publications Scientifiques du Muséum, Paris, 360 p.
- Charles, R., Jacobi, R.M., 1994. The Late Glacial fauna from the Rovin Hood Cave, Creswell Crags: a re-assessment. *O.J.A.* 13 (1), 1–32.
- Cochard, D., (PhD dissertation) 2004a. *Les Léporidés dans la subsistance Paléolithique du Sud de la France*. Université Bordeaux I, France, 354 p.
- Cochard, D., 2004b. Influence de l'âge des proies sur les caractéristiques des accumulations de léporidés produites par le Hibou Grand-duc. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du Complément Alimentaire Aux Ressources Utilitaires*. Antibes, pp. 313–316.
- Cochard, D., 2004c. Étude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle: apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. In: Brugal, J.-P., Fosse, P. (Eds.), *Actes du Symposium 3.3, UISPP Liège 2001*. Rev. Paléobiol. Genève 23 (2), 659–673.
- Cochard, D., 2007. Caractérisation des apports de Léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologique à la couche VIII de la grotte Vaufray. In: XXVI Congrès Préhistorique de France, Centenaire de la Société Préhistorique Française, Vol. III, Avignon, 21–25 septembre 2004, pp. 467–480.
- Cochard, D., Brugal, J.-Ph., Morin, E., Meignen, L., 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canelettes, Aveyron. *France. Quat. Int.* 264, 32–51.
- Cruz-Urribe, K., Klein, R.G., 1998. Hyrax and hare bones from modern South African eagle roosts and the detection of eagle involvement in fossil bone assemblages. *J. Archaeol. Sci.* 25, 135–147.
- De Marfà, R., (PhD dissertation) 2009. *Els Lagomorfs (O. Lagomorpha, Cl. Mammalia) del Pliocè i el Pleistocè Europeus*. Universitat de Barcelona, Spain, 206 p.
- Delibes, M., Hiraldo, F., 1981. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean Ecosystem. In: Myers, K., MacInnes, C.D. (Eds.), *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. University of Guelph, Ontario, pp. 614–622.
- Domínguez Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C.P., 2007. *Deconstructing Oldovai. A taphonomy study of the Bed I sites*. Vertebrate Paleobiology and Paleanthropology Series, XVI. Springer, 339 p.
- Fa, J.E., Stewart, J.R., Lloveras, L., Vargas, J.M., 2013. Rabbits and hominin survival in Iberia. *J. Hum. Evol.* 64 (4), 233–241.
- Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J.J., Bartolotti, G.R., Finlayson, G., Sánchez, A., Giles, F., Rodríguez, J., Carrión, J., Fa, D.A., Rodríguez, J.M., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS ONE* 7 (9), e45927.
- Galván, B., Hernández, C.M., 2013. *El Salt d'Alcoi*. In: Cucart, C. (Ed.), *Jornades de difusió del quaternari. Neandertals, excavacions en curs*. Otinyent, Vall d'Albaida, pp. 5–7.
- García-Argüelles, P., Nadal, J., Estrada, A., 2004. Balma del Gai rockshelter: an Epipaleolithic rabbit skinning factory. *Actes du XIV^e Congrès UISPP, 1302*. Université de Liège, BAR, International Series, Oxford, pp. 115–120.
- Gaudzinski-Windheuser, S., Roebroeks, W., 2011. On Neanderthal subsistence in Last Interglacial forested environments in northern Europe. In: Conard, N.J., Richter, J. (Eds.), *Neanderthal lifeways, subsistence and technology*. Springer, New York, pp. 61–71.
- Guenouni, K.E., (PhD dissertation) 2000. *Les Lapins du Pléistocène moyen et supérieur de Quelques Sites Préhistoriques de l'Europe Méditerranée: Terra-Amata, Orgnac 3, Lazaret, Zafarraya*. Étude Paléontologique, Taphonomique et Archéologique. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 403 p.
- Guillem, P.M., Martínez Valle, R., 1991. Estudio de la alimentación de las rapaces nocturnas aplicado a la interpretación del registro faunístico arqueológico. *Saguntum* 24, 23–34.
- Hardy, B.L., Moncel, M.-H., 2011. Neanderthal use of fish, mammals, birds, starchy plants and wood 125–250,000 Years Ago. *PLoS ONE* 6 (8), e23768.
- Hardy, K., Buckley, S., Collins, M.J., Estalrich, A., Brothwell, D., Copeland, L., García-Taberner, A., García-Vargas, S., De la Rasiña, M., Lazuela-Fox, C., Huguet, R., Bastir, M., Santamaría, D., Madella, M., Wilson, J., Fernández Cortés, A., Rosas, A., 2012. Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften* 99 (8), 617–626.
- Hardy, B.L., Moncel, M.-H., Daujeard, C., Fernandes, P., Béarez, Ph., Desclaux, E., Chacon Navarro, M.G., Puaud, S., Galloti, R., 2013. Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quat. Sci. Rev.* 82, 23–40.
- Hawkes, K., O'Connell, J.F., Blurton Jones, N.G., 2001. Hunting and nuclear families. Some lessons from the Hadza about men's work. *Curr. Anthropol.* 42 (5), 681–709.
- Henry, A.G., Brooks, A.S., Piperno, D.R., 2011. Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). *P.N.A.S.* 108 (2), 486–491.
- Hockett, B.S., 1991. Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *Am. Antiq.* 56 (4), 667–679.

- Hockett, B.S., (PhD dissertation) 1993. Taphonomy of the leporid bones from Hogup Cave, Utah: Implications for Cultural Continuity in the Eastern Great Basin. University of Reno, NV, USA, 246 p.
- Hockett, B.S., 1995. Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and archaeological sites in the Great Basin. In: Moeller, R.W. (Ed.), *N. Am. Archeol.* 16 (3), 223–238.
- Hockett, B.S., 1996. Corroded, thinned and polished bones created by Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*): taphonomic implications for archaeological interpretations. *J. Archaeol. Sci.* 23, 587–591.
- Hockett, B.S., 1999. Taphonomy of a carnivore-accumulated rabbit bone assemblage from Picareiro Cave, central Portugal. *J. Iber. Archaeol.* 1, 225–230.
- Hockett, B.S., Haws, J.A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the western Mediterranean Basin. *J. Archaeol. Meth. Theor.* 9 (3), 269–302.
- Huguert, R., (PhD dissertation) 2007. Primeras Ocupaciones Humanas En La Península Ibérica: Paleoeconomía En La Sierra de Atapuerca (Burgos) y La Cuenca de Guadix-Baza (Granada) Durante El Pleistoceno Inferior. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, 578 p.
- Huguert, R., Saladié, P., Cáceres, I., Díez, C., Rosell, J., Bennàsar, M., Blasco, R., Esteban-Nadal, M., Gabucio, M.J., Rodríguez-Hidalgo, A., 2013. Successful subsistence strategies of the first humans in south-western Europe. *Quatern. Int.* 295, 168–182.
- Jones, K., 1983. Forager archaeology: The Aché of eastern Paraguay. In: Lemoine, G.M., MacEachern, A.S. (Eds.), *Carnivores, human scavengers & predators: A question of bone technology.* The University of Calgary, Archaeological Association, Calgary, pp. 171–191.
- Jones, E., 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *J. Anthropol. Archaeol.* 25, 275–289.
- Klein, R.G., Scott, K., 1986. Re-analysis of faunal assemblages from the Haua Fteah and other Late Quaternary archaeological sites in Cyrenaican Libya. *J. Archaeol. Sci.* 13, 515–542.
- Krajcarz, M., Krajcarz, M.T., 2012. The Red Fox (*Vulpes vulpes*) as an accumulator of bones in cave-like environments. *Int. J. Osteoarchaeol.* 1–17.
- Landt, M.J., (Thesis of master arts of Anthropology) 2004. Investigations of human gnawing on small mammal bones: among contemporary bofi foragers of the Central African Republic. Washington State University, Department of Anthropology, Washington, DC, 163 p.
- Landt, M.J., 2007. Tooth marks and human consumption: ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. *J. Archaeol. Sci.* 34, 1629–1640.
- Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008a. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91–100.
- Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008b. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) scats. *J. Archaeol. Sci.* 35 (1), 1–13.
- Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009a. The Eagle Owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator: taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *Int. J. Osteoarchaeol.* 19, 573–592.
- Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009b. Butchery, cooking and human consumption marks on rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) bones: an experimental study. *J. Taphonomy* 7 (2–3), 179–201.
- Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Nadal, J., Maroto, J., Soler, J., Soler, N., 2010. The application of actualistic studies to assess the taphonomic origin of Mustelian rabbit accumulations from Arbreda Cave (North-East Iberia). *Archaeofauna* 19, 99–119.
- Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Nadal, J., Zilhao, J., 2011. Who brought in the rabbits? Taphonomical analysis of Mousterian and Solutrean leporid accumulations from Gruta do Caldeirão (Tomar, Portugal). *J. Archaeol. Sci.* 38, 2434–2449.
- Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012a. Assessing the variability in taphonomic studies of modern leporid remains from Eagle Owl (*Bubo bubo*) nest assemblages: the importance of age of prey. *J. Archaeol. Sci.* 39, 3754–3764.
- Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012b. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *Int. J. Osteoarchaeol.* 22, 577–590.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J.I., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J., 2012. A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of South-western European Neanderthals: the contribution of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quat. Sci. Rev.* 43, 33–44.
- Lupo, K.D., Schmitt, D.N., 2002. Upper Paleolithic net-hunting, small prey exploitation, and women's work effort: a view from the ethnographic and ethnoarchaeological record of the Congo Basin. *J. Archaeol. Meth. Theor.* 9 (2), 147–179.
- Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate Taphonomy.* Cambridge University Press, New York, 524 p.
- Martínez, G., 2009. Human chewing bone surface modification and processing of small and medium prey amongst the Nukak (foragers of the Colombian Amazon). *J. Taphonomy* 7 (1), 1–20.
- Martínez Valle, R., (PhD dissertation) 1996. Fauna del Pleistoceno superior en el País Valenciano: aspectos económicos, huella de manipulación y valoración paleoambiental. Universitat de València, València, 336 p.
- Maylle, J.-B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Ann. Paleont. (Vert.)* 94, 187–208.
- Mondini, M., 2000. Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicaciones arqueológicas. *Archaeologia* 9, 151–164.
- Morin, E., Laroulandie, V., 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS ONE* 7, e32856.
- O'Connell, J.F., 2006. How did modern humans displace Neanderthals? Insights from hunter-gatherer ethnography and archaeology. In: Conard, N.J. (Ed.), *When Neanderthals and Modern Humans Met.* Kerns Verlag, Tübingen, pp. 43–65.
- Pavao, B., Stahl, P.W., 1999. Structural density assays of leporid skeletal elements with implications for Taphonomic, Actualistic and Archaeological Research. *J. Archaeol. Sci.* 26, 53–66.
- Payne, S., Munson, P.J., 1985. Ruby and how many squirrels? The destruction of bones by dogs. In: Fieller, N.R.J., Gilbertson, D.D., Ralph, N.G.A. (Eds.), *Palaeoecological investigations. Research design, methods and date analysis.* Symposium of the association for environmental archaeology, 266. BAR International Series, Oxford, pp. 31–39.
- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neanderthals and the intentional removal of feathers as evidence from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *P.N.A.S.* 108, 3888–3893.
- Pérez Ripoll, M., 1977. Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra. *Serie Trabajos Varios* 53. Servicio de Investigación Prehistórica de la Diputación de Valencia, Valencia, 147 p.
- Pérez Ripoll, M., 1991. Estudio zooarqueológico. In: Soler, J.M. (Ed.), *La Cueva del Lagrimal.* Alicante, pp. 145–158.
- Pérez Ripoll, M., 1993. Las marcas tafonómicas en huesos de lagomorfos. In: Fumanal, M.P., Bernabeu, J. (Eds.), *Estudios sobre Cuaternario.* Universitat de València, València, pp. 227–231.
- Pérez Ripoll, M., 2001. Marcas antrópicas en los huesos de conejo. In: Villaverde, V. (Ed.), *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en tierras valencianas.* Universitat de València, Spain, pp. 119–124.
- Pérez Ripoll, M., 2002. The importance of taphonomic studies of rabbit bones from archaeological sites. In: de Renzi, M. (Ed.), *Current topics on Taphonomy and Fossilization.* Ayuntamiento de Valencia, Valencia, pp. 499–508.
- Pérez Ripoll, M., 2004. La consommation humaine des lapins pendant le Paléolithique dans la région de València (Espagne) et l'étude des niveaux gravétiens de la Cova de les Cendres (Alicante). In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, Antibes,* pp. 191–206.
- Richards, M.P., Trinkaus, E., 2009. Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *P.N.A.S.* 106, 16034–16039.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Lloveras, Ll., Moreno-García, M., Saladié, P., Canals, A., Nadal, J., 2013. Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian Lynx (*Lynx pardinus*). *J. Archaeol. Sci.* 40, 3045–3031.
- Rosell, J., (PhD dissertation) 2001. Patrons d'aprofitament de les biomasses Animals durant el Pleistocè inferior i mig (Sierra de Atapuerca, Burgos) i superior (Abric Romaní, Barcelona). Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain, 329 p.
- Rosell, J., Blasco, R., 2009. Home sharing: carnivores in anthropogenic assemblages of the Middle Pleistocene. *J. Taphonomy* 7 (4), 305–324.
- Rosell, J., Blasco, R., Cebrià, A., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez, A., 2008. Mossegades i Levallois: les noves intervencions a la Cova de les Teixoneres (Moià, Bages). *Tribuna d'Arqueologia* 2008–2009, pp. 29–43.
- Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.I., Rodríguez, A., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2010a. A stop along the way: the role of Neanderthal groups at Level III of Teixoneres Cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternaire* 21 (2), 139–154.
- Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Cebrià, A., Morales, J.I., Rodríguez, A., Serrat, D., Carbonell, E., 2010b. Las ocupaciones en la Cova de les Teixoneres

- (Moia, Barcelona): Relaciones espaciales y grado de competencia entre hienas, osos y Neandertales durante el Pleistoceno superior. *Zona Arqueológica (Alcalá de Henares)* 13, 392–402.
- Rosell, J., Blasco, R., Fernández-Laso, M.C., Vaquero, M., Carbonell, E., 2012. Connecting areas: Faunal refits as a diagnostic element to identify synchronicity in the Abric Romaní archaeological assemblages. *Quat. Int.* 252, 56–67.
- Rufà, A., (Master Thesis) 2013. El consumo de pequeñas presas durante el Paleolítico medio. El caso de los lepóridos del nivel III de la Cova de les Teixoneres (Moia, Barcelona, España). Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain, 142 p.
- Salazar-García, D.C., Power, R.C., Sanchis, A., Villaverde, V., Walker, M.J., Henry, A.G., 2013. Neanderthal diets in central and southeastern Mediterranean Iberia. *Quatern. Int.* 318, 3–18.
- Sánchez-Hernández, C., (Master Thesis) 2013. Estimación de la duración de las ocupaciones neandertales en la Cova de les Teixoneres (Moia, Barcelona, España) a través del análisis del micro-desgaste dental en ungulados. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, Spain, 64 p.
- Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J., 2014. Short, but repeated Neanderthal visits to Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain): a combined analysis of tooth microwear patterns and seasonality. *J. Archaeol. Sci.* 49, 317–325.
- Sanchis, A., (Degree Thesis) 1999. Análisis tafonómico de los restos de *Oryctolagus cuniculus* a partir de la alimentación de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su comparación con materiales antrópicos. Universitat de València, Spain, 260 p.
- Sanchis, A., 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum* 32, 31–50.
- Sanchis, A., 2001. La interacción del hombre y las rapaces nocturnas en cavidades prehistóricas: inferencias a partir de los restos de lagomorfos. In: de Villaver, V. (Ed.), *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en tierras valencianas*. Universitat de València, Spain, pp. 125–128.
- Sanchis, A., (PhD dissertation) 2010. Los lagomorfos del Paleolítico medio de la región central y sudoriental del Mediterráneo ibérico. Caracterización tafonómica y taxonómica. Universitat de València, Spain, 605 p.
- Sanchis, A., Fernández Peris, J., 2008. Procesado y consumo antrópico de conejo en la Cova del Bolomor (Tavernes de La Valldigna, Valencia). *El Nivel XVIIIc (ca 350 Ka)*, *Complutum* 19 (1), 25–46.
- Sanchis, A., Pascual, J.L.L., 2011. Análisis de las acumulaciones oseas de una guardida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): Implicaciones Arqueológicas. *Archaeofauna* 20, 47–71.
- Sanchis, A., Morales, J.V., Pérez Ripoll, M., 2011. Creación de un referente experimental para el estudio de las alteraciones causadas por dientes humanos sobre huesos de conejo. In: Morgado, A., Baena, J., García, D. (Eds.), *La Investigación experimental aplicada a la Arqueología*. Actas del Segundo Congreso Internacional de Arqueología Experimental, Ronda (Málaga) November 2008. Imprenta Galindo S.L., Ronda, pp. 343–349.
- Schmidt, E., 1972. Tierknochenatlas. Atlas of animal bones for prehistorians, archaeologists and Quaternary geologists. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, 159 p.
- Schmitt, D.N., 1995. The taphonomy of golden eagle prey accumulations at Great Basin roots. *J. Ethnobiology* 15, 237–256.
- Schmitt, D.N., Juell, K.E., 1994. Toward the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. *J. Archaeol. Sci.* 21, 249–262.
- Shipman, P., 1981. Life history of a fossil. An introduction to Taphonomy and Paleoecology. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 224 p.
- Shipman, P., Rose, J., 1983. Early hominid hunting, butchering and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *J. Anthropol. Archaeol.* 2, 57–98.
- Stahl, P.W., 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *J. Archaeol. Meth. Theor.* 3 (1), 31–75.
- Steadman, D.W., Plourde, A., Burley, D.V., 2002. Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga. *South Pacific. J. Archaeol. Sci.* 29, 571–584.
- Stiner, M., 1994. Honor Among Thieves: A zooarchaeological study of Neanderthal ecology. Princeton University press, Princeton, NJ, USA, 447 p.
- Stiner, M.C., 2001. Thirty years on the Broad Spectrum Revolution and Paleolithic demography. *P.N.A.S.* 19, 6993–6996.
- Stiner, M.C., 2005. The Faunas of Hayonim Cave (Israel): A 200,000-Year Record of Paleolithic Diet, Demography & Society. American School of Prehistoric Research. Peabody Museum Press, Harvard University, Cambridge, MA, USA, 330 p.
- Stiner, M.C., Kuhn, S.L., Weiner, S., Bar-Yosef, O., 1995. Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological Bone. *J. Archaeol. Sci.* 22, 223–237.
- Tissoux, H., Falguères, C., Bahain, J.-J., Rosell, J., Cebria, A., Carbonell, E., Serrate, D., 2006. Datation par les séries de l'Uranium des occupations moustériennes de la grotte de Teixoneres (Moia, Province de Barcelone, Espagne). *Quaternaire* 17 (1), 27–33.
- Wynn, T., Coolidge, F.L., 2004. The expert Neanderthal mind. *J. Hum. Evol.* 46, 467–487.
- Yravedra, J., 2004. Implicaciones tafonómicas de las modificaciones óseas hechas por los verdaderos búhos (*Bubo bubo*) sobre los lagomorfos. In: Brugal, J.-P., Desse, J. (Eds.), *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du Complément Alimentaire Aux Ressources Utilitaires*. Antibes, pp. 321–324.
- Yravedra, J., 2006. Implicaciones tafonómicas del consumo de lagomorfos por búho real (*Bubo bubo*) en la interpretación de los yacimientos arqueológicos. *AnMurcia* 22, 33–47.
- Yravedra, J., 2011. A taphonomic Perspective on the origins of the faunal remains from Amalda Cave (Spain). *J. Taphonomy* 8 (4), 301–334.



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quaint



Who eats whom? Taphonomic analysis of the avian record from the Middle Paleolithic site of Teixonerres Cave (Moià, Barcelona, Spain)



Anna Rufà ^{a, b, *}, Ruth Blasco ^c, Florent Rivals ^{a, b, d}, Jordi Rosell ^{a, b}

^a IPHES; Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain

^b Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona, Spain

^c Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos, Spain

^d ICREA, Barcelona, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Available online 5 August 2015

Keywords:

Teixoneres Cave
Middle Paleolithic
Avian specimens
Nocturnal raptors
Mammalian carnivores
Neanderthals

ABSTRACT

Small animal bones, such as those of birds, are commonly found at many archaeological sites framed in the early Late Pleistocene. Teixonerres Cave, on the Iberian Peninsula, is one of these, and includes evidence of Neanderthal activities involving large game and, sporadically, smaller prey such as rabbits. Here, we present data from the avian assemblage recovered from this site, which is mainly comprised of specimens from the Corvidae and Phasianidae families. In order to determine which predators (hominins, mammalian carnivores and/or raptors) contributed to this avian accumulation, the general occupational dynamics within the site must first be understood. To this end, the bird remains obtained from the four main subunits excavated to date (IIa, IIb, IIIa, IIIb) have been analyzed from a taphonomic perspective. Our results show that the birds at the site mainly originated from non-hominin input episodes. While the activity of nocturnal raptors was found throughout the sequence, the activity of mammalian carnivores seems to be more intense in specific archaeological units. We compared the data yielded by our study with other data from the site, reinforcing the general position that hominins made use of the cave during short-term occupations, which alternated with predator use.

© 2015 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction

The presence of small animals in archaeological contexts is commonplace, especially in caves and shelters, which are often inhabited by predators such as birds of prey and mammalian carnivores. In one way or another, these animals carry out their regular activities in these places, often in alternation with the activities of hominins. Small animals can also die by natural causes at the site, giving rise to the mixing of their bones with those resulting from predation processes. The superposition of different events can lead to a combination of elements that are difficult to distinguish when the bones are studied thousands of years later. In this regard, few studies have focused on the taphonomic processes undergone by bird carcasses in order to determine possible accumulation processes. Ericson (1987) attempted an approach which would differentiate natural and cultural accumulations on the basis of anatomical representation of bones. He claimed that anthropogenic accumulations

would be expected to have a higher presence of hind leg bones, while in those produced by natural decomposition, the wings and legs would be equally preserved. Later, Livingston (1989) entered into the discussion, arguing that functional anatomy should be taken into account when estimating anatomical representation. Body parts developed for a specific use have increased bone density and, as a consequence, are better preserved in the archaeological record. This was also supported by Cruz (2005), who went even further and attempted to distinguish three different groups of birds based on their mode of locomotion, which would also have repercussions on their posterior preservation. Other authors have tried to make inferences about skeletal survivorship through birds scavenged by crows, as well as other mammal predators (Oliver and Graham, 1994). The most relevant reference works on predator activities involving avian remains are probably those developed by Laroulandie (2000, 2002), Bochenski (1997, 2005), Bochenski and Tomek (1994, 1997) and Bochenski et al. (1997, 1998, 1999, 2009). They studied how to characterize accumulations produced by different predators, with particular interest in different birds of prey. Moreover, they considered not only anatomical representation as a way to evaluate the agent generating the bone accumulations, but also other points, such as fragmentation and modifications caused by those agents.

* Corresponding author. IPHES; Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social, C/ Marcel·lí Domingo s/n. Campus Sescelades URV (Edifici W3), 43007 Tarragona, Spain.

E-mail address: arufa@iphes.cat (A. Rufà).

Notwithstanding those positive strides forward in the discipline, few detailed studies have been conducted on mammalian carnivore accumulations, making identifying them as a possible generating agent of avian assemblages complicated (e.g., Laroulandie, 2000; Mallye et al., 2008; Monchot and Gendron, 2013; Rodríguez-Hidalgo et al., 2016). Serjeantson (2009) pointed out that, for mammalian carnivores, birds are less attractive than other mammals due to the scarcity of cancellous tissues and the lower bone-marrow content. However, mammal carnivores can be involved in these accumulations, and the remains they leave should be studied.

The need to assess possible avian accumulators as well as other small prey in archaeological sites has become an important issue in evaluating the occupational patterns within these places, including how they interact with hominins (e.g. Binford, 1981; Stiner, 1994; Blasco Sancho, 1995; Brugal and Fosse, 2004; Domínguez Rodrigo et al., 2007; Rosell and Blasco, 2009; Yravedra, 2011). Bird remains in Pleistocene archaeological sites have typically been associated with non-human predation because it is generally accepted that their contribution to the human diet in early periods was relatively slight. Although it is true that predator activities are the main cause of death of these small fast prey in Pleistocene archaeological contexts, human processing of birds has been documented in Middle Paleolithic deposits, including those of Grotta di Fumane and Grotta del Rio Secco (Italy) (Fiore et al., 2004; Peresani et al., 2011; Romandini et al., 2014), Combe-Grenal, Les Fieux and Mandrin Cave (France) (Morin and Laroulandie, 2012; Romandini et al., 2014), Salzgitter-Lebenstedt (Germany) (Gaudzinski and Niven, 2009), Gorham's, Ibex and Vanguard Caves (Gibraltar) (Finlayson et al., 2012; Blasco et al., 2014), Krapina (Croatia) (Radović et al., 2015), and Bolomor Cave (Spain) (Blasco and Peris, 2009; Blasco and Fernández Peris, 2012a; Blasco and Fernández Peris, 2012b; Blasco et al., 2013), among others.

In spite of their sporadic occurrence, the acquisition of small fast prey by Neanderthals has been demonstrated by the leporids recovered from the Middle Paleolithic site of Teixoneres Cave (Rufà et al., 2014), the core site of our research here. Both hominin and carnivore activity has been documented on larger fauna and leporid remains (Rosell et al., 2008, 2010a, 2010b; Rufà et al., 2014), but no further study has been carried out on the avian specimens to date, even though they are quite numerous and present throughout the excavated sequence. Previous studies done on the leporid remains at Teixoneres record a high incidence of mammalian carnivore and nocturnal raptor activity (Rufà et al., 2014). For this reason, it may be interesting to determine whether these dynamics have continuity in the avian specimens or not. To achieve this objective, all avian remains recovered from the Teixoneres sequence have been considered. Possible differences among species or family groups may also suggest a differential acquisition of prey, which should be demonstrated or refuted through the examination of the bones.

2. Materials and methods

2.1. Teixoneres Cave

Teixoneres Cave is located near the village of Moià (Barcelona, Spain), in the north-eastern corner of the Iberian Peninsula. It is part of the karst system of Coves del Toll, drained by the Torrent del Mal. It was discovered in the 1940s, from which time it was excavated by different research teams until the 1990s (Rosell et al., 2008). In 2003, a multidisciplinary research team from the Catalan Institute of Human Paleoecology and Social Evolution (IPHES) headed up new excavations, which are still under way.

The cave is composed of three main chambers (X, Y and Z) that together form a U-shape measuring 30 m in diameter. Two access points can be distinguished. The main access point, which the

excavation has focused on over the last few years, is in chamber X. The second, smaller entrance is in chamber Z (Fig. 1). Chamber X is where the most human activity has been documented (Rosell et al., 2010a). However, to date, little information has been documented about the uppermost levels. The upper part of the archaeological sequence was mainly excavated during the 1940s and 1990s, removing a considerable section of level II. The materials recovered during this fieldwork remain unknown.

Ten archaeo-paleontological levels make up the stratigraphy of the site. In turn, they are divided into 15 subunits, including two speleothems (units I and IV). These speleothems have been dated using uranium–thorium techniques to a range of ca.14–16 ka (unit I) to ca. 100 ka (unit IV) (Tissoux et al., 2006). Paleocological data also confirms the dating and delimits the uppermost part of the stratigraphy in a range between MIS 4–MIS 2 (López-García et al., 2012).

Five formation phases can be distinguished in the stratigraphy (Rosell et al., 2010a) at the site. The first is formed by the speleothem of unit I. The second phase is comprised of lutites and limestone blocks forming units II and III (Fig. 1). In spite of the homogeneity of its formation, some differences can be appreciated between the two levels. Unit II consists of lutites with small dispersed limestone blocks. A distinction between two archaeological levels (IIa and IIb) has been drawn due to the presence of large fallen limestone blocks at the base of IIa. In turn, at least two different subunits (IIIa and IIIb) can be appreciated in unit III. They can be distinguished by a) an increased presence of reddish clays in IIIb, b) fallen limestone blocks at the base of IIIa and c) the intensification of archaeological material in IIIb. The sediments forming both levels have clays and silts of allochthonous colluvial origin, which entered into the cave through two points: the main entrance and a chimney located in the northeastern section of the cave. Limestone blocks that fell from the walls and the roof of the cave are present as autochthonous input. No evidence of water streams were detected inasmuch as no rounded-angle gravel accumulations were documented in the cave. The package is closed by the speleothem forming phase 3 (unit IV). Paleocological data from phase 2 indicate a semi-open forest, with colder and drier conditions in unit II and warmer and more humid conditions during the formation of unit III (López-García et al., 2012).

The faunal assemblage in these levels is made up of a wide diversity of species. Both herbivores and carnivores are abundant, with the presence of bear (*Ursus spelaeus*), hyena (*Crocuta crocuta*), wolf (*Canis lupus*), fox (*Vulpes vulpes*), lynx (*Lynx* sp.), badger (*Meles meles*), rhinoceros (*Stephanorhinus hemitoechus*), horse (*Equus ferus*), wild ass (*Equus hydruntinus*), deer (*Cervus elaphus*), roe deer (*Capreolus capreolus*), bovids (*Bos/Bison*) and caprids (Caprini), as well as wild boar (*Sus scrofa*) and small animals such as tortoise (*Testudo hermannii*) and rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). Human activity has been confirmed by the presence of cut marks, burning damage and fresh fractures, mainly on ungulates (Rosell et al., 2010a, 2010b). Small prey consumption has also been documented on leporid remains, although their consumption by hominins does not seem to be recurrent in the site (Rufà et al., 2014).

The lithic tools, mainly made of chert and quartz, were produced from different raw materials from local and semi-local outcrops. In unit III (number of lithic remains: 2123), the knapping activity is fragmented, consisting of flakes and final products, with some retouched tools, all of which are typically Mousterian. Cores normally exhibit the final reduction stage, with the presence of Levallois elements. Pseudo-Levallois points also stand out in the assemblage. Unit II (number of lithic remains: 45) has been affected by the loss of materials from former excavations. Most of the elements recovered during the current excavation are small fragments and knapping chips. Only one core has been recovered.

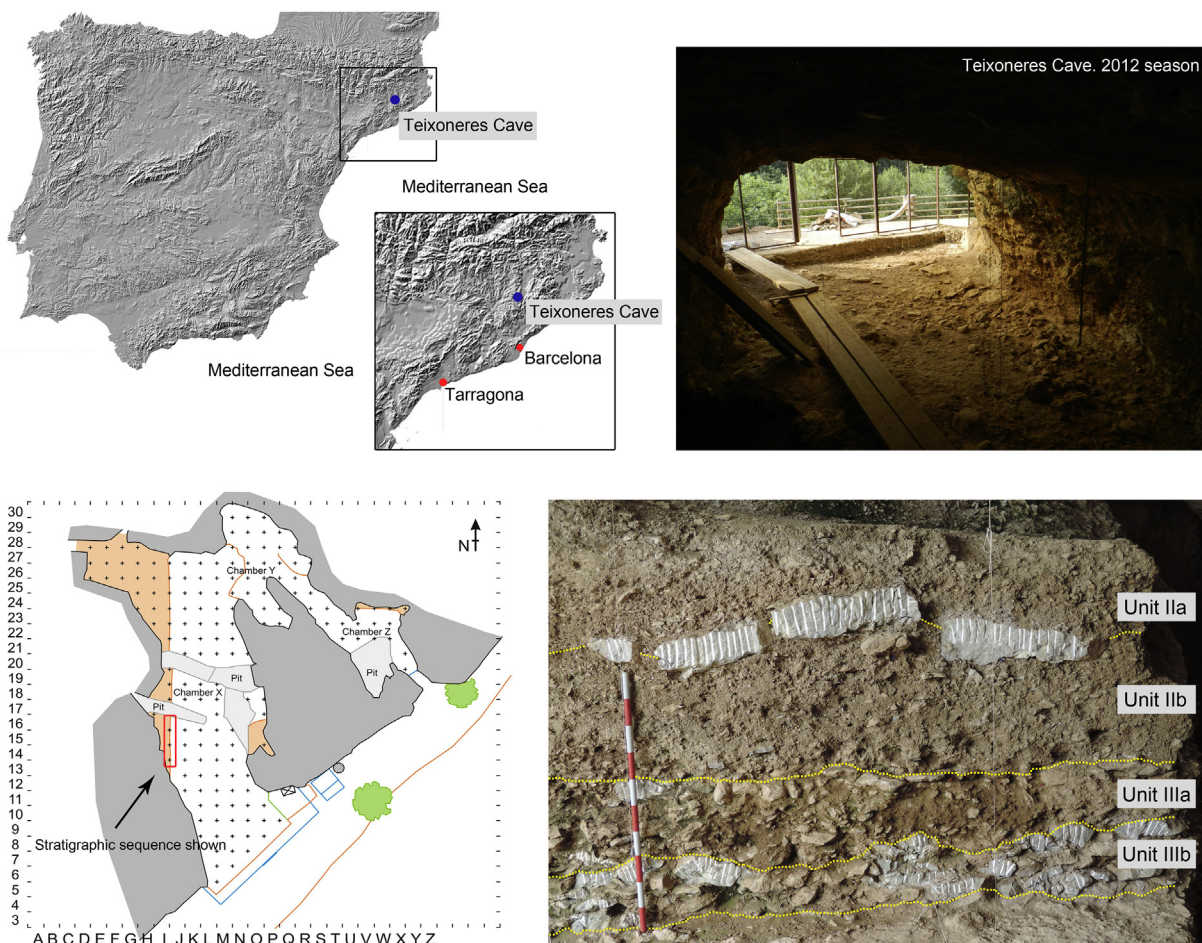


Fig. 1. Situation of Teixoneres Cave in the Iberian Peninsula, topography in relation to the grid system used during the fieldwork, and the upper stratigraphic profile showing the units included in this study.

In addition to faunal and lithic remains, the presence of hearths is confirmed in both units. Although unit II was poorly preserved when the present excavation project began, some rubefaction was identified, which may correspond to sediment alterations produced by thermal exposure (Rosell et al., 2010a). Better preserved hearths were discovered at the entrance of the cavity in unit III.

Despite hominin activity at the site, carnivores play an important role throughout the sequence. Hyenas, cave bears, small carnivores and nocturnal raptors inhabited the cave at different times. This occupational dynamic was occasionally interrupted by Neanderthal occupations, which seem to have been short and sporadic (Rosell et al., 2010a, 2010b; Rufà et al., 2014; Sánchez-Hernández et al., 2014).

2.2. Methodology

All the bird bones analyzed in the present work were recovered during the excavation fieldwork undertaken from 2003 to 2013, coming from units II and III of chamber X. To get more accurate data, subunit divisions have been taken into account (IIa, IIb, IIIa, IIIb). Although this differentiation was not considered for the leporid remains (Rufà et al., 2014), the avian specimens seem to be clearly defined in terms of the subunit boundaries.

All of the specimens were recovered during the excavation process using a 3D recording method. The sediment removed from the field was water-screened on a superimposed mesh from 5 to 0.5 mm in order to recover the smaller remains. This is especially important for bones of small animals such as birds, which could go unnoticed during the excavation because of their small size.

The analysis of the avian bones was conducted based on taphonomy (Binford, 1981; Brain, 1981; Lyman, 1994; Reitz and Wing, 1999; Serjeantson, 2009). Each bone was identified in terms of anatomical element. In addition, morphometric differentiation was used for taxonomic classification (Erbersdobler, 1968; Kraft, 1972; Tomek and Bochenski, 2000; Bochenski and Tomek, 2009). When a specific assignment was not possible, the bones were grouped by genus (e.g. *Pyrrhocorax* sp.), family (e.g. Corvidae) or order (e.g. Passeriformes). Undetermined bones were classified by their morphology (long, flat, irregular) and size categories: large (e.g. eagle owl), medium (e.g. partridge), small (e.g. most Passeriformes). Immature individuals were distinguished from adults using the degree of ossification of the cortical tissues (Hargrave, 1970; Lefèvre and Pasquet, 1994). Moreover, all of the remains were used for the quantification of the assemblage. The number of identified specimens (NISP) and the minimum number of elements (MNE) were computed to estimate a minimum number of individuals (MNI). The age profile and the repeated anatomical portions as well as laterality of elements were used to evaluate the MNE and MNI (Schmid, 1972). From them, the percentage of minimal anatomical units (MAU) was calculated to assess how many bones were recovered compared to the number that should have been found (Brain, 1981; Lyman, 1994).

Although sex differences can be appreciated in some elements through the presence of spurs in male tarsometatarsi of Galliformes or by the presence of the medullary bone in some females, in most cases was not possible to determine the sex of the birds. For this reason, this variable was not included in the general count.

Nonetheless, the presence of the medullary bone in some elements can provide information not only about sex, but also about occupation seasonality (Serjeantson, 2009). The sex of the avian specimens was therefore recorded whenever possible.

Apart from MNE and MAU, wing to leg bone ratio was used to assess possible useful data about anatomical representation (Ericson, 1987; Livingston, 1989). Core to limb bone ratio was also computed (Bramwell et al., 1987; Bochenski, 2005). Wing to leg ratio is the percentage resulting from dividing the total number of wing remains (humeri, ulnae and carpometacarpi) by the sum of the wing and leg remains (femora, tibiotarsi and tarsometatarsi). On the other hand, core to limb ratio was computed as a percentage resulting from dividing the total core elements (sternums, coracoids, scapulae and pelvises) by the sum of the core and limb bones (humeri, femora, radii, ulnae, tibiotarsi, carpometacarpi, tarsometatarsi).

Bone completeness was also considered in the analysis. Complete bones were evaluated considering three main degrees of completeness: high (>60% bones complete); moderate (30–60% complete); and low (<30% complete), a system previously used by Bochenski (2005). Fresh and dry fractures were distinguished (Steadman et al., 2002; Laroulandie and Lefèvre, 2014) to differentiate between possible hominin/carnivore contributions and postdepositional fragmentation. Green or fresh fractures are characterized by the presence of oblique angles and smooth edges, while the others are usually more transversal with straight rough edges.

A Euromex stereomicroscope with 45× magnification was used for the taphonomic analysis of the bones. Carnivore modifications generated from chewing were recorded, and included pits, punctures, scores, notches, crenulated edges, pitting and/or gnawing (Binford, 1981). Their quantification, situation, and orientation were entered in a database. Measurements were taken of the pits, punctures, notches and scores. Although these measurements were not specifically used in the present research, they may be useful for future work. Beak-marks do not seem to be present in the assemblage, as these tend to have triangular or irregular morphologies (Laroulandie, 2002; Bochenski et al., 2009). Nonetheless, their presence has not been completely ruled out, as they can sometimes be confused with pits caused by mammalian carnivores.

Chemical alterations produced by gastric acids were also identified. A scale of five degrees of corrosion was used to evaluate the damage on the bones (Andrews, 1990), in which 0 refers to a complete

lack of alteration of the bones and 4 refers to bones with extreme corrosion that have undergone a severe degree of destruction.

The wide variety of predators liable to accumulate bird remains in the surroundings of Teixoneres Cave requires a comparison of the results from the Teixoneres subunits with those obtained in other accumulations produced by different agents. Several studies have focused on finding the characteristic patterns of modification caused by bird predators. They include accumulations generated by eagles and falcons (Mlíkovský, 1996; Bochenski et al., 1997, 1998, 1999, 2009; Laroulandie, 2000, 2002; Bochenski and Tornberg, 2003) or other mammalian carnivores such as foxes (Laroulandie, 2000) and genets (Laroulandie, 2000), among others. Human activity on birds can also be determined through comparisons with experimental and archaeological studies carried out on anthropogenic accumulations (Laroulandie, 2000, 2001, 2004, 2005; Laroulandie et al., 2008; Blasco and Fernández Peris, 2009; Blasco et al., 2014). Weathering has been observed and recorded as a postdepositional modification due to its implication for the preservation of bones. The degrees established by Behrensmeyer (1978), Behrensmeyer et al. (2003) and Cruz (2008) were used to evaluate damage on bones, from 0 (no damage) to 5. Trampling has also been recorded and described here as striations appearing isolated or form groups in a straight pattern of variable length, width, and delineation, following the criteria observed and discussed by several researchers (Andrews and Cook, 1985; Blasco et al., 2008; Domínguez-Rodrigo et al., 2009).

3. Results

A total of 492 avian specimens were analyzed for this study. The remains were distributed in four archaeo-stratigraphic units; sub-unit IIIa had the fewest specimens and unit IIIb the most (IIa = 102; IIb = 146; IIIa = 93; IIIb = 151). As a general trend, the Corvidae family was the most common in all the units in terms of total NISP (IIa = 65.7%; IIb = 47.9%; IIIa = 47.3%; IIIb = 46.4%) and MNE (IIa = 60; IIb = 65; IIIa = 42; IIIb = 65), and is represented by different species (Table 1). The Phasianidae family is the second largest group. The Strigidae and Columbidae occur sporadically in some of the units, represented by not more than three remains. Apart from that, a high appearance of remains with no taxonomical attribution classified in the medium-sized group must also be

Table 1
 NISP, MNE and MNI of the avian specimens present at Teixoneres Cave, by archaeological subunits.

	IIa			IIb			IIIa			IIIb		
	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI
<i>Alecto rufa</i>	4	4	1	2	2	1	3	3	2	3	3	2
<i>Perdix perdix</i>	2	2	1	10	9	2	13	13	5	2	2	1
Phasianidae indet.	3	3	1	16	15	2	3	3	1	9	8	2
<i>Columba livia/oenas</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1
<i>Pica pica</i>	3	3	1	–	–	–	–	–	–	5	5	2
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	5	5	2	6	6	2	4	4	1	4	4	2
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	7	6	2	21	20	2 + 1(i)	7	6	2	13	13	5
<i>Pyrrhocorax</i> sp.	6	5	2	5	5	1 + 1(i)	6	6	2	5	5	2
<i>Corvus monedula</i>	4	4	2 + 1(i)	1	1	1	–	–	–	4	4	2
<i>Corvus corone</i>	–	–	–	4	4	1	2	2	1	1	1	1
Corvidae indet.	42	37	10	33	29	4 + 2(i)	25	24	6	38	33	7
<i>Bubo bubo</i>	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Strigidae indet.	2	2	1	1	1	1	1	1	1	–	–	–
Medium Passeriformes	–	–	–	2	2	1	1	1	1	6	6	3
Small Passeriformes	–	–	–	2	2	1	1	1	1	14	13	4
Aves, indet. (large size)	–	–	–	1	1	–	1	1	–	–	–	–
Aves, indet. (medium size)	23	23	–	42	41	–	26	26	–	43	42	–
Aves, indet. (small size)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	3	–
Total	102	95	25	146	138	23	93	91	23	151	143	34

Note that the avian specimens are mainly adult individuals. Immature individuals are marked with "(i)".

considered. It may be possible that the bones included in this category correspond to the identified avian specimens from other groups. However, the fragmentation of the elements included in this size group makes its taxonomic identification impossible.

Regarding the total MNI, a general number of 25 has been calculated for subunit IIa; 23 for IIb; 23 for IIIa; and 34 for IIIb (Table 1). Most of the individuals were determined by the humeri and ulnae. Again, the Corvidae species stands out in all of the units, representing over 52% of the individuals in each unit (IIa = 80%; IIb = 65.2%; IIIa = 52.2%; IIIb = 61.8%). The MNI of the Phasianidae is also noteworthy (IIa = 12%; IIb = 21.7%; IIIa = 34.8%; IIIb = 14.7%). Only one member of the Columbidae family (*Columba livia/oenas*) was present at the site (subunit IIIb). Among the Corvidae, the largest group, undetermined corvids were recovered from every subunit, but *Pyrrhonorax pyrrhonorax* was the most common determined species, especially in IIb and IIIb (Table 1). On the other hand, *Perdix perdix* and *Alectoris rufa* were abundant within the Phasianidae family. At least one individual was recovered from every subunit. *P. perdix* stands out in IIIa with five individuals. Passeriformes, especially the smallest ones, were found in higher numbers in IIIb.

Adult individuals predominate in every unit. In the case of units IIIa and IIIb they represent 100% of the assemblage. Only one immature individual was found in subunit IIa (3.4% of the subunit), a *Corvus monedula*, representing 5% of the total Corvidae individuals from the subunit. In subunit IIb, four immature individuals were recovered (17.4% of the assemblage), all of them in the Corvidae family, and representing 26.7% of the total number of corvids.

Although sex identification was not used in the general count, the presence of the medullary bone in the long bones was seen in at least in four specimens. All of the remains with this characteristic correspond to a member of the Corvidae family. In subunit IIa, one tibiotarsus of *P. pica* and one ulna of an undetermined member of the Corvidae family were recovered. The tibiotarsus presents medullary bone surrounding the bone wall, while medullary bone fills the entire interior of the ulna. In subunit IIIb, two additional bones with medullary bone were recovered. They correspond to one ulna of *Pyrrhonorax* sp. and one ulna of an undetermined Corvidae. In both cases, the medullary bone only surrounds the bone wall, without completely filling the interior of the bone.

%MAU was considered to assess the actual anatomical representation in the assemblage. On the whole, the long bones predominate in all taxa, especially in the group of medium-sized elements that could not be taxonomically attributed. Stylopodials, zeugopodials and metapodials were well represented, despite some considerable biases. This is due to the low representation of some species, commonly characterized by a single remain (Table 2). In terms of skeletal elements, the humeri, ulnae and carpometacarpus were present in the majority of taxa, marked by an abundance of Corvidae family elements. This is the case of *Pyrrhonorax pyrrhonorax*, where humeri were found for 83.3% of these birds in subunit IIb; 100% of the ulnae were present in IIIb and 50% of the carpometacarpus in IIIa.

Among the larger families, substantial differences can be appreciated between the Corvidae and Phasianidae. Although long bones predominate in both assemblages, leg bones are more common than wing bones among the Phasianidae. This is especially clear in the substantial presence of tarsometatarsi in all of the phasianids (more than 50% in all taxa and subunits). Meanwhile, among the Corvidae taxa, the carpometacarpus are more common (Table 2). These differences are illustrated by the wing to leg ratio. The wing to leg ratio exhibits a predominance of wings over legs in all of the assemblages: 63.1% in IIa; 65.7% in IIb; 66.7% in IIIa; and

66.7% in IIIb (Table 3). However, considering taxa grouped by families, the proportion of wings among the phasianids is extremely low in some of the units (11.1% in IIa; 60.9% in IIb; 26.3% in IIIa; and 42.9% in IIIb), such as IIa and IIIa, in which legs are relevant. Nonetheless, it should be taken into account that phasianid bones are not so important in number of remains and these data should be taken carefully. On the other hand, the proportion of wings increases if only the Corvidae family is considered (71.9% in IIa; 67.8% in IIb; 84.6% in IIIa; and 74.2% in IIIb). What is true for all the units and species is that the ratio of core to limb bones shows a predominance of limb bones over core elements (5.5% in IIa; 17.1% in IIb; 9.6% in IIIa; and 6.1% in IIIb).

Fragmentation is high, and is found in over 70% of the remains (Table 3). The percentage of complete bones is low: 12.7% (IIa), 21.9% (IIb), 29% (IIIa), and 23.8% (IIIb). Among the complete bones, small elements such as the acropodials stand out, and are between 66.7% and 100% complete in all of the units. Breakage particularly affects the long bones. Both proximal and distal parts were found. Isolated shaft fragments are not as usual, but diaphyses with proximal or distal ends are common. In addition to fragmentation, fracture planes were analyzed in 47 cases in unit IIa, 67 in IIb, 31 in IIIa, and 45 in IIIb. Our results show that 87.2% (IIa), 92.5% (IIb), 96.8% (IIIa) and 95.6% (IIIb) of the total analyzed fractures were produced when the bone was still fresh. Nonetheless, the fragile structure of bird bones makes them more susceptible to breakage, which would suggest that some of the bones were subjected to modern breakage.

Non-human predatory activities have been documented in all of the units (Table 3): $n = 40$ (39.2%) in IIa; $n = 46$ (31.5%) in IIb; $n = 51$ (54.8%) in IIIa; and $n = 46$ (30.5%) in IIIb. Digestive modifications are much more abundant than mechanical alterations in the lower units (IIIa, IIIb). The incidence of carnivore modifications is concentrated on the long bones (stylopodials, zeugopodials and metapodials). Other anatomical parts, such as the axial skeleton, girdles and acropodials also present signs of carnivore activity, but these occur less frequently (Fig. 2). The modifications do not seem to suggest any one preferential taxon for consumption. The representation profile documented at the site is the same as the profile of elements consumed by carnivores (mammalian carnivores and/or raptors).

Mechanical modifications represent 24.5% of the total specimens in IIa ($n = 25$); 14.4% in IIb ($n = 21$); 23.7% in IIIa ($n = 22$); and 8% in IIIb ($n = 12$). Although the girdles (scapulae, coracoids) and sternums presented occasional alterations, the long bones were most frequently affected by tooth marks. The humeri and ulnae were the most affected in all of the assemblages. As an example, the humeri account for more than 20% of the total elements with mechanical modifications and, in the case of unit IIa, 56% of the total humeri in the deposit were altered. Meanwhile, the ulnae are important considering the number of modified remains (ranging from 17% to 28%), but the percentage of altered bones is lower compared to the total number of ulnae in the subunit, and never surpasses 29% of the total.

A considerable incidence of carnivore chewing was found on the metaphyses and diaphyses. The epiphyses were also affected, but to a lesser extent if the disposition of modifications is considered. Mechanical modifications affect less than 27% of the epiphyses in all units. In terms of modification types, pits/punctures and scores are the most abundant (Fig. 2). They can be found isolated or with other tooth marks (bilaterally or on the same face of the bone). Notches, crenulated edges, pitting and/or gnawing were also documented, although usually they tend to appear in combination with other modifications.

Digestive corrosion was found in all of the subunits of Teixoner Cave: 19.6% (IIa), 19.2% (IIb), 35.5% (IIIa) and 24.5% (IIIb). In

Table 2
 MNE and (%MAU) of the elements present at Teixoneres distributed by taxa and archaeological subunits (IIa, IIb, IIIa, IIIb).

		Beak	Vertebra	Rib	Sternum	Coracoid	Scapula	Pelvis	Humerus	Femur	Radius	Ulna	Tib	Cmc	Tmt	Wing phx.	Leg phx.	Term. phx.	Long indet.
<i>Alectois rufa</i>	IIa											1(50)		1(50)	2(100)				
	IIb														2(100)				
	IIIa														3(75)				
	IIIb											1(25)			2(50)				
<i>Perdix perdix</i>	IIa									1(50)									
	IIb								3(75)	1(25)		1(25)		2(50)	2(50)				
	IIIa								3(30)	1(10)		1(10)	2(20)	1(10)	5(100)				
	IIIb								1(50)						1(50)				
Phasianidae indet.	IIa												1(50)		2(100)				
	IIb					3(75)			3(75)		1(25)	3(75)	1(25)	1(25)	3(75)				
	IIIa									1(50)					2(100)				
	IIIb								1(25)	1(25)		2(50)			4(100)				
<i>Columba livia/oenas</i>	IIIb									1(50)									
<i>Pica pica</i>	IIa											1(50)	1(50)		1(50)				
	IIIb								1(25)			1(25)	1(25)	2(50)					
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	IIa								1(25)			1(25)		2(50)	1(25)				
	IIb											1(25)		3(75)	2(50)				
	IIIa					1(50)			2(100)			1(50)							
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	IIIb								2(50)					1(25)	1(25)				
	IIa					1(25)			1(25)			3(75)		1(25)					
	IIb					2(33.3)	1(16.7)		5(83.6)	4(66.7)	1(16.7)	2(33.3)	1(25)	2(50)	2(33.3)	2(33.3)	1(16.7)		
<i>Pyrrhocorax sp.</i>	IIIb								5(50)	1(16.7)		6(100)		1(16.7)					
	IIa								2(50)			2(50)		1(25)					
	IIb								2(50)			1(25)		1(25)		1(8.3)			
<i>Corvus monedula</i>	IIIa								2(50)			2(50)		2(50)					
	IIIb								2(50)	1(25)		2(50)							
	IIa													4(66.7)					
<i>Corvus corone</i>	IIIb					1(25)			1(25)					2(50)					
	IIb								1(50)	1(50)				2(100)					
	IIIa								2(100)										
Corvidae indet.	IIIb													1(50)					
	IIa								5(25)	4(20)	2(10)	4(20)	7(35)	13(65)	2(10)				
	IIb					3(25)	1(8.3)		6(50)	2(16.7)		6(50)	2(16.7)	6(50)	3(25)				
	IIIa				1(16.7)	2(16.7)			5(41.7)	3(25)		10(83.3)		1(8.3)	1(8.3)	1(2.8)			
<i>Bubo bubo</i>	IIIb								8(57.1)	4(28.6)		9(64.3)	5(35.7)	2(14.3)	2(14.3)				
	IIa									1(70)									
	IIa														1(50)		1(5)		
	IIIa														1(50)				
Medium Passeriformes	IIIb								1(50)					1(50)					
	IIIa								1(50)										
	IIIb								2(33.3)			1(16.7)		1(16.7)	2(33.3)				
Small Passeriformes	IIb					1(50)						1(50)						1(12.5)	
	IIIa											1(50)							
Aves, indet. (large size)	IIIb																	1(12.5)	
	IIIa																		1(-)
	IIIb	1(25)							5(62.5)			4(50)		2(25)	1(12.5)				
Aves, indet. (medium size)	IIa			1(-)	1(25)	1(12.5)	1(25)		1(12.5)			4(50)	3(37.5)		1(12.5)		2(2.5)		7(-)
	IIb		3(-)		1(20)		3(30)	3(60)	1(10)	1(10)	1(10)	7(70)	3(30)		1(10)		9(9)		8(-)
	IIIa				1(25)		1(12.5)	2(50)	3(37.5)			4(50)	3(37.5)	3(37.5)	1(12.5)		3(3.8)	1(3.1)	4(-)
Aves, indet. (small size)	IIIb		2(-)	1(-)		2(20)		2(40)	1(10)		2(20)	7(70)	7(70)		3(30)		5(5)	1(2.5)	9(-)
	IIIb	1(100)									1(50)	1(50)							

Tib(iotarsus), Cmc (carpometacarpus), Tmt (tarsometatarsus), phx (phalanx), Term(inal) phx(phalanx), Long indet(erninate).

Table 3
 General trends of Teixoneres cave assemblages, considering some of the main described characteristics.

Subunit		Ila	Ilb	IIla	IIlb
Total NISP		102	146	93	151
Anatomical representation	Wing/leg	wing > leg (Phasianidae)	wing < leg	wing > leg (Phasianidae)	wing < leg
	Core/limb	core < limb	core < limb	core < limb	core < limb
Completeness (%)		12.7	21.9	29	23.8
Non-human predator modifications	Mechanical modifications	General (%) Pits/punctures (%) Scores (%)	14.4 2.7 9.6	23.7 6.8 4.1	8 6.7 1.3
	Digestive damage	General (%) G1 (%) G2 (%)	19.6 100 –	19.2 100 –	35.5 24 6

> more than; < less than. "General (%)" means the general percentage of modifications produced by non-human predators. G1 (grade 1 or light), G2 (grade 2 or moderate).

general, all of the bones may have been subjected to digestive processes as no substantial differences stand out with regard to the anatomical profile represented in the site. The ulnae, for example, are more abundant among the digested remains in all of the units, but this is due to their relative abundance in the entire assemblage, and not as a consequence of increased incidence on this specific element. The smallest bones are more greatly affected by corrosion, as in the case of carpometacarpi (Fig. 2).

Notwithstanding the percentages of digestive damage, the degree of corrosion is light (grade 1) in all four units, consisting of some porous tissues on the epiphyses and rounded edges. Higher degrees of corrosion (grade 2 or moderate) were only found on one remain (Table 3), a coracoid from subunit IIIb.

The effects of weathering was also documented in the assemblage (13.7% of the Ila remains; 7.5% of Ilb; 14% of IIIa, and 4.6% of IIIb), as well as other modifications such as manganese. Weathering mainly affected the bones to grade 1 in subunits Ila and Ilb, in the form of fissures. These fissures were more pronounced in the lower units (IIIa, IIIb), where nearly 50% of the total remains with this modification were affected to grade 2. Trampling was observed on 9 remains from subunit Ila (8.8%), 7 from subunit Ilb (4.8%), 3 from subunit IIIa (3.2%), and 1 from IIIb (0.7%). It is presented in form of superficial and chaotic striations dispersed along the bone. Although some of the bones are fragmented, other specimens bearing trampling are complete (2 at Ila, 3 at Ilb, and 1 at IIIa). Human modifications have not been observed on any avian specimen in the site.

4. Discussion

In order to make accurate inferences about the Teixoneres bird assemblage, it is important to take into account the implications of the previous excavations, which may affect the interpretation of the assemblage. Bird bones were recovered from the different archaeological units in similar proportions. But, it is important to remember that part of unit II (including Ila and Ilb) was not recently excavated. The bird remains included in this work come only from the most recent excavations because no remains from the previous projects could be retrieved. This necessarily requires us to consider real biases due to the former excavations. Considering that only a few squares of the current excavation have preserved parts of unit II, and that in all of these portions of sediment the number of recovered remains is slightly higher than in unit III as a whole, the unit II bird assemblage of Teixoneres should be richer in avian specimens than the lower units of the sequence. This has its own implications when interpreting the bone assemblage from unit II. If more data were available, more reliable interpretations could be made about the possible accumulation in subunits Ila and Ilb. In spite of this possible bias concerning unit II, some general inferences can be made about the bird assemblages. First, natural death does not seem to have occurred at Teixoneres Cave. These kinds of natural accumulations usually present a balance in the representation of the different skeletal elements. The skeleton should be found complete and in anatomical connection in most cases. Of course,

Table 4
 Comparison of avian accumulations produced by different predators, adapted from Bochenski (2005) and complemented from Laroulandie (2000), Mallye et al. (2008), Bochenski et al. (2009), Monchot and Gendron (2013), and Rodríguez-Hidalgo et al. (2016). In the case of red fox/badger (Mallye et al., 2008), only larger birds were considered as far as they are similar to those represented at Teixoneres Cave.

Predator	Accumulation	Completeness (%)	Wing/leg	Mechanical modifications (%)	Digestive damage	References
Eagle owl	Ingested	Moderate	wing ≥ leg	19.6	Light-moderate	Bochenski et al., 1993; Bochenski and Nekrasov, 2001; Bochenski and Tomek, 1997; Laroulandie, 2000, 2002
Tawny owl	Ingested	Moderate	wing > leg	–	Light-moderate	Bochenski et al., 1993; Bochenski and Tomek, 1997
Long-eared owl	Ingested	Moderate	wing = leg	–	Light	Bochenski and Tomek, 1994, 1997
Gryfalcon	Ingested	Low	wing = leg	–	Heavy	Bochenski et al., 1998
	Non-ingested	High	wing > leg	0.2	–	Bochenski and Tornberg, 2003
Imperial eagle	Ingested	Low	wing < leg	–	Heavy	Bochenski et al., 1997
	Non-ingested	High	wing > leg	–	–	Bochenski et al., 1997
Peregrine falcon	Non-ingested	High	wing > leg	3.8	–	Laroulandie, 2000, 2002
Golden eagle	Non-ingested	High	wing > leg	–	–	Bochenski et al., 1999
White-tailed eagle	Non-ingested	High	wing > leg	9.1	–	Mlíkovský, 1996; Bochenski et al., 2009
Cat	Non-ingested	High	–	x	–	Laroulandie, 2000
Fox	Non-ingested	Moderate	wing > leg	44	–	Monchot and Gendron, 2013
Red fox/badger	Non-ingested	–	wing < leg	c.25	x	Mallye et al., 2008
Lynx	Non-ingested	High	wing < leg	4	–	Rodríguez-Hidalgo et al., 2016
Genet	Ingested	High	–	x	Heavy	Laroulandie, 2000

> more than; ≥ more than or equal; < less than. "x" means presence. High: more than 60% complete. Moderate: from 60 to 30% complete. Low: less than 30% complete.

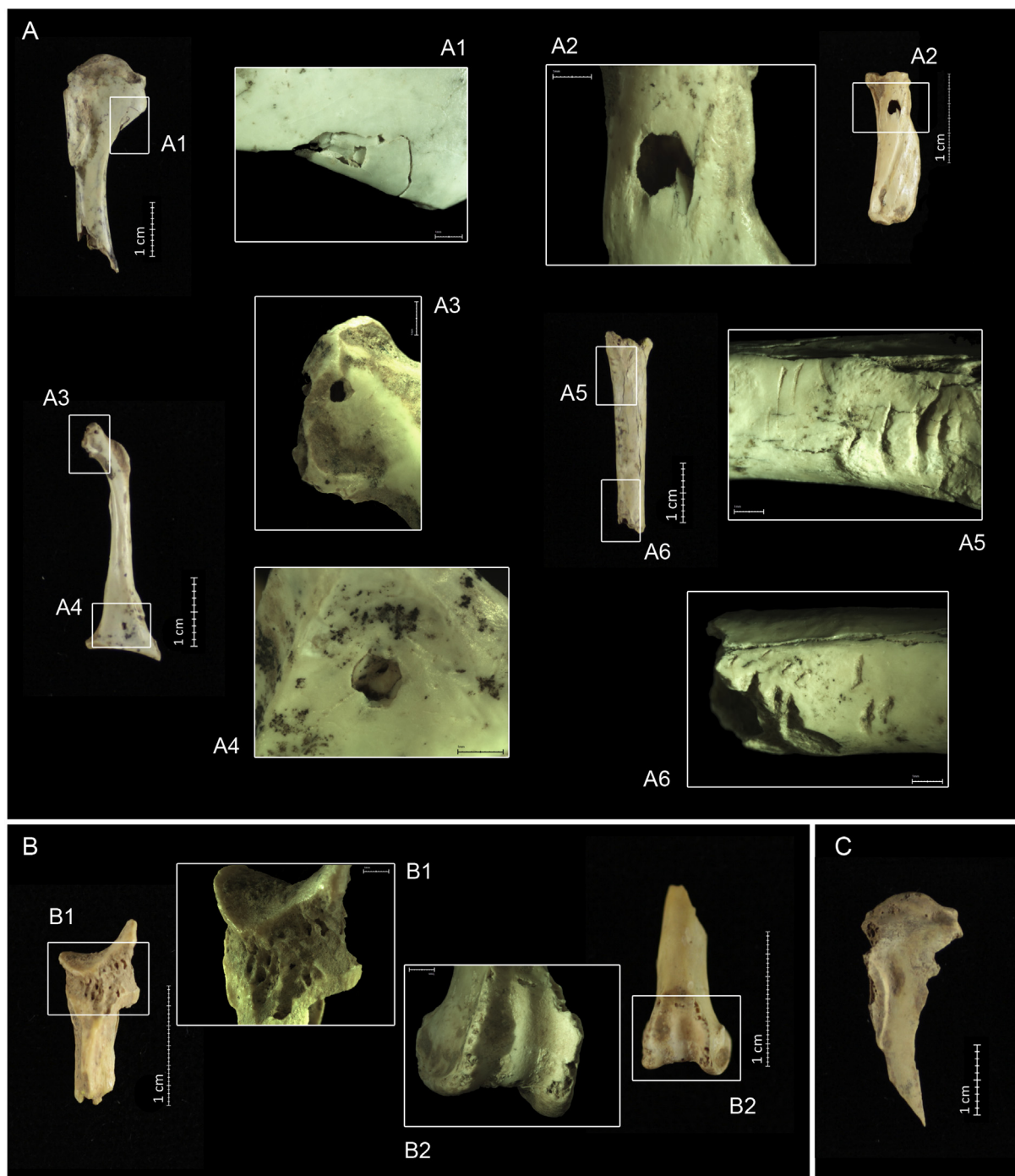


Fig. 2. Modifications produced by carnivores on avian remains from Teixoneres Cave. Pits (A1, A4), punctures (A2, A3), scores (A5, A6), notches (C) and digestive damage (B1, B2) can be observed on bones. A1: right humerus of *P. pyrrhocorax* from subunit IIa. A2: first wing phalanx of *Pyrrhocorax* sp. from subunit IIb. A3, A4: Left coracoid of *P. pyrrhocorax* from subunit IIa. A5, A6: right ulna of a medium-sized specimen from subunit IIIa. B1: left coracoid of a medium-sized specimen from subunit IIIb. B2: left tibiotarsus of *Corvidae* sp. from subunit IIa. C: right humerus of *Corvidae* sp. from subunit IIIb.

complete articulation of the elements is difficult to find due to postdepositional processes that alter the remains, but we would expect to find closely related elements. This was not the case in any of the subunits at Teixoneres. Nevertheless, the slow sedimentation rate at the site means that it is possible that birds died natural deaths at the site, but then underwent post-mortem exploitation by other predators through scavenging (Oliver and Graham, 1994). These processes are difficult to distinguish, and the traces left by predators make their interpretation difficult. On

the other hand, it is important to consider that the most common bird species identified at Teixoneres are not usually cave dwellers. In the case of the corvids, they may occupy rocky cliffs, but nesting in caves is unusual. The same is true for partridges, which usually nest in open areas (Peterson et al., 1993). If these birds did not enter the cave by themselves, other phenomena must have brought them in. Data recorded at Teixoneres suggest that carnivores and birds of prey fed on other small prey such as leporids at the site (Rufà et al., 2014). Therefore, we cannot rule

out the possibility that these predators also intervened in the case of the avian specimens. [Livingston \(1989\)](#) suggests that birds are not common prey for some mammalian carnivores, but the analyses carried out at Teixoneres seem to point to mammalian carnivore activity at the site. Further research is clearly needed in this respect.

Different types of evidence have been considered to assess the possible consumption of birds by predators in each subunit. Although the literature on traces left on bird accumulations by predators, including birds of prey, is relatively extensive (e.g. [Bochenski et al., 1993, 1997, 1998, 2009](#); [Bochenski, 1997](#); [Bochenski and Tomek, 1997](#); [Laroulandie, 2000, 2002](#); [Bochenski and Tornberg, 2003](#)), few studies address the traces left behind by mammalian carnivores. [Laroulandie \(2000\)](#) contributed some basic data about cat, fox and genet generated accumulations in her thesis. [Mallye et al. \(2008\)](#) attempted to infer accumulations generated by fox and badger that inhabit a same den area. Both leporid and avian specimens were included (among other) in the prey list. These scholars were not able to differentiate which predator modifies which bones, so the information provided is of limited usefulness to distinguish specific predator ([Table 4](#)). Recently, research carried out by [Monchot and Gendron \(2013\)](#) has provided useful information about fox bone accumulations that can be used as comparison. They studied an active den along Hudson Strait. As they observed, wing elements predominate over legs at the surroundings of the den. Despite the moderate degree of fragmentation, mechanical modifications present values that reach 44% of the altered remains. [Rodríguez-Hidalgo et al. \(2016\)](#) also try to characterize non-ingested lynx accumulations, working on the Iberian Lynx under captive breeding programs; circumstance that should be considered when assessing the results. These authors conclude that leftovers of lynxes provide abundance of leg elements, if compared to wings. Fragmentation is relatively low, but especially important on long bones. Nonetheless, the percentage of mechanical modifications produced by these mammals is low (4%).

Additionally, [Oliver and Graham \(1994\)](#) conducted a study on avian specimens which attempted to distinguish scavenging produced by mammalian carnivores (mainly foxes) and birds (mainly corvids) on bird carcasses. They found that mammals cause more extensive damage on bones than corvids, paying more attention to the hindlimbs, which they break, and ravaging the carcasses. Meanwhile, corvids focus on the head, neck and breasts, followed by the wings. This distinct behavior could help evaluate the damage on bones produced by different predators. Although corvids are not usually bird hunters and are therefore not considered possible predators at Teixoneres Cave, their behavior should be considered, especially to evaluate damage documented on bones. However, no clear beak-marks related to avian specimens have been observed in the Teixoneres units.

In general terms, the anatomical representation at Teixoneres presents a predominance of limb bones (humeri, ulnae and carpometacarpi, as well as tarsometatarsi in some cases). This representation is similar to that found in the ingested remains of nocturnal birds of prey ([Bochenski et al., 1993](#); [Bochenski and Tomek, 1997](#); [Laroulandie, 2000, 2002](#)), as well as the non-ingested remains of peregrine falcon ([Laroulandie, 2000, 2002](#)). As [Mallye et al. \(2008\)](#) and [Rodríguez-Hidalgo et al. \(2016\)](#) pointed out, mammalian carnivores tend to present larger percentages of leg bones in their accumulations than the wing bones ([Table 4](#)). More extensive and specific references can be found on leporid accumulations produced by mammal carnivores, which suggest that the pattern they present consists of a higher proportion of hindlimbs to forelimbs (e.g. [Hockett and Haws, 2002](#); [Cochar, 2004](#); [Lloveras et al., 2012](#); [Sanchis, 2012](#)). Nevertheless, the skeletal structure in birds is not the same as that of leporids, and their

bones may have different responses to similar situations. In addition, a wide behavioral flexibility could exist within the same species, as shown on the elements representation described by [Monchot and Gendron \(2013\)](#) for foxes. They observed that wings were higher in number than legs in the assemblage they study, such as in the case of Teixoneres.

The wing to leg ratio also has values close to those documented for the eagle owl or the non-ingested remains of diurnal birds of prey, but some exceptions can be discerned if family groups are considered. Although the corvids mark the general trend of anatomical representation in all of the units due to their overall abundance, the phasianids can be differentiated from other species in subunits IIa and IIIa, as they present a higher proportion of leg bones than wings. The tarsometatarsi are especially abundant in this group. This is not to say that wing bones were not present; they formed part of the assemblage, but to a lesser degree. Although the data correspond to a small assemblage and must be carefully used, they could be considered for general interpretations. This trend was typical in the accumulations produced by mammalian carnivores in Bettant I ([Mallye et al., 2008](#)), where the posterior elements of large avifaunal specimens stand out. [Ericson \(1987\)](#) also suggested that a pattern in which legs are more abundant may also be related to hominin accumulations. However, other characteristics related to chewing evidence on the accumulation added to the absence of anthropogenic modifications on the bones makes carnivores a more logical potential source of input. Unfortunately, it is not possible to make precise inferences about the types of non-human predators responsible. These differences in anatomical representation may suggest distinct contributions of birds depending on the family group, although these changes cannot be appreciated in other variables such as fragmentation or carnivore modifications. These distinctions in the skeletal representation of phasianids can also be explained by differential conservation. Although partridge skeletons are as fragile as corvid skeletons, the structure of some elements may work against their preservation. In the case of the carpometacarpi, for example, those of the partridge are smaller and less robust, which makes them more susceptible to disappearance. On the other hand, the tarsometatarsi of partridges are more robust, which may lead to a higher preservation rate.

In this regard, [Livingston \(1989\)](#) and [Cruz \(2005\)](#) have described how locomotion modes could determine bone density and, as a consequence, how the mineral density of bones should be reflected as the better preserved skeletal elements. They claim that species with a higher degree of specialization in terms of their modes of locomotion may develop higher bone density. This hypothesis was also used by [Laroulandie and Lefevre \(2014\)](#), although it does not always work ([Bovy, 2002, 2012](#)). In our case, none of the units of Teixoneres seems to stand out with regard to differential conservation due to bone density. All of the species preserved at the site can be included in the same group of “flying birds” ([Cruz, 2005](#)), and their bones should not react differently in similar situations. Therefore, the differences in anatomical representation documented at Teixoneres are not the consequence of natural degradation.

Other authors have studied the implications of weathering on the avian record ([Bochenski and Tomek, 1997](#); [Behrensmeier et al., 2003](#); [Cruz, 2008](#)), arguing that avian bones degrade faster after the second stage of weathering due to their internal structure. This has implications regarding bone preservation and breakage because bones subjected to this phenomenon tend to disappear. The slow sedimentation rates at Teixoneres Cave ([Rosell et al., 2010a, 2010b](#)) might explain the absence of the most fragile bones, but weathering is not so obvious on other mammal remains. In addition, if weathering was a cause of bone disappearance at Teixoneres, the bones would be preserved in

similar proportions in every species; however, differences have been detected between corvids and phasianids. Therefore, destruction due to weathering has been ruled out as the main cause of bone disappearance.

The fragmentation of the assemblage was studied as a whole, as no differences were detected between species. The fragmentation values found are similar to those produced on the ingested remains of diurnal birds of prey and mammalian carnivores (e.g., [Bochenski et al., 1993, 1997, 1998, 2009](#); [Bochenski, 1997](#); [Bochenski and Tomek, 1997](#); [Laroulandie, 2000, 2002](#); [Bochenski and Tornberg, 2003](#)). The fragmentation of these bones, if not ingested, tends to be low, and most bones are found nearly complete. Ingested bones, however, exhibit intense damage, in part due to gastric acids that accentuate the breakage. The fragmentation values at Teixoneres clearly differ from those documented on the ingested remains of nocturnal raptors ([Table 4](#)), which can oscillate from low to moderate (30–60% completeness). Nevertheless, their presence cannot be dismissed for other reasons that will be explained below.

Furthermore, fragmentation can be evaluated in the sense that birds have more fragile bones. The composition of avian bones is different from that of mammals. For this reason, and despite the fact that raptor accumulations are characterized by a higher number of complete elements, postdepositional modifications should be considered as another possible factor affecting the bird bones and their breakage ([Bochenski and Tomek, 1997](#); [Behrensmeier et al., 2003](#)). As far as this concerned, trampling could also be proposed as a possible cause of fragmentation. Nevertheless, this proposition could be discarded due to the low incidence of this damage on the overall assemblage, as well as the fact that some of the bones with trampling signatures were complete.

Additionally, modifications produced by predators may provide useful information with regard to bone damage. The considerable number of remains with evidence of chewing (pits/punctures and scores) points to the presence of mammalian carnivores. These predators use their teeth to consume meat and to break bones to access the marrow. The traces they leave on bones are characteristic, although some punctures with triangular or irregular morphologies may cause confusion, as birds of prey can leave similar traces ([Laroulandie, 2002](#); [Bochenski et al., 2009](#)). The percentage of mechanical modifications differs in each subunit. While about 25% of the remains in subunits IIa and IIIa exhibited evidence of chewing, subunits IIb and IIIb seem to be less affected (<14.5%), especially in IIIb. The number of chew marks identified in the first group (IIa, IIIa) is higher than in accumulations produced by birds of prey, and clearly nearer to the percentages marked by mammalian carnivores ([Mallye et al., 2008](#); [Monchot and Gendron, 2013](#)), with the exception of lynx. As pointed by [Rodríguez-Hidalgo et al. \(2016\)](#), lynxes leave quite low values of mechanical modifications on bones, and they are mostly pits and notches. The values presented at Teixoneres IIa and IIIa also coincide with those found in leporid accumulations, where foxes can leave considerable traces on the

remains ([Sanchis, 1999, 2000, 2012](#)). In this regard, large avian remains modified by badger and fox described by [Mallye et al. \(2008\)](#) present the same values as those found in the announced assemblages of Teixoneres ([Table 4](#)). This, added to the fact that changes in the anatomical representation of the phasianids may suggest small mammal carnivore activity, reinforces the idea that these animals were the main accumulating agent in these subunits ([Table 3](#)).

The remains recovered from subunits IIb and IIIb also bear modifications related to carnivores, albeit in lower percentages. In the case of unit IIIb, the lower incidence of small carnivores in the assemblage may be related to the intensification of hominin activities within the cave, as mentioned earlier ([Rosell et al., 2010a, 2010b](#)).

On the other hand, slight corrosion on bone surfaces is predominant throughout the assemblage. The mere presence of digestive damage reinforces the idea that at least some of the remains were ingested. If this is the case, this small number of digestive damage does not fit with the mammal carnivore pattern. Mammal carnivores usually cause severe damage to the bones they scavenge, which sometimes makes their identification difficult. This is not the case at Teixoneres. Only one bone from subunit IIIb shows grade 2 in damage intensity, while all of the other bones are classified as grade 1. This kind of corrosion is typical in accumulations generated by nocturnal birds of prey ([Bochenski et al., 1993](#); [Bochenski and Tomek, 1994, 1997](#); [Bochenski, 1997](#); [Laroulandie, 2000, 2002](#)).

The results obtained from the taphonomic analyses of the birds at Teixoneres have been compared to those from the leporid assemblage at the site ([Rufà et al., 2014](#)). Although information about the leporids from unit II is not currently available, some observations can be made regarding those from unit III ([Table 5](#)). First, 13.8% of the leporid elements in unit III were complete. This value is similar to that found in subunit IIa, but lower than that in the other subunits, where complete elements exceed 21% of the assemblage. This implies less but still considerable breakage among the avian remains. It should be taken into account that all of the leporid remains were categorized into a larger group (III) with no distinction among subunits. This could influence the final results because possible differences may exist between the leporids in IIIa and IIIb. Unfortunately, this distinction cannot be made.

Compared to the leporid remains from unit III, the percentage of bird bones with mechanical modifications is substantially higher in subunits IIa, IIb and IIIa ([Table 5](#)). The same is true with regard to digestive damage in all of the subunits, which is more marked on the birds in all the sequence. It seems that non-human predator activity involving birds is more common than that involving leporids at Teixoneres. The predominance of slight digestive damage on the leporid assemblage is even more significant on the bird assemblage. No other degrees of digestive damage have been detected on avian specimens, reinforcing the hypothesis of

Table 5
 Comparison of the avian assemblages presented here with the results obtained from the taphonomic analysis of leporid assemblage at unit III of Teixoneres ([Rufà et al., 2014](#)).

	Avian assemblages				Leporid assemblage
	IIa	IIb	IIIa	IIIb	III
Completeness (%)	12.7	21.9	29	23.8	13.8
Mechanical modifications (%)	24.5	14.4	23.7	8	8.5
Digestive damage (%)	19.6	19.2	35.5	24.6	9.2
Accumulation origin	Mammal carnivore (principal)	Nocturnal raptor and mammal carnivore (similar proportions)	Mammal carnivore (principal) Nocturnal raptor (secondary)	Nocturnal raptor (principal) Mammal carnivore (secondary)	Nocturnal raptor and mammal carnivore (similar proportions) Hominins (occasionally)

nocturnal raptor accumulations at the site (Table 3). It also implies that mammalian carnivores involved in the accumulation did not ingest the remains because this would have caused heavy to extreme corrosion on the bones due to gastric acids.

For one reason or another, birds do not seem to have been part of the human diet at Teixoneres, not even as an opportunistic resource, because no anthropogenic damage has been observed. As in the case of leporids from unit III, the avian specimens from Teixoneres seem to be the result of mixed sources of input, in which mammalian carnivores and raptors contributed to differing degrees. While anatomical representation and evidence of digestion show the significance of the contribution of nocturnal raptors in all of the subunits, evidence of carnivore input is present throughout the sequence and is especially common in subunits IIa and IIIa.

Several differences arise when comparing the Teixoneres results with those obtained at other archaeological sites. This is the case with an accumulation from the Abri des Pêcheurs site (Rufà et al., 2016), at which the input of mammal carnivores seems to predominate in almost all of the units, with the exception of Sector 1. This is demonstrated in the wing to leg ratio, which is nearly equal. The presence of mechanical modifications related to carnivores also corroborates the predominance of this type of intervention. In Sector 1, the values obtained are more similar to those found at Teixoneres Cave, at which wing elements clearly predominate. Nonetheless, fragmentation is more severe in all of the units at Teixoneres and mechanical modifications are even more frequent. Meanwhile, digestive damage is similar to that found in Sector 1 of Abri des Pêcheurs. These differences with regard to carnivore damage may suggest a higher incidence of mammalian carnivores in some of the subunits at the site (IIa and IIIa).

In addition to the agents generating the bird accumulations at Teixoneres, other inferences can be drawn to assess occupational patterns in the cave. As mentioned earlier, at least four bones from subunits IIa and IIIb retain medullary bone. Medullary bone is the product of a calcium accumulation in the medullary cavity of female limb bones just before egg-laying, which disappears once the eggs have been laid. This storage of calcium is less dense than the cortical tissue, and provides the calcium necessary for the future formation of the eggshell (Lentacker and van Neer, 1996; Serjeantson, 1998, 2009). The presence of this tissue changes depending on the species and it is easily found in the femora and tibiotarsi, although it can also be found in other long bones. Very little research has been conducted into this phenomenon, and has mainly focused on Galliformes (e.g. Lentacker and van Neer, 1996). Although information on other species is scarce, an approximation can be made as long as the breeding season of species in question is known.

At Teixoneres Cave, medullary bone has been found only in corvids. The impossibility of identifying which species or genus two of the remains belongs to (only an approximation to Corvidae family could be made) also made it difficult to determine precise data about these birds' breeding season. In the case of unit IIa, the *P. pica* remains may help. Today the magpie breeds at the end of March and the beginning of April (Ferrer et al., 1986), so the medullary bone should develop when spring starts. The *Pyrrhocorax* sp. ulna recovered from IIIb also suggests that this bird was left in the cave during the spring. Choughs (chough and alpine chough) breed in April to May (Ferrer et al., 1986). As a consequence, medullary bone must form in the period just prior to that. This can be used to propose the possible occupation of predators in units IIa and IIIb at specific points in time. Unfortunately, the incidence of remains with medullary bone is not high enough to be considered for further estimations; and the low presence of immature individuals at the site does not help. In addition, two more specifications are important: (1) there are no precise studies on the formation of medullary bone in corvids, neither in *P. pica* or *Pyrrhocorax*;

therefore, all of the inferences that can be drawn must be based on other biological aspects, such as knowledge of the egg-laying season; (2) the remains containing medullary bone do not present modifications by any predators; this makes it even more difficult to associate the bones with hominin/carnivore activity.

A recent study based on the combination of tooth microwear and dental eruption patterns in the ungulates recovered from Teixoneres Cave helps to infer the seasonality and duration of Neanderthal occupational events at the site (Sánchez-Hernández et al., 2014). In this respect, the presence of medullary bone in some units may complement this information. For unit IIa, where two avian remains with medullary bone were found, Sánchez-Hernández et al. (2014) interpret short-term or repeated short-term occupations of the site during the same season of the year, probably in summer. The *Pica pica* bone suggests that it was deposited there at the beginning of spring. For unit IIIb, the situation is similar. The presence of medullary bone shows the probable deposition of *Pyrrhocorax* sp. during spring, which does not coincide with the time of occupation defined based on the ungulate evidence. This may indicate that at least these avian remains were left at the site when it was not occupied by hominins, reinforcing the general affirmation of short-term human occupations in the site (Rosell et al., 2010a, 2010b; Rufà et al., 2014; Sánchez-Hernández et al., 2014). Therefore, in spite of the potential of medullary bone to infer occupation dynamics in archaeological sites, the data are too limited to be applied at Teixoneres with consistent results due to the scarcity of these bones. Nonetheless, the absence of hominin activity on the birds and the scarce anthropogenic activity on the leporids (Rufà et al., 2014) suggest that Neanderthals at Teixoneres focused their activities on larger fauna, although their potential for obtaining a broad spectrum of prey is widely demonstrated in other Middle Paleolithic localities. In addition, the simple presence of raptors and mammalian carnivores occupying the site confirms that it was not used by hominins when carnivores occupied it. This is consistent with the previous studies carried out at the site suggesting short-term human occupations at Teixoneres (Rosell et al., 2010a, 2010b; Rufà et al., 2014; Sánchez-Hernández et al., 2014).

5. Conclusions

The results obtained from the bird assemblages at Teixoneres Cave demonstrate that, unlike leporids, hominins did not interfere with the avian remains. The anatomical representation calculations and the scarce digestive damage at the site point to nocturnal birds of prey as a major source of input in all of the subunits of the cave. However, the presence of small mammalian carnivores has been documented by means of pits, punctures, scores and other modifications resulting from chewing. Their activity is especially intense in subunits IIa and IIIa, where mechanical modifications are considerably more abundant. Changes in the anatomical representation of the phasianids may also support this presence.

The absence of hominin activity on avian specimens, together with the high number of modifications attributed to birds of prey and mammalian carnivores, suggests the frequent use of the cave by these predators, in combination with the sporadic and recurrent visits of hominins. Although the presence of medullary bones does not provide precise information about seasonality, their presence in a few avian remains makes it possible to draw some inferences about occupational dynamics within the cave and help to complement the previous data obtained from the site.

Acknowledgments

This research was supported by funding of the Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO project ref. HAR2013-48784-

C3-1-P, CGL2012-38434-C03-03, CGL2012-38358 and CGL-BOS-2012-34717), the Generalitat de Catalunya-AGAUR (project ref. 2014 SGR 900) and the SéNeCa Foundation (project ref. 19434/PI/14). The fieldwork at Teixoneres cave is financially supported by the research program “Sharing space: interactions between hominids and carnivores in the northeast of the Peninsula”, supported by the Department of Culture from the Generalitat de Catalunya, project ref. 2014/100573. Anna Rufà has a predoctoral research fellow FPU by the Spanish Ministry of Education, Culture and Sports. Ruth Blasco is a Beatriu de Pinós-A postdoctoral scholarship recipient from Generalitat de Catalunya, co-funded by the European Union through Marie Curie Actions, FP7. We would like to acknowledge the anonymous reviewers for their useful suggestions that improved the first version of the manuscript.

References

- Andrews, P., 1990. *Owls, Caves and Fossils*. University of Chicago Press, London.
- Andrews, P., Cook, J., 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man, New Series* 20 (4), 675–691.
- Behrensmeyer, A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4 (2), 150–162.
- Behrensmeyer, A.K., Stayton, C.T., Chapman, R.E., 2003. Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology* 29 (1), 52–70.
- Binford, L.R., 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press Inc, Orlando, Florida.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Cáceres, I., Vergés, J.M., 2008. A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 35, 1605–1618.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2009. Middle Pleistocene bird consumption at Level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36 (10), 2213–2223.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012a. Small and large game: human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 11 (4), 265–282.
- Blasco, R., Fernández Peris, J., 2012b. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary International* 252, 16–31.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quaternary Science Reviews* 70, 124–144.
- Blasco, R., Finlayson, C., Rosell, J., Sánchez Marco, A., Finlayson, S., Finlayson, G., Negro, J.J., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., 2014. The earliest pigeon fanciers. *Scientific reports* 4, 1–7.
- Blasco Sancho, M.F., 1995. La interacción hombre/carnívoro: definición de dos modelos de explotación de las presas en el Paleolítico medio. In: *Los Homínidos y su Entorno en el Pleistoceno Inferior y Medio Europeo*. Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana Orce, pp. 619–631.
- Bochenski, Z.M., 1997. Preliminary taphonomic studies on damage to bird bones by Snowy Owls *Nyctea scandiaca*, with comments on the survival of bones in palaeontological sites. *Acta Zoologica Cracoviensia* 40 (2), 279–292.
- Bochenski, Z.M., 2005. Owls, diurnal raptors and humans: signatures on avian bones. In: O'Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere*. New Studies in Vertebrate Taphonomy. Oxbow Books, Oxford, pp. 31–45.
- Bochenski, Z.M., Nekrasov, A.E., 2001. The taphonomy of Sub-Atlantic bird remains from Bazhukovo III, Ural Mountains, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 44 (2), 93–106.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1994. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Long-eared Owl *Asio otus* and its taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 37 (1), 177–190.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 372–387.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 2009. A Key for the Identification of Domestic Bird Bones in Europe: Preliminary Determination. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences.
- Bochenski, Z.M., Tornberg, R., 2003. Fragmentation and preservation of bird bones in uneaten food remains of the Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 30, 1665–1671.
- Bochenski, Z.M., Boev, Z., Mitev, I., Tomek, T., 1993. Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 36 (2), 313–328.
- Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P.S., 1998. Damage to bird bones in pellets of Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 25, 425–433.
- Bochenski, Z.M., Huhtala, K., Sulkava, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8, 31–39.
- Bochenski, Z.M., Korovin, V.A., Nekrasov, A.E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of bird bones in food remains of Imperial eagles (*Aquila heliaca*). *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 165–171.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., Tornberg, R., Wertz, K., 2009. Distinguishing nonhuman predation on birds: pattern of damage done by the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla*, with comments on the punctures made by the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Journal of Archaeological Science* 36 (1), 122–129.
- Bovy, K.M., 2002. Differential avian skeletal part distribution: explaining the abundance of wings. *Journal of Archaeological Science* 29, 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, 2049–2059.
- Brain, C.K., 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Bramwell, D., Yalden, D.W., Yalden, P.E., 1987. Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *Journal of Archaeological Science* 14, 195–200.
- Brugal, J.-P., Fosse, P., 2004. Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'ouest. *Revue de Paléobiologie* 23 (2), 575–595.
- Cochard, D., 2004. *Les leporides dans la subsistence paleolithique du sud de la France* (PhD dissertation). Université Bordeaux I.
- Cruz, I., 2005. La representación de partes esqueléticas de aves. *Patrones naturales e interpretación arqueológica*. *Archaeofauna* 14, 69–81.
- Cruz, I., 2008. Avian and mammalian bone taphonomy in southern continental Patagonia: a comparative approach. *Quaternary International* 180, 30–37.
- Dominguez Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C.P., 2007. Deconstructing Oldovai. A Taphonomy Study of the Bed I Sites. *Vertebrate Paleobiology and Paleontology Series*, vol. XVI. Springer.
- Dominguez-Rodrigo, M., de Juana, S., Galán, A.B., Rodríguez, M., 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *Journal of Archaeological Science* 36, 2643–2654.
- Erbersdobler, K., 1968. *Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender mittelgroßer Hühnervögel* (PhD dissertation). Universität München.
- Ericson, G.P., 1987. Interpretations of archaeological bird remains: a taphonomic approach. *Journal of Archaeological Science* 14, 64–75.
- Ferrer, X., Martínez i Vilalta, A., Muntaner, J., 1986. *Ocells*. In: *Història Natural dels Països Catalans*. Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- Finlayson, C., Brown, K., Blasco, R., Rosell, J., Negro, J.J., Bortolotti, G.R., Finlayson, G., Sánchez Marco, A., Giles Pacheco, F., Rodríguez-Vidal, J., Carrión, J.S., Fa, D.A., Rodríguez Llanes, J.M., 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS One* 7 (9), 1–9.
- Fiore, I., Gala, M., Tagliacozzo, A., 2004. Ecology and subsistence strategies in the Eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 273–286.
- Gaudzinski, S., Niven, L., 2009. Hominin subsistence patterns during the Middle and Late Pleistocene in northwestern Europe. In: Hublin, J.-J., Richards, M.P. (Eds.), *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*. Springer, Dordrecht, pp. 99–111.
- Hargrave, L.L., 1970. Mexican Macaws. *Comparative Osteology and Survey of Remains from the Southwest*. In: *Anthropological Papers of the University of Arizona*, vol. 20, pp. 1–67.
- Hockett, B., Haws, J.A., 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9 (3), 269–302.
- Kraft, E., 1972. *Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen Nord- und Mitteleuropäischer Kleinerer Hühnervögel* (PhD dissertation). Universität München.
- Laroulandie, V., 2000. *Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège)* (PhD dissertation). Université de Bordeaux I.
- Laroulandie, V., 2001. *Les traces liées à la boucherie, à la cuisson et à la consommation d'oiseaux: apport de l'expérimentation*. In: Bourguignon, L., Ortega, I., Frère Sautot, M.C. (Eds.), *Préhistoire et approche expérimentale*. Montagnac, pp. 97–101.
- Laroulandie, V., 2002. *Damage to Pigeon long bones in pellets of the Eagle Owl Bubo bubo and food remains of Peregrine Falcon, Falco peregrinus: zooarchaeological implications*. *Acta zoologica cracoviensia* 45 (special issue), 331–339.
- Laroulandie, V., 2004. *Exploitation des ressources aviaires durant le Paléolithique en France: bilan critique et perspectives*. In: Brugal, J.-P., Desse, J.-P. (Eds.), *Petits animaux et sociétés humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, pp. 163–172.
- Laroulandie, V., 2005. *Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages: new criteria for their distinction*. In: O'Connor, T. (Ed.), *Biosphere to Lithosphere*. New Studies in Vertebrate Taphonomy. Oxbow Books, Oxford, pp. 25–30.
- Laroulandie, V., Costamagno, S., Cochard, D., Mallye, J.-B., Beauval, C., Castel, J.C., Ferrière, J.G., Gourichon, L., Rendu, W., 2008. *Quand désarticuler laisse des traces: le cas de l'hyperextension du coude*. *Annales de Paléontologie* 94, 287–302.

- Laroulandie, V., Lefevre, C., 2014. The Use of avian resources by the forgotten slaves of Tromelin Island (Indian Ocean). *International Journal of Osteoarchaeology* 24, 407–416.
- Lefevre, C., Pasquet, E., 1994. Les modifications post-mortem chez les oiseaux: l'exemple de l'avifaune holocène de Patagonie australe. *Artefacts* 9, 217–229.
- Lehtacker, A.N., van Neer, W., 1996. Bird remains from two sites on the Red Sea Coast and some observations on medullary bone. *International Journal of Osteoarchaeology* 6, 488–496.
- Livingston, S.D., 1989. The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *Journal of Archaeological Science* 16, 37–547.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2012. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 577–590.
- López-García, J.M., Blain, H.S., Burjachs, F., Ballesteros, A., Allué, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Rivals, F., Blasco, R., Morales, J.L., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E., Serrat, D., Rosell, J., 2012. A multidisciplinary approach to reconstructing the chronology and environment of southwestern European Neanderthals: the contribution of Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternary Science Reviews* 43, 33–44.
- Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, New York.
- Mallye, J.B., Cochard, D., Laroulandie, V., 2008. Accumulations osseuses en périphérie de terriers de petits carnivores: les stigmates de prédation et de fréquentation. *Annales de Paleontologie* 94 (3), 187–208.
- Mlíkovský, J., 1996. New data on the food of the White-tailed Sea Eagle (*Haliaeetus albicilla*) in the Svjatoj Nos wetlands, Lake Baikal. *Buteo* 8, 115–118.
- Monchot, H., Gendron, D., 2013. Les restes osseux d'une tanière de renard en milieu periglaciaire (Île Digges, rive sud du Detroit d'Hudson, Canada). In: Laroulandie, V., Mallye, J.-B., Denys, C. (Eds.), *Taphonomie des petits vertébrés: référentiels et transferts aux fossiles*. Archaeopress, Oxford, pp. 65–76. *British Archaeological Reports International Series* 2269.
- Morin, E., Laroulandie, V., 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS One* 7 (3), 1–5.
- Oliver, J.S., Graham, R.W., 1994. A catastrophic kill of ice-trapped coots; time-averaged versus scavenger-specific disarticulation patterns. *Paleobiology* 20, 229–244.
- Peresani, M., Fiore, I., Gala, M., Romandini, M., Tagliacozzo, A., 2011. Late Neanderthals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proceedings, National Academy of Science* 108, 3888–3893.
- Peterson, R.T., Mountfort, G., Hollom, P.A.D., 1993. *Guia de camp dels ocells dels Països Catalans i d'Europa*. Edicions Omega, Barcelona.
- Radović, D., Sršen, A.O., Radović, J., Frayer, D.W., 2015. Evidence for Neanderthal jewelry: modified White-Tailed Eagle claws at Krapina. *PLoS One* 10 (3), e0119802.
- Reitz, E.J., Wing, E.S., 1999. *Zooarchaeology*. Cambridge University Press, New York.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A., 2016. Bird-bones modifications conducted by Iberian lynx: taphonomic analysis of non-ingested red-legged partridge remains. *Quaternary International* 421, 228–238.
- Romandini, M., Peresani, M., Laroulandie, V., Metz, L., Pastoors, A., Vaquero, M., Slimak, L., 2014. Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS One* 9 (7), 1–8.
- Rosell, J., Blasco, R., 2009. Home sharing: carnivores in anthropogenic assemblages of the Middle Pleistocene. *Journal of Taphonomy* 7 (4), 305–324.
- Rosell, J., Blasco, R., Cebrià, A., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.L., Rodríguez-Hidalgo, A., 2008. Mossegades i Vallois: les noves intervencions a la Cova de les Teixoneres (Moià, Bages). *Tribuna d'Arqueologia* 29–43.
- Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Cebrià, A., Morales, J.L., Rodríguez, A., Serrat, D., Carbonell, E.J., 2010a. Las ocupaciones en la Cova de les Teixoneres (Moià, Barcelona): relaciones espaciales y grado de competencia entre hienas, osos y neandertales durante el Pleistoceno superior. *Zona Arqueológica* 13, 392–403.
- Rosell, J., Blasco, R., Rivals, F., Chacón, M.G., Menéndez, L., Morales, J.L., Rodríguez-Hidalgo, A., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2010b. A stop along the way: the role of neanderthal groups at level III of Teixoneres cave (Moià, Barcelona, Spain). *Quaternaire* 21 (2), 139–154.
- Rufà, A., Blasco, R., Rivals, F., Rosell, J., 2014. Leporids as a potential resource for predators (hominins, mammalian carnivores, raptors): an example of mixed contribution from level III of Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain). *Comptes Rendus Palevol* 13 (8), 665–680.
- Rufà, A., Blasco, R., Moncel, M.-H., Roger, T., 2016. What is the taphonomic agent responsible for the avian accumulation? An approach from the Middle and early Late Pleistocene assemblages from Payre and Abri des Pêcheurs (Ardèche, France). *Quaternary International* 421, 46–61.
- Sánchez-Hernández, C., Rivals, F., Blasco, R., Rosell, J., 2014. Short, but repeated Neanderthal visits to Teixoneres Cave (MIS 3, Barcelona, Spain): a combined analysis of tooth microwear patterns and seasonality. *Journal of Archaeological Science* 49, 317–325.
- Sanchis, A., 1999. Análisis tafonómico de los restos de *Oryctolagus cuniculus* a partir de la alimentación de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su comparación con materiales antrópicos. Degree dissertation. Universitat de València.
- Sanchis, A., 2000. Los restos de *Oryctolagus cuniculus* en las tafocenosis de *Bubo bubo* y *Vulpes vulpes* y su aplicación a la caracterización del registro faunístico arqueológico. *Saguntum PLAV* 32, 21–50.
- Sanchis, A., 2012. Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica Serie de Trabajos Varios 115, Valencia: Servicio de investigación prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia. Diputación de Valencia.
- Schmid, E., 1972. *Atlas of Animal Bones for Prehistorians, Archaeologists and Quaternary Geologists*. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, London, New York.
- Serjeantson, D., 1998. Birds: a seasonal resource. *Environmental Archaeology* 3, 23–33.
- Serjeantson, D., 2009. *Birds*. Cambridge University Press, New York.
- Steadman, D.W., Plourde, A., Burley, D.V., 2002. Prehistoric butchery and consumption of birds in the Kingdom of Tonga, South Pacific. *Journal of Archaeological Science* 29 (6), 571–584.
- Stiner, M.C., 1994. *Honor Among Thieves: a Zooarchaeological Study of Neanderthal Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Tissoux, H., Falgueres, C., Bahain, J.J., Rosell, J., Cebrià, A., Carbonell, E., Serrat, D., 2006. Datation par les séries de l'uranium des occupations moustériennes de la grotte des Teixoneres (Moià, province de Barcelone, Espagne). *Quaternaire* 17 (1), 27–33.
- Tomek, T., Bochenksi, Z.M., 2000. *The Comparative Osteology of European Corvids (Aves: Corvidae), with a Key to the Identification of their Skeletal Elements*. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences, Kraków.
- Yravedra, J., 2011. A taphonomic perspective on the origins of the faunal remains from Amalda Cave (Spain). *Journal of Taphonomy* 8 (4), 301–334.

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI
EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO
Ana Rufà Bonache



What is going on at the Molí del Salt site? A zooarchaeological approach to the last hunter-gatherers from South Catalonia

Anna Rufà^{a,b} , Ruth Blasco^c, Jordi Rosell^{a,b} and Manuel Vaquero^{a,b}

^aInstitut Català de Paleocologia Humana i Evolució Social (IPHES), Tarragona, Spain; ^bÀrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili (URV), Tarragona, Spain; ^cCentro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana (CENIEH), Burgos, Spain

ABSTRACT

Small game seems to have increased during the Upper Palaeolithic to the detriment of large game on the Iberian Peninsula. The economical and socio-cultural factors associated with this ecological shift represent a widely discussed topic. The present work attempts to elucidate the subsistence strategies occurring through the Late Pleistocene in Iberia using the example of the Molí del Salt (Tarragona, Spain), an archaeological site located in the NE of the Iberian Peninsula. The taphonomical analysis of faunal remains shows a high incidence of human activity on different taxonomical groups, although the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) stands out. This taxon presents cut-marks related to various processing activities (e.g. skinning and defleshing) and intentional bone breakage to access marrow. The abundance of specimens with human-induced damage enables us to make inferences regarding the procurement strategies and the occupational patterns at the site, where long and stable occupations seem to have occurred.

ARTICLE HISTORY

Received 22 February 2017
Accepted 2 April 2017

KEYWORDS

European rabbit; humans;
Molí del Salt; Upper
Palaeolithic; Mesolithic;
subsistence strategies

Introduction

Discussions of the role of small game in human populations lead to varying beliefs about when small game consumption begun (e.g. Villaverde et al. 1996; Stiner & Tchernov 1998; Fernández-Jalvo et al. 1999; Guleç et al. 1999; Stiner et al. 1999, 2000; Guennouni 2001; Costamagno & Laroulandie 2004; Roger 2004; Huguet 2007; Stiner et al. 2009; Blasco & Fernández Peris 2012a, 2012b; Blasco et al. 2013), or what motivated its development (e.g. Hesse 1985; Newell 1990; Aura et al. 2002; Lupo & Schmitt 2002; Stiner & Munro 2002; Jones 2006). Although it is known that the consumption of small animals dates as far back as the Early Pleistocene (e.g. Fernández-Jalvo et al. 1999; Blasco et al. 2011), some researchers assume that its systematic consumption begun later in the Upper Palaeolithic (Stiner et al. 1999, 2000; Stiner & Munro 2002). Most of these assumptions are based on the Optimal Foraging Theory ([OFT], e.g. Smith 1983) and argue *grosso modo* that such animals as rabbits or birds contribute with minor energetic rates to the human diet than larger animals (Stiner et al. 1999, 2000; Stiner 2001). The procurement of big game is not always an easy task: hunting big game could entail difficulties and there are risks involved in the animals' capture. In that sense, small game could be considered as less risky, as has been observed for Hadza (Hawkes et al. 2001). Specific members of the group such as women or children can perform these tasks (e.g. Nelson 1973; Bean 1974; Bird et al. 2009; Coddling et al. 2010; Morin 2012). Additionally, recent studies demonstrate that the systematic acquisition of small prey could

occur in early periods, as the final decisions taken by human populations are not necessarily restricted to the energetic benefits of big game (e.g. Peresani et al. 2011; Finlayson et al. 2012; Morin & Laroulandie 2012; Laroulandie et al. 2016). In addition, prey availability and/or sites' functions and their specific physical and ecological characteristics might also have contributed to the occasional development of this process in early periods. This is the case for the Middle Pleistocene site of Bolomor Cave (MIS 9-5e), where the processing of small prey is widely attested in different archaeological units along its stratigraphic sequence (IV, XI, XII and XVIIc) (Blasco et al. 2010, 2013; Blasco & Fernández-Peris 2012a, 2012b). A similar example can be found at level 4 of Les Canalettes (MIS 4), where human-induced damage on rabbits was also identified (Cochard 2004; Cochard et al. 2012).

What is true is that the number of archaeological sites with systematic consumption of leporid remains seems to expand during the Upper Palaeolithic and the beginning of the Holocene (e.g. Pérez Ripoll 1992, 1993, 2001, 2002, 2004; Martínez-Valle 1996; Villaverde et al. 1996; Hockett & Bicho 2000; Hockett & Haws 2002; Cochard 2004; Cochard & Brugal 2004; Costamagno & Laroulandie 2004; Ibáñez & Saladié 2004; Pérez Ripoll & Morales 2005; Jones 2006; Morales 2013). It is worth mentioning the megafauna extinctions documented in Eurasia after 45 ky (Barnosky et al. 2004; Koch & Barnosky 2006; Nogués-Bravo et al. 2010; Lorenzen et al. 2011; Stuart 2015), since this phenomenon could have led humans in a last attempt to redirect their attention to other available resources that were less affected by habitat fragmentation, isolation and/or overkilling (e.g. lagomorphs).

Additionally, these animals have high reproduction rates and their ecological requirements are less restrictive, which facilitates their adaptation to different environments (Soriguer & Rogers 1981; Callou 2003; Virgós et al. 2003; Koch & Barnosky 2006).

In this context, different hypotheses have been presented to explain how this ecological shift occurred. On the one hand, some authors argue that ecological changes would promote the development of small animals to the detriment of other species hunted, or that the development of small game resulted in higher encounter rates as a consequence of opportunistic behaviours (Newell 1990; Aura et al. 1998; Hockett & Haws 2002). On the other hand, some researchers consider the possibility that an important demographic increase in human populations during the Late Upper Paleolithic-Epipaleolithic period would have favoured an interest in small game due to hunting pressure (Straus 1983; Villaverde et al. 1996; Stiner et al. 1999, 2000; Stiner & Munro 2002). According to Stiner et al. (2000), the inclusion of slow-moving prey occurs in earlier periods due to a higher energy return, as they can be gathered without wasting as much energy. In contrast, the harvesting of quick-moving prey is not worthwhile without the introduction of nets, snares and traps that would improve the success in these procurement strategies (Hockett & Bicho 2000; Lupo & Schmitt 2002). Jones (2006) also mentions that the implementation of mass procurement strategies could easily provide a wide number of animals while investing low energetic rates. Although its application in harvesting techniques cannot be confirmed, the use of fibre-based technology has been documented during the Upper Palaeolithic at Pavlov I and Dolni Vestonice I and II (Adovasio et al. 1996; Bochenski et al. 2009). In addition, the impressions of cordage fragments were documented at Lascaux (Leroi-Gourhan & Allain 1976). The use of net-hunts has also been identified in South African rock art (Manhire et al. 1985), and possible net representation has been recognised in parietal art of the Iberian Peninsula (Lindner 1950; Straus 1992). Nonetheless, the use of some procurement techniques such as nets has costs related to manufacture and maintenance. This could imply that human populations considered nets unprofitable when balancing the cost and benefits of these procedures (Lupo & Schmitt 2002).

Despite the proposed postulates raised in the framework of the OFT, small prey exploitation does not have to be exclusively linked to alimentary purposes, as they provide other important resources not considered in the abovementioned model. One of these is the procurement of furs and feathers (e.g. Nelson 1973; Fontana 2004; Bochenski et al. 2009; Peresani et al. 2011; Finlayson et al. 2012; Street & Turner 2016), as well as claws that could be used as ornaments or for symbolic purposes (e.g. Mourer-Chauviré 1989; D'Errico & Laroulandie 2000; Fiore et al. 2004; Laroulandie & D'Errico 2004; Soressi et al. 2008; Conard et al. 2009; Morin & Laroulandie 2012; Romandini et al. 2014; Radović et al. 2015; García Benito et al. 2016). Some of these behaviours were already observed during the Middle Palaeolithic, and they could have expanded during the Upper Palaeolithic. It should be noted that the type of site occupation, the site's functionality, and its ecological framework could influence the inclusion (or not) of small prey in the archaeological record (e.g. Cochard & Brugal 2004; Blasco et al. 2013, 2014, 2016).

The expansion of small game is particularly important in the Mediterranean basin of Iberia (e.g. Cacho et al. 1995; Villaverde et al. 1996; Aura et al. 2002, 2009; Morales 2013). This area offered the ideal conditions for the development of small prey, as its ecological and geographical parameters made it a refuge during the cold phases of the final Pleistocene. In contrast, other regions of Iberia maintained strategies related to ungulate hunting (e.g. Altuna 1992; Marín-Arroyo 2007, 2013; Álvarez-Fernandez 2011; Jones 2015; Straus 2011). Therefore, different subsistence strategies occur depending on the influence area where the sites are located. In that sense, the present study will contribute to our knowledge of the subsistence strategies occurring through the Late Pleistocene and the beginning of the Holocene in Iberia, using the example of the Molí del Salt site (Tarragona, Spain). The obtained results could be used as a way to explore the factors that promote the recurrent exploitation of small prey during the Pleistocene-Holocene transition in the region.

Molí del Salt site and its faunal record: an overview

The Molí del Salt is an archaeological site located in north-eastern Iberia, approximately 40 km north-west of Tarragona city and 90 km west of Barcelona, at 490 m above sea level (Figure 1). It is a conglomerate rock-shelter situated on the left bank of the Milans River, a small tributary of the Francolí River. The site is located in a transitional region, between the Prades mountains at the Catalan Pre-Coastal Range and the Catalan Central Depression. Salvador Vilaseca documented it as a surface site (Vilaseca 1953), but a test pit carried out in 1999 revealed a complete sequence from the last part of the Upper Pleistocene and the beginning of the Holocene. After that, an extensive research project began in 2001 – which is still in progress – allowing the excavation of a wider area. The open area is approximately 70 m².

Different units from the Late Upper Pleistocene and the beginning of the Holocene compose the archaeological sequence. The stratigraphic sequence is composed of a 2.5 m thick package and contains a Mesolithic unit (level Sup) and Late Upper Palaeolithic layers (units A and B) from the Late Magdalenian. Dark grey sands compose the Mesolithic package. The formation was probably mainly caused by mass wasting slope processes. It is separated from the Upper Palaeolithic units by a collapse episode of conglomerate boulders from the rock-shelter roof. Additionally, some erosive processes exist between both assemblages, which according to dating, are temporally separated. The dating for this unit is 8040 ± 40 years ¹⁴C BP (9110–8710 years cal BP) (Vaquero 2004a).

The archaeological sequence continues with unit A, with poorly stratified sandy layers. There, two clear sub-units have been documented (the uppermost Asup and sub-unit A). The main sedimentary processes observed in the formation of this unit are the mechanical weathering of sandstones from the rock-shelter walls and roof. Sub-unit Asup has been dated between 10,840 ± 50 and 11,060 ± 40 years ¹⁴C BP (between 13,130 and 12,690 years cal BP), and sub-unit A has a chronological range from 10,940 ± 50 to 12,170 ± 50 ky BP (between 14,120 and 12,695 years cal BP) (García-Diez & Vaquero 2015).

On the other hand, gravels compose the lowermost package (unit B), with brown and dark yellow sands directly superimposed



Figure 1. Location of Molí del Salt site, with its stratigraphic sequence.

over the lutites of the substrate. In this unit, three main sub-units can be distinguished (B1, B1.1 and B2). Unit B1.1 was recently proposed after observing an increment of small reddish clays in the sediment package. Sub-unit B1 has been dated with a chronology between $11,880 \pm 50$ and $11,940 \pm 100$ years ^{14}C BP (14,070–13,498 years cal BP), while B2 is dated $12,510 \pm 100$ years ^{14}C BP (15,300–14,540 cal BP) (Vaquero 2004a).

The archaeological material recovered is composed of diverse elements, with some combustion structures in the whole sequence. Abundant lithic tools typical of the late Upper Palaeolithic (units A and B) and Mesolithic of macro-lithic facies (unit Sup) stand out. The main raw material is flint, mostly collected in the nearby area (Soto 2015). Among the retouched artefacts, end-scrapers, backed tools, truncations, denticulates, burins, and borers stand out. Truncatures, end-scrapers and backed elements are dominant in sub-units B1 and B2, where burins are poorly represented. In unit A, the proportion of truncatures drops and end-scrapers are predominant. In the

Mesolithic unit Sup, more expedient tools are present, and denticulates represent approximately 30% of the retouched elements (Vaquero 2004a; Vaquero et al. 2005).

Apart from lithic tools, a few bone industry pieces have been recovered (Vaquero 2004a). The site also stands out for the recovery of approximately twenty portable art objects in the form of engraved schist slabs and limestone cobbles, present in all the Upper Palaeolithic units (Vaquero 2004a; García-Diez & Vaquero 2015). Most of the elements present schematic motifs and animal figures, but a recent publication reveals the finding of a schist slab engraved with possible dwelling huts at sub-unit B1 (García-Diez & Vaquero 2015).

Regarding the paleo-environmental reconstruction, pollen analysis does not provide positive results to reconstruct the environmental context of the site. Nevertheless, anthracological and carpological studies made on charcoals and seeds noticed the important presence of *Pinus* type taxon in the lower sequence and the progressive increase of *Juniperus* in the detriment of

Pinus when progressing in time, attesting an evolution into an open pine forest. Moreover, in the A unit, there are some species that are poorly adapted to extreme climatic conditions (such as *Quercus* sp.) and some mesophilic species exist, indicating climate amelioration with milder conditions (Allué et al. 2010). The presence of the Iberian ibex (*Capra pyrenaica*), red deer (*Cervus elaphus*), wild boar (*Sus scrofa*), fox (*Vulpes vulpes*), lynx (*Lynx* sp.), and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), among other species, also suggest the existence of different environments, with a combination of forest, open landscapes and rocky areas (Ibáñez & Saladié 2004; Allué et al. 2010).

Regarding faunal remains, different articles have been published from 2004 forward (Ibáñez & Saladié 2004; Vaquero 2004a; Allué et al. 2010; Martínez-Polanco et al. 2016). Notwithstanding, these studies only considered a small sample compared to the specimens currently available (Ibáñez & Saladié 2004; Vaquero 2004a; Allué et al. 2010), or focused in one specific sub-unit (Martínez-Polanco et al. 2016). The present study considers the whole faunal assemblage excavated to date, from 1999 to 2015, which includes more than 25,000 faunal remains. Special attention has been given to rabbit remains, as they represent the main taxon in the site.

Methods

To proceed with the analyses of specimens, an accurate data gathering was conducted. First of all, most of the specimens were recovered from the excavation using a three-dimensional location system. The sediment removed from the excavation was water-screened using a superimposed mesh from 5 to 0.5 mm, but only elements larger than 1 cm were included in the present analysis, as the percentage of small fragments is really high. It allows the recovery of some remains that pass unnoticed during the excavation process. The anatomical and taxonomical identification of faunal remains has been carried out when possible (Pales & Lambert 1971; Schmid 1972; Barone et al. 1973; Barone 1976; Cohen & Serjeantson 1996; Callou 1997; Tomek & Bochenki 2000; Varela & Rodríguez 2004; Bochenki & Tomek 2009; De Marfà 2009).

The Leporid family includes both rabbits and hares, which sometimes are difficult to discern. Nonetheless, the presence of *Lepus* at archaeological sites in north-eastern Iberia is anecdotal. At the Molí del Salt site, no hare specimen was documented. For this reason, those elements determined as Leporidae were included in the European rabbit category, as they probably belong to the same species. Their age of death was marked by the degree of ossification and fusion of epiphyses of long bones. Three main distinctions were established (Cochard 2004; Jones 2006; Sanchis 2012): infantile (up to 3 months), juvenile (3–9 months) and adults (>9 months).

Jones' (2006) method was applied to see if a distinction in the leporid sex-ratio can be achieved. For this reason, measurements of the distal and trochlear breadth of the humerus and the length and breadth of the mandible diastema were considered and translated into a scatter plot. All the elements included in this approach were bones from adult individuals where the measured portion of the mentioned elements was completely preserved.

From the total number of remains (NR), a quantification of the number of identified specimens (NIS), the minimum number

of elements (MNE) and the minimum number of individuals (MNI) was performed. The relative abundance of anatomical elements (%RA) was calculated for rabbits to see the percentages of recovered bones compared to the expected remains (Dodson & Wexlar 1979; Andrews 1990; Lyman 1994). Another way to assess the anatomical representation of leporid remains was the calculation of the anterior/posterior limb ratio, adapted from Lloveras et al. (2008a). This is the result of dividing the total anterior limb remains (humerus, radius, ulna and metacarpus) by the sum of anterior and posterior limb bones (femur, tibia, metatarsus), all expressed as a percentage. Additionally, Pearson's bivariate correlation was used in the case of leporids to see if some biases in the bone representation can be explained by bone density differentiation. To compute this, data provided by Pavao and Stahl (1999) were used.

A methodology based on Taphonomy was used to identify anthropogenic and carnivore modifications, as well as other post-depositional alterations (Binford 1981; Brain 1981). For the taphonomical analysis, a Stereo Microscope Euromex with magnification up to 45 was used, which allowed the observation of bone surfaces at high magnification. Additionally, some bones were selected for observation through a 3D Digital microscope, a HIROX KH-8700, with magnification from 35 to 50. Green and dry bone fractures were established following Villa and Mahieu's criterion (1991), adopted by Sanchis (2012) and Cochard et al. (2012) for leporid remains. Green fractures are characterised by a curved and/or spiral form with oblique angles and smooth edges, while dry fractures present transverse forms with straight and rough edges.

Anthropogenic modifications were classified as cut-marks (Shipman 1981; Shipman & Rose 1983) and intentional bone breakage (Cochard et al. 2012; Sanchis 2012). The location, distribution, and orientation of cut-marks were recorded to assess the activities producing them (e.g. Pérez Ripoll 1992, 1993, 2001, 2002, 2004; Lloveras et al. 2009a, 2011). Bone breakage because of bending, as well as the presence of mid-shaft cylinders, was taken into account (Cochard et al. 2012; Sanchis 2012). Burnt bones were classified using five degrees of colouration (from 0 to 5) using Stiner and colleagues' classification (Stiner et al. 1995), where 0 is no burned (no colouration) and 5 is totally charred (white).

Modifications produced by carnivores on rabbit remains were also documented in the form of tooth-marks (pits, punctures, scores and notches or crenulated edges) and digestive corrosion. The distribution, orientation, and measurements of mechanical modifications were recorded. Digestive corrosion was assessed considering five damage degrees, from 0 to 4 (Andrews 1990), where 0 means 'no corrosion' and 4 'extreme corrosion' affecting the bone structure and hindering its identification. These data were used to compare with some reference works of rabbit accumulations produced by different predators (e.g. Hockett 1991, 1993, 1995, 1996; Cochard 2004; Lloveras et al. 2008a, 2008b, 2009b, 2012; Lloveras & Nadal et al. 2014; Lloveras & Thomas et al. 2014; Lloveras et al. 2016; Sanchis & Pascual 2011; Sanchis 2012; Rodríguez-Hidalgo et al. 2013, 2015). However, the essential anthropogenic character of the Molí del Salt accumulation implies that humans could produce some of the mechanical modifications of the site. Many authors have already mentioned the capability of humans to produce modifications similar to

those induced by carnivores. In that sense, some of the criteria already published were used to determine the anthropic origin of some mechanical modifications (Pérez Ripoll 2004; Landt 2007; Martínez 2009; Fernández-Jalvo & Andrews 2011; Sanchis et al. 2011; Sanchis 2012). The modifications located on the broken edges of bones and associated with other damage, such as peeling, are helpful to determine their anthropogenic origin (Landt 2007; Martínez 2009; Cochard et al. 2012; Sanchis 2012).

Apart from those modifications produced by human and non-human predators, rabbits can be found in circumstances that suggest their natural death inside the site. Natural intrusions are characterised by good preservation of the bone remains because they are normally covered by sediment, avoiding prolonged exposure of the bones. For the same reason, the absence or the low rates of broken bones exist, or else dry fractures predominate (Cochard 2007; Pelletier et al. 2016). Additionally, depending on the scenario, some elements can be found in anatomical connection (Patou-Mathis 1987; Stahl 1996; Cochard 2004). Nonetheless, the possibility that other predators scavenge on these animals after their death, or the occurrence of other taxa in the burrows must be considered, as they could cause distortions (Pelletier et al. 2016).

Post-depositional modifications were also recorded to reconstruct the whole taphonomical history of bone accumulation. Some of these alterations were longitudinal cracks. As most of the fissures were consequent to sediment pressure and/or weathering (Behrensmeyer 1978; Shipman 1981), we used the 5-degree scale of affectation established by Behrensmeyer (1978), which ranges from 0 to 5, where 0 means 'no damage' and 5 'extreme exfoliation and destruction of the bone'. Trampling was also observed in form of striae dispersed along the bone surface with no defined direction (e.g. Andrews & Cook 1985; Blasco et al. 2008; Domínguez-Rodrigo et al. 2009). Chemical corrosions due to root-etching were documented on bones in the form of U-shaped scores with some surrounding dissolution. Staining is common in relation to this taphonomic process (Behrensmeyer 1978; Fernández-Jalvo 1992; Cáceres 2002). Colourations related to manganese oxides were recorded when detected, as well as their distribution (isolated or dispersed).

Results

A total of 25,729 specimens were documented for the present work. From them, 22,627 are rabbit remains, which will be the focus of this work (Table 1). Sub-unit A provides the highest number of remains, followed by Asup. The A package (including Asup and A) has already been entirely excavated in the part of the excavation opened up to now. This could partially explain the higher number of remains recovered in those sub-units. Those sub-units belonging to the B package (B1, B1.1 and B2) are still in the process of excavation, one possible reason why fewer remains have been excavated here. This is accentuated in the case of sub-unit B1.1, which has only been recently discovered. There, the number of recovered remains is still low in comparison to other units.

Among the represented taxa (Table 1), species from different environments were recovered from both forest and open landscapes. Some of them are more or less continuous along the sequence, while others are only represented in one unit.

The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), the Iberian ibex (*Capra pyrenaica*), and the red deer (*Cervus elaphus*) are the most important species represented during the whole sequence, with a clear predominance of the first (Table 1). The roe deer (*Capreolus capreolus*) and the wild boar (*Sus scrofa*) have low representation considering the total number of recovered remains; however, they are present during the whole sequence. Small carnivores such as the red fox (*Vulpes vulpes*), the lynx (*Lynx* sp.), and the wildcat (*Felis silvestris*) are present in some of the units, but their representation is less frequent. Birds also appear in the archaeological record with relatively low representation. Some taxa are anecdotal (Corvidae and Accipitridae/Falconidae), but species included in the Phasianidae family are more frequent.

What is clear is that the European rabbit is the main taxon present in the site (Table 1). It represents more than 92% of the total determined specimens in all the units (92.7% at Sup; 98.3% at Asup; 97.1% at A; 94.7% at B1; 95.5% at B1.1; and 96.0% at B2). The presence of the remainder macro-faunal remains is, in most of the cases, anecdotal, or their low frequencies do not allow reasonable conclusions to be drawn about how they were acquired. Additionally, bird remains are also scarce, and they do not present any taphonomic sign that could reveal its origin. For this reason, from now on, the main attention will be focused on rabbit remains.

The total MNI of rabbit remains recovered is 716 (22 at unit Sup; 92 at Asup; 455 at A; 70 at B1; 8 at B1.1; and 69 at B2). Although the MNI is relatively low in some units (e.g. Sup, B1.1), it should be recalled that they are units with fewer remains. Notwithstanding, the European rabbit is still the main taxon represented in those sub-units. In all the studied sub-units, adult individuals predominate, representing from 75% of the total individuals at unit B1.1 to 96.7% of individuals at sub-unit A. Infantile individuals represent from 0.7% (sub-unit A) to 12.5% (sub-unit B1.1). Juveniles represent from 0% (B1.1) to 4.5% (Sup). The age of some individuals could not be accurately assessed (from 2.2%, at sub-unit A, to 12.5%, at B1.1), as the bone fragmentation makes difficult further distinctions.

Regarding the relative abundance of different rabbit anatomical elements, three bones are frequent in all the archaeological units (Figure 2): mandibles, femora and tibiae. Mandibles and tibiae always represent more than 70% of remains. Femora follow similar trends, but their representation only reaches 64.3 and 60.1% at subunits B1 and B2, respectively. Scapulae, pelvises, humeri, ulnae, radii, and calcanei are also frequent in most of the assemblages. They can reach values of approximately 62% of relative abundance (pelvis Asup), but their frequencies normally oscillate between 25 and 50% of representation. In general, long bones predominate, with a clear supremacy of posterior limbs over the anterior ones. The proportion of anterior vs. posterior limbs is over 34%, in favour of posterior extremities. Skulls are normally represented by maxillae and the tympanic region. They never exceed 27.5% of representation (sub-unit A). In contrast, metapodials (metacarpals and metatarsals), phalanges, articular bones, and the axial skeleton (vertebrae and ribs) are always underrepresented. Their values of representation never exceed 12%. In the case of vertebrae and articular bones, they never reach 1% of representation. It should be taken into account that some of these remains (especially phalanges) would be recovered during the sieving process, meaning that the biases would be

Table 1. NISP/NR of the species represented in the different sub-units of Moli del Salt sequence. The indetermined macro-faunal remains were classified using weight categories: large size (>300 kg), medium size (100–300 kg), small size (10–100 kg) and very small size (<10 kg).

Taxa	Sup			Asup			A			B1			B1.1			B2		
	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI
<i>Bos primigenius</i>	-	-	-	-	2	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cervus elaphus</i>	8	7	1	12	10	1	97	58	3	13	13	3	2	2	1	7	7	2
<i>Capreolus capreolus</i>	-	-	-	1	1	1	16	13	2	1	1	1	1	1	1	3	3	1
Cervidae	2	2	1	5	1	1	20	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Capra pyrenaica</i>	11	11	2	10	8	1	88	55	7	22	20	2	3	1	1	15	11	3
<i>Sus scrofa</i>	4	3	2	1	1	1	26	24	3	4	4	1	-	-	-	1	1	1
<i>Vulpes vulpes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	4	2	-	-	-	4	4	1
<i>Lynx sp.</i>	-	-	-	3	3	1	19	17	1	4	4	1	-	-	-	-	-	-
<i>Felis silvestris</i>	1	1	1	4	4	1	7	7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canis</i>	5	1	2	2	2	1	22	11	2	8	8	2	-	-	-	2	2	1
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	457	212	22	3732	1544	92	15,915	6587	455	1403	758	70	127	93	8	993	609	69
<i>Alectoris rufa</i>	-	-	-	6	6	2	35	28	9	2	2	1	-	-	-	1	1	1
Phasianidae	1	1	1	4	4	2	39	34	6	8	7	1	-	-	-	5	5	3
<i>Corvus frugilegus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Corvidae sp.	-	-	-	-	-	-	2	2	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Accipitridae/ Falconidae	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Medium Passeri- formes	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Small Passeri- formes	-	-	-	2	2	1	3	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aves large size	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aves medium size	4	4	1	15	12	4	97	74	13	11	10	4	-	-	-	3	3	2
Large size	2	1	-	-	-	-	10	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Medium size	23	6	-	26	7	-	262	29	-	61	11	-	8	2	1	33	7	-
Small size	104	10	-	260	19	-	1269	59	-	150	11	-	18	5	1	70	9	-
Very small size	-	-	-	5	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
Indetermined	4	-	-	28	-	-	43	-	-	8	-	-	1	-	-	4	-	-
Total	626	259	33	4117	1625	110	17,983	7018	511	1701	855	90	160	104	13	1142	663	84

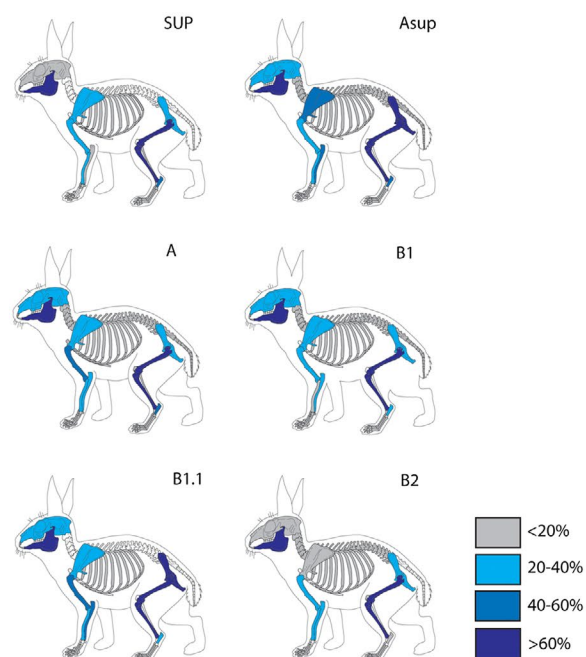
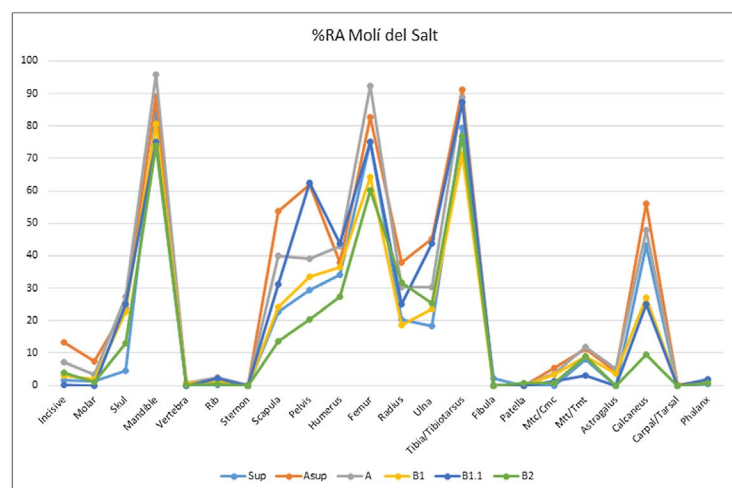


Figure 2. Percentage of Relative Abundance (%RA) of the rabbit elements recovered at Molí del Salt site, by sub-units. Both graphical and figurative images have been used to better visualise the differences between sub-units.

Table 2. Main characteristics of the rabbit assemblage of Molí del Salt, by archaeological sub-units. The numbers in brackets refer to the percentage of representation of bones affected by this modification, announced in front of the brackets. The degrees of burning were computed considering the total burned bones.

	Sup	Asup	A	B1	B1.1	B2
NISP	457	3732	15,915	1403	127	993
Higher representation (%)	Mandible (84.1), Tibia (79.5), Femur (75)	Tibia (91.3), Mandible (89.1), Femur (82.6)	Mandible (95.8), Femur (92.3), Tibia (88.8)	Mandible (80.7), Tibia (71.4), Femur (64.3)	Tibia (87.5), Mandible (75), Femur (75), Pelvis (62.5)	Tibia (76.8), Mandible (73.9), Femur (60.1)
% Anterior/posterior ratio	21.1	33.9	27.1	29.4	34.3	32.1
Completeness (%)	29 (6.3)	426 (11.4)	1383 (8.7)	157 (11.2)	12 (9.4)	89 (9.1)
% mid-shaft cylinders	38 (8.3)	38 (1.0)	627 (3.9)	104 (7.4)	6 (4.7)	124 (12.5)
% peeling	13 (2.8)	25 (0.7)	122 (0.8)	20 (1.4)	1 (0.8)	3 (0.3)
Cut-marks (%)	5 (1.1)	44 (1.2)	245 (1.5)	37 (2.6)	2 (1.6)	28 (2.8)
General burning (%)	92 (20.1)	875 (23.5)	4847 (30.5)	393 (28.0)	26 (20.5)	96 (9.7)
%G1	4.3	11	3.9	15.5	11.5	8.3
%G2	46.7	50.5	64.5	59.3	53.8	25
%G3	12	9.3	8.3	9.7	15.4	42.7
%G4	10.9	12	9.2	4.3	7.7	8.3
%G5	1.1	8.2	4.7	2.5	3.8	1
% Double colouration	25	9	9.3	8.7	7.7	14.6
Chewing (%)	7 (1.5)	33 (0.9)	228 (1.4)	27 (1.9)	–	23 (2.3)
Digestive damage (%)	1 (0.2)	1 (0.03)	5 (0.03)	6 (0.4)	–	–
Root-etching (%)	106 (23.2)	213 (5.7)	1712 (10.8)	243 (17.3)	45 (35.4)	253 (25.5)
Fissures (%)	68 (14.9)	55 (1.5)	717 (4.5)	99 (7.1)	0 (0.0)	114 (11.5)
% weathering	51.5	56.3	48.5	27.3	–	8.8
% sediment pressure	29.4	32.7	30.5	51.5	–	76.3
Breccia (%)	66 (14.4)	25 (0.7)	680 (4.3)	93 (6.6)	1 (0.8)	144 (14.5)
Trampling (%)	2 (0.4)	6 (0.2)	42 (0.3)	17 (1.2)	–	21 (2.1)

mitigated in that sense. This is not the case for vertebrae, however. The *r*-Pearson correlation coefficient was computed to see if some biases exist due to the bone density of each skeletal element. The results show a low (0.36 at sub-units Sup and Asup) or moderate correlation (from 0.64 to 0.72 at the remainder sub-units) between bone preservation and their compactness. Therefore, not all the biases could be explained by bone density, especially in the case of vertebrae, which are expected to be preserved.

Regarding fragmentation on rabbit remains, it is high (Table 2). The percentage of completeness never exceeds 11.2%. Long bones and girdles are the most affected elements, with proportions of complete specimens that oscillate between 4 and 0%. Some breakage patterns can be observed on long bones. The mid-shaft portions are especially important in case of the humerus, femur, and tibia, which show an average length of 30.1, 35.1, and 41.9 mm, respectively. They exceed half the



Figure 3. Bone breakage patterns observed at Moli del Salt archaeological units. Mid-shaft cylinders of humeri (A1), femora (A2) and tibiae (A3) were observed, as well as intentional breakage through bending on a femur (B1) and on an ulna (B2) of European rabbit.

length of the total bone-shaft in more than 55% of cases. This characteristic is significant here because mid-shaft cylinders are typically short in natural deposits (Brugal 2006) (Figure 3). They represent up to 12.5% of the humeri, femora and tibiae of each sub-unit. Nevertheless, these values could be under-represented because many elements with modern fractures were not considered, but they could also be part of mid-shaft cylinders. Proximal and distal ends of long bones are present, but with low values. For example, humerus ends only represent 25% of the humeri at sub-unit A, and 8% of humerus specimens at Sup. Femora ends are completely absent at sub-unit B1, and they represent 5.8% of the total femur remains at B1.1. Tibia ends represent from 8% (B1.1) to 4.8% (B1) of the

total tibia remains. Girdles are totally fragmented, with higher preservation of the neck and the articular end (scapula), and ilium and ischium (for the pelvis). Mandibles are nearly all fragmented. Only 0.1% of these elements from sub-unit A, and 1.4% at sub-unit B1 are complete. Diastema and molar zones are the best preserved.

8137 bone fractures were analysed from the whole sequence (Sup = 197; Asup = 1229; A = 5855; B1 = 457; B1.1 = 47; B2 = 357). As a result, from 79.4% (sub-unit Asup) to 100% (sub-unit B1.1) of the analysed fractures present the typical pattern of green fractures with curved angles and smooth edges. Additionally, some of these fractures are associated with peeling (2.8% at Sup; 0.7% at Asup; 0.8% at A; 1.4% at B1; 0.8% at B1.1; 0.3% at B2)



Figure 4. Cut-marks observed at Molí del Salt archaeological sub-units as a result of different processing activities, from skinning to defleshing. (A) left hemi-mandible. (B) Left frontal bone of the skull. (C) Right scapula. (D–G) Radii. (H–J) Humeri. All the bones are from *O. cuniculus*.

due to the pressure applied to the bone to break it through the bending process (Figure 3, Table 2).

From a taphonomical perspective, cut-marks are the most direct evidence of human action on animal remains. At the Molí

del Salt site, cut-marks on rabbit remains are present in all the units, with frequencies that oscillate between 1 and 3% (Table 2). They can be found on all the body portions, but with higher frequencies on those bones with high meaty content (humeri,



Figure 5. Mechanical modifications (pits: A1, A3; notches: B1, B2, B3, C1, C2, C3) and digestive damage (A2, A4) on European rabbit bones from Molí del Salt site. A1-A3: right scapula. A3: right hemi-mandible. A4: right ulna. B1: left pelvis. B2: right femur. B3: distal tibia (left side). C1: right tibia. C2: left femur. C3: left tibia.

femora and tibiae) and mandibles (Figure 4). These marks are directly related to skinning, disarticulation, and defleshing activities, with skinning and especially defleshing marks being the best rendered. At Molí del Salt, skinning cut-marks can be found on

the nasal bone and neurocranium, on the mandible diastema, and on metapodials and phalanges. Disarticulation cut-marks are present in form of incisions, sawing marks, and chop marks, mainly with an oblique or transversal orientation. They are

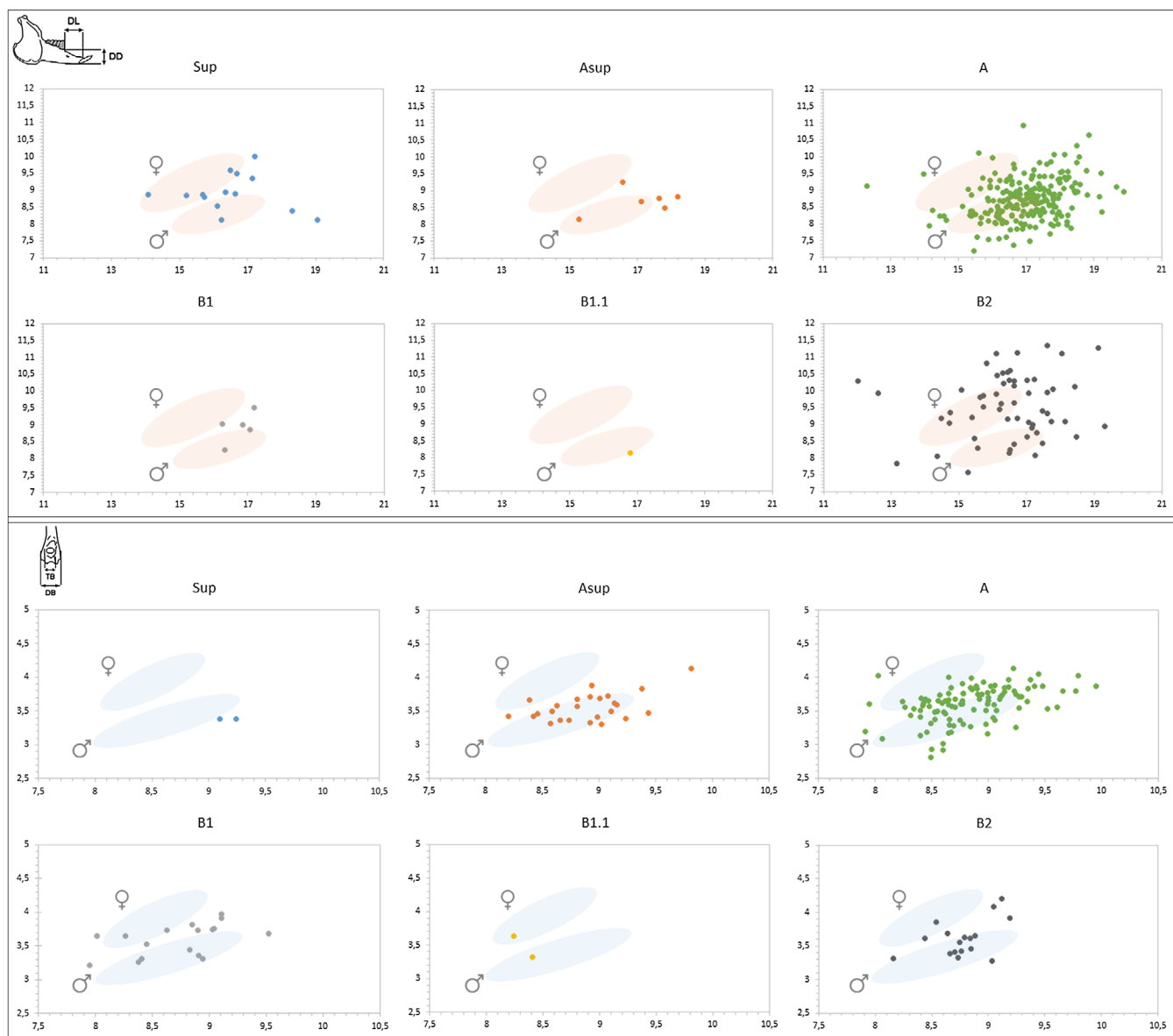


Figure 6. Scatter-plots with measurements of mandible diastema (upper part) and distal humerus (lower part) from different sub-units of Molí del Salt site, following Jones' method (2006). Elliptical shapes within the figures refer to the results obtained by Jones in her study.

located on the ends of long bones, on the neck of the scapula, and on the mandibular branch. Defleshing cut-marks are presented as straight incisions and scratches that can have an oblique, transversal or longitudinal orientation. They are normally located on the shaft of long bones but also on vertebra body, on the scapular border and on the ilium portion of the pelvis.

Another important modification observed on bones is burning damage (Figure 4). This alteration is the most abundant modification at Molí del Salt, with values that normally exceed 20%, and reach up to 30.5% of altered bones in the case of sub-unit A. Only sub-unit B2 presents lower values of burning (9.7%) compared to the others. Long bones are the most affected elements. All together, they represent between 40 and 55% of the total burned specimens. Considering the degrees of colouration established by Stiner et al. (1995), grade 2 of colouration is by distance the most significant. Although double colourations are important in the Sup unit, they do not have any preferential location. They

are found both on the diaphysis and on the epiphyses. Charred bones (grade 3) are highly represented in the B2 sub-unit.

Additionally to anthropic modifications, carnivore damage was documented on a few rabbit bones (Table 2, Figure 5); however, their presence is anecdotal if compared to human damage. The mechanical modifications documented never exceed 2.3% of representation. Some elements present pits, punctures, scores, and crenulated edges. They are mainly located on pelvises, scapulae and long bone shafts. Occasionally, the remains present digestive damage, but the percentage is even lower than for mechanical modifications (always below 0.4% of damaged bones), and it is non-existent at sub-units B1.1 and B2. Although carnivore activity is identified at the site, it is known that humans can also chew bones and modify their surfaces during consumption. Some authors have sought criteria to differentiate the agent (Landt 2007; Martínez 2009; Fernández-Jalvo & Andrews 2011); nevertheless, this task is not easy to conduct because some

Table 3. Comparison of Molí del Salt leporid accumulations with those from sites in the nearby area.

	Cova del Parco (Epipaleo-lithic Units)	Balma del Gai	Abric Agut	Font Voltada	Molí del Salt
References	Nadal (1998); Petit et al. (2009)	Nadal (1998); García-Argüelles et al. (2004); Estrada et al. (2011)	Ibáñez (2006); Vaquero et al. (2002)	Mir and Freixas (1993); Nadal (1998)	Present study
Dating	c. 13.2–10.1 Kyr BP	c. 11.1–8.9 Kyr BP	c. 10.4–8.5 Kyr BP	c. 10.9 kyr BP	c. 15.3–8.7 Kyr BP
% Leporidae	76.3–99%	c. 99%	86.96–90.7%	95.74%	92.7–99.3%
Main activity	No data	Skinning	Burning	Burning, but also cut-marks	Defleshing

common taphonomic features still remain due mainly to the high equifinality between human and carnivore chewing marks.

Natural intrusions have been documented at Molí de Salt by the presence of (at least) two complete or partially complete rabbit skeletons in anatomical connection, at sub-unit A. Normally, they preserve complete elements. The sandy sediments composing the stratigraphic sequence could contribute to rabbit intrusions by digging burrows that probably collapse. As consequence, they were trapped and died in the sediment. As they were trapped into the sediment matrix, any other predator or distorting element could disrupt the remains or cause the remobilisation of sediments. In fact, during the excavation process, some bioturbations were detected and documented.

Post-depositional modifications are also present in the Molí del Salt units. The two most important post-depositional modifications are the presence of fissures and root etching. Roots affect from 5.7% (sub-unit Asup) to 35.4% (sub-unit B1.1) of the rabbit bones in the site, but they also affect similar percentages of macro-faunal remains. This kind of modification is typical from rock-shelter sites, where the expansion of vegetation occurs once the site is abandoned. On the other hand, fissures are common on rabbit bones at Molí del Salt, but they are more abundant at unit Sup. The main cause for bone cracking is exposure to weather conditions, which is manifested through fissures on bones. In the upper sub-units, fissures due to weathering processes represent approximately 50% of the total fissures observed. Stages 1 and 2 of weathering are the most represented (80% of the remains with weathering action). Some fissures were also caused by sediment pressure, especially in the lower units. Breccia related to humidification and drying was also documented at relatively low percentages (from 0.7% at B1.1 to 14.5 at B2). Trampling was observed on a few elements, but its presence is punctual, as it could affect from 0% (B1.1) to 2.1% (B2) of the remains, depending on the unit. Manganese oxides were recorded and never exceed 0.2% of representation. Only at Asup does the percentage increase to 0.9%. They could be clearly distinguished from burning damage in the case of Molí del Salt, as they do not present any structural modifications related to heating processes (e.g. Shipman et al. 1984; Stiner et al. 1995).

Jones' method (2006) was applied to Molí del Salt assemblages to assess possible procurement strategies of rabbits (Figure 6), but neither the humeri nor mandible measurements could show the predominance of a specific gender. At sub-units Asup and A, where the sample is wider, trends pointed to the presence of both males and females. Additionally, the presence of young individuals is low. For the rest of the units, the sample is not large enough to suggest possible trends and no clear predominance of either sex is attested.

Discussion: why so many rabbits?

In consonance with the results obtained at Molí del Salt, humans seem to be the main accumulator agents at the site during sequence, performing different activities. Cut-marks on bones, burning, and intentional bone breakage confirm this. The high presence of adult individuals, as well as the high fragmentation of the assemblage – normally performed when the bone was still fresh – and diaphyseal cylinders could also support this hypothesis. Natural deaths, however, have also been identified at the site in the form of complete bones in anatomical connection registered during the excavation process (Patou-Mathis 1987; Stahl 1996; Cochard 2004, 2007; Pelletier et al. 2015). Nevertheless, these contributions seem to be punctual.

Despite the eminent human character of the Molí del Salt accumulation, some carnivore inputs are also documented at the site. Their occurrence appears to be sporadic or null in some sub-units, such as sub-unit B1.1. However, carnivores' contribution should be considered as chewing and digestive damage on bones is documented in higher proportions in some sub-units (B1, B2 – Table 2). On the one hand, the presence of diurnal birds of prey was ruled out, because they normally present high values of complete elements in their non-ingested accumulations. In the case of ingested accumulations, the fragmentation of elements is high but associated with extreme digestive damage on bones that hinders identification. Also, ingested accumulations produced by diurnal birds of prey tend to show a predominance of anterior limbs, which is not the case at Molí del Salt (Hockett 1991, 1993, 1995; Lloveras et al. 2008a; Lloveras & Nadal et al. 2014; Lloveras & Thomas et al. 2014; Sanchis 2012). On the other hand, the action of nocturnal birds of prey is also improbable, as they tend to produce moderate fragmentation of bones. Moreover, if they were accumulators, higher percentages of digested bones should be found, as digestive action in their waste is grater (Cochard 2004; Yravedra 2004, 2006; Lloveras et al. 2009b; Sanchis 2012). The particularly low number of digestive corrosions and the presence of pits, punctures and scores point toward the sporadic presence of certain small mammalian carnivores. If their contribution was significant, damage on bones should be larger. Small mammalian carnivores tend to produce high fragmentation of the remains, due to their ingestion. However, if these elements were ingested, one would expect to find large proportions of digested elements, in strong and extreme degrees. This does not fit with the percentages documented on the site. On the contrary, non-ingested specimens accumulated by mammalian carnivores could provide percentages of mechanical modifications like those at Molí del Salt, but the proportion of complete elements should be high (Cochard 2004; Lloveras et al. 2008b;

Sanchis & Pascual 2011; Lloveras et al. 2012, 2016; Sanchis 2012; Rodríguez-Hidalgo et al. 2013, 2015; Armstrong 2016). For these reasons, it is considered that carnivore inputs were anecdotal, and they only contribute to the assemblages with occasional actions. The presence of mammal carnivores would not be unexpected, as small carnivore specimens of red fox, wildcats, or lynx were reported in the site (Table 1). These animals could scavenge on leftovers that humans abandoned, or they could consume leporid remains hunted when humans did not occupy the place. For one reason or another, the low carnivore activity at the site indicates that human occupations were frequent and stable.

Despite the presence of carnivore activities, the possibility that some of the recorded tooth-marks belong to humans should also be considered. Determining whether tooth-marks belong to humans or carnivores is difficult, especially because of equifinality. The main objective of both humans and carnivores when breaking bones is to access their internal nutrients. As Sanchis et al. (2011) noted, when tooth-marks are associated with bending, they can be more easily linked to human activities. In contrast, when tooth-marks are the result of chewing, it is difficult to determine who produced them. Although many authors attempt to make distinctions, some conclude that humans can leave signatures similar to other mammalian carnivores on small mammal bones. Thus, elements other than tooth-mark size or the bone damage must be considered (Pérez Ripoll 2004; Landt 2007; Fernández-Jalvo & Andrews 2011; Sanchis et al. 2011; Sanchis 2012). At Molí del Salt, bone breakage through bending has been documented in combination with tooth-marks. This reinforces the possibility that humans could have caused at least some of the mechanical modifications on bones.

Regarding human-induced damage, skinning, disarticulation, and defleshing are some of the activities inferred from the cut-marks. In previous studies carried out at the site (Allué et al. 2010), the possibility of the use of conservation techniques for meat on rabbit remains was broached. This possibility was suggested due to the presence of specific wood taxa at the site that might be related to some kind of smoking processes. A similar hypothesis was proposed at the relatively close site of Balma del Gai (Nadal 1998). There, researchers linked the abundant number of cut-marks with the drying of meat, as the use of these techniques usually generates a higher percentage of cut-marks on bones. However, when this hypothesis was contemplated for Molí del Salt, the number of cut-marks did not seem to reach a high enough percentage to support it (Vaquero 2004a; Allué et al. 2010). The actual results obtained from the site (present work) also do not support this idea. Moreover, the proportion of cut-marks available today is even more reduced than the one presented in previous works, as the sample size has been further increased with stronger results. Thus, at least in the state of the research, we cannot find evidence to support the use of preservation methods at the site.

Fire-induced bone damage could suggest several processes, including meat roasting, accidental burning by the contact of a fireplace with the sediment where the bones were left, or cleaning activities (e.g. Spennemann & Colley 1989; Mallol et al. 2013; Pérez et al. 2017). Roasted meat favours the digestion process, reducing the intake of bacteria and other harmful organisms, which is a significant input to consider. In the case of small game, roasting could be conducted entirely after the skinning without

the need to dismembering the animal: the small size of rabbits allows the manipulation of the entire carcass. This part of the processing chain could influence the actions carried out on small prey carcasses, as after roasting, the animal can be more easily dismembered than when the meat is still raw. For the same reason, the meat can be separated from the bone in a simple way, without using tools. This may explain the low number of cut-marks observed in the whole assemblage. The presence of double colourations or differential colouration patterns on rabbit bones may also suggest the use of fire to roast meat. This phenomenon can be explained because of the carcasses' exposure to fire before the defleshing process, when they still have meat adhered, avoiding the direct exposure of the covered part of the bone (Laroulandie 2000; Rosell 2001; Lloveras et al. 2009a). At Molí del Salt, any pattern of colour distribution among bones exists, as several (overlapped) processes could have occurred after the primary action. This fact, together with high fragmentation, makes the burning alteration difficult to interpret. Additionally, the possibility that double colourations could be accidental or a consequence of other types of intentional processes (e.g. bones thrown into the fire for cleaning purposes; see Spennemann & Colley 1989) cannot be ruled out (e.g. Lyman 1994; Rosell 2001; Cáceres 2002; Pérez-Luis 2014). In the case of macro-fauna, some researchers explain phenomena linked to the use of bones (especially the epiphyses) as fuel (e.g. Costamagno et al. 1999, 2005, 2010; Théry-Parisot 2001, 2002; Théry-Parisot et al. 2009). Nevertheless, in our case, it should be expected to find a higher number of carbonised or calcined bones if it was the stated situation (grades 3–5, Stiner et al. 1995; Costamagno et al. 2010). The possibility that bones were burnt accidentally can also explain the high incidence of burning. As studied, hearths lying over previously abandoned bone remains can alter the bones and the sediments where they were inserted (Mallol et al. 2013; Rhodes et al. 2016).

When meat is removed, bones already preserve some internal nutrients that can be consumed. Intentional bone breakage is aimed at obtaining the bone marrow of long bones and the fat contained in epiphyses and articular bones (Pérez Ripoll 2005; Lloveras et al. 2009a; Sanchis et al. 2011; Cochard et al. 2012; Sanchis 2012). The process of bone breakage can leave some patterns attested in the archaeological record, such as mid-shaft cylinders. According to ethnography, the obtaining of shaft cylinders requires the crushing of the epiphyses to suck the bone marrow or to extract it with the aid of a small stick (Jones 1983; Hockett 1994). Additionally, differences aside, Oliver (1993) observed that Hadza always cook the bones of small antelopes (1–9 kg) before breaking them to allow more efficient marrow removal. Although Oliver's studies were focused on macro-faunal species, his assumptions would be taken into account, as the factors that motivate cooking before marrow extraction in the small-sized animals he studied might be applied to small prey. The cooking/roasting process solidifies the marrow and facilitates its extraction. Therefore, in spite of the dissimilarity of the assemblages, the small bone dimensions of rabbits could favour similar scenarios. When a bone is exposed to fire, however, it is expected to generate mixed fracture edges when cracking, in addition to low degrees of colouration (e.g. Thurman & Willmore 1981; Buikstra & Swegle 1989), and this does not seem to be the case at Molí del Salt.

Notwithstanding, bone breakage on small prey can be performed in different ways: applying pressure with teeth (chewing), using a hard hammer to crush the epiphyses, or bending the bone to produce its collapse. The result of bone breakage through bending is diagnostic of anthropogenic damage, as it produces irregular fracture edges with peeling (Cochard 2004; Sanchis et al. 2011). At Molí del Salt, bone breakage through bending has been documented in all the units in certain cases in combination with tooth-marks. Regarding the use of the other breakage techniques, they are difficult to distinguish because (a) the complex discrimination of human tooth-marks produced when cracking bones with teeth, if no other diagnostic element is present; and (b) it is complicated to discriminate anthropogenic cracking fractures when using a hard hammer on such fragile bones as leporids. Along this line, Cochard (2004) and Cochard et al. (2012) suggest that the absence of epiphyses in archaeological assemblages may be linked to the complete cracking of these portions when performing bone breakage with a stone hammer. This phenomenon could explain most of the absences of long bone epiphyses at Molí del Salt. The possibility that part of the epiphyses disappears due to its fragility or because of bone density (proximal humerus and tibia or distal femur), however, cannot be ruled out (Nadal 1998; Pavao & Stahl 1999).

Another important point is the relatively low representation of vertebrae in all the units of Molí del Salt. The scarcity of some elements, such as ribs or phalanges, can be explained due to bone density, but vertebrae are expected to be preserved. According to *r*-Pearson's correlation, these biases cannot be explained by bone density. Therefore, further explanations should answer this phenomenon. One possibility is that the high fragmentation of the assemblage could influence the identification of the remains. Nonetheless, despite the fragmentation, it should be expected that leporid vertebrae could be easily determined. Additionally, most of the non-determined elements seem to be part of long-bone shafts. It is worth mentioning an ethnographic case that describes how an indigenous group from California, known as Cahuilla, used to crack bones and grind them with the objective of mixing the resulting dust and tiny fragments with other food (Bean 1974). Although this situation is not specifically described for vertebrae, the possibility that these elements were pulverised to conduct similar processing cannot be totally ruled out. Therefore, this question remains unresolved.

In addition to the origin of the accumulation, rabbit remains could provide clues about the procurement strategies at the site. Jones (2006) argues that when an assemblage is predominated by female individuals and/or young rabbits, it can be related to the mass collection of rabbits near the burrows, as humans knew where the burrows were and could use their experience to capture them all together. This strategy can be linked to good knowledge of the landscape and good territorial management. If male adult rabbits predominate or a mixture of sexes exists, it might be related to individual acquisition of prey, probably by opportunistic encounter rates. At Molí del Salt, and according to her method, there is not a clear predominance of adult females in any of the assemblages (Figure 6). This could fit with a possible scenario of individual acquisition of prey. The low presence of young rabbits at the site seems to discard the mass collecting procurement of rabbits near their burrows. Nonetheless, Cochard et al. (2012) mentioned that the absence of infantile or

juvenile leporids could be the consequence of (a) lack of interest in these individuals by humans; (b) low availability of young rabbits during specific periods of the year, such as winter; or (c) the destruction of not-completely formed bones due to their bone density. It may hide possible patterns of mass collecting, in case adult females were abundant in the studied assemblage. Additionally, Pelletier et al. (2015) worked on the same rabbit sample as Jones (2006), realising that their observations were different from those in Jones' research, as they could not distinguish possible gender groups. They conclude that a bias exists when taking measurements of bones, as the way the measures were taken could influence the results (Pelletier et al. 2015). In view of the above, a similar situation could be stated at Molí del Salt. Martínez-Polanco et al. (2016) mentioned the use of distal humerus measurements to infer sex-ratios at sub-unit Asup. According to their results, there is a clear predominance of adult females in this specific unit. For the present study, new measurements were taken on a wider sample, with different results. Thus, this case could be taken as an example of how outcomes could depend on the way the measures were taken. It should be noted, however, that the sample measured from Asup unit presented here is larger than that presented by Martínez-Polanco et al. (2016), which would be at least partially responsible for these differences. Additionally, if sexual dimorphism on rabbits exists on current specimens, it would be expected that those differences could be observed on ancient remains, as Cochard et al. (2012) and Blasco et al. (2013) noted. For this reason, it would be necessary to examine this subject in future studies to achieve conclusive results. Although Jones' method has been questioned, the high presence of rabbits at the site – especially at sub-unit A suggests the use of some kind of procurement technique allowing the acquisition of a large amount of prey. Although the site sequence is part of a palimpsest, 455 MNI at sub-unit A is an important number, which could indicate that some specific methods were used to hunt rabbits beyond individual acquisitions. Some studies describe the use of several techniques to hunt specific taxa such as leporids. For example, Bean (1974) mentions the use of different methods for leporid procurement in Cahuilla groups (the use of bows and arrows, throwing weapons, nets, snares, traps, or setting the shrubs where leporids live on fire). Nelson (1973) also mentioned the use of communal traps used by Eskimos. Similarly, Lupo and Schmitt (2005) stated that net hunting and other mentioned methods were used to hunt small prey in the Bofi and Aka groups. Net hunting is especially used when high frequencies of certain small fauna are available. In consequence, it would not be strange for at least some of these techniques to have been used at Molí del Salt, where there is an important availability of rabbits in the area near the site.

From an occupational point of view, the exploitation of resources from the immediate surroundings of the site supports the possibility of longer and more stable occupations and a good knowledge of the landscape, as human populations know how to find certain specific resources. In that sense, some authors hold that leporid-rich accumulations are usually related to long-term occupation dynamics in archaeological sites, which could imply radical changes in the socio-economic organisation of human groups during the Upper Palaeolithic, i.e. longer and more intensive occupations (Cochard & Brugal 2004; Sanchis et al. 2016). They argue that socio-economic changes have tended to

be related to technical innovations and complex organisations. Nevertheless, technical innovations are not always an explanation for the abundance of small prey in the archaeological record, at least in early times, such as in the case of Bolomor Cave (Blasco et al. 2013) or the level 4 of les Canalettes (Cochard 2004; Cochard et al. 2012). Other parameters, such as the type of exploitation, availability of prey, and the functionality and environmental conditions of the site will influence the taxonomic spectrum found. As mentioned by Lorenzen et al. (2011), the particular conditions for each species will affect the way they react to changing situations. They use this argument to explain the decline/extinction/continuity of megafauna in Eurasia and North America after 45 ky. As they argue, climatic changes and human expansion will affect taxa in different ways. Therefore, the most versatile species will have a higher probability of surviving habitat redistribution and fragmentation. This would explain some changes in the faunal spectrum during the Upper Palaeolithic, as some species disappeared and humans should have focused their hunting strategies on other resources. As was the case for reindeer in some parts of Eurasia (Lorenzen et al. 2011), the high reproduction rates of rabbits, as well as their high ecological flexibility, favours their better adaptation to new climate conditions. This would promote their exploitation in areas such as the Levantine façade of Iberia, whose environment and geographic conditions were prone to their development. This seems the stated situation at Molí del Salt. Rabbits were well adapted to the ecological conditions where the site is located. For this reason, rabbits were abundant under natural conditions, which make them an attractive resource to exploit. In addition, this human adaptation is not only observed in the faunal record but also on plant exploitation and raw material procurement from outcrops close to the site (Vaquero 2004a; Vaquero et al. 2005, 2012; García Catalán & Vaquero 2007; Allué et al. 2010; Soto et al. 2011; Soto 2015). Regarding subsistence strategies at Molí del Salt, humans seemed to have adapted to the surroundings of the site and exploited different available resources, from ungulates to small prey (Vaquero 2004a; Allué et al. 2010). The maximisation of available resources is evidenced by the high number of activities that humans performed on faunal remains (from the acquisition of furs and meat defleshing to the extraction of internal nutrients through bone breakage). This trend is continuous along the sequence, not showing any change at the beginning of the Holocene, with the development of Mesolithic culture.

Apart from the inferences that can be carried out in the site, the Molí del Salt site yields the opportunity to study the dynamics of human populations during those poorly understood moments in north-eastern Iberia. In this area, two main problems exist when discussing faunal studies during this period. First, few sites allow the study of complete sequences from the Late Upper Palaeolithic to the Mesolithic. Only Balma de la Margineda (Guilaine & Martzloff 1995), Balma de Guilanyà (Casanova et al. 2007, 2012) and La Cativera (Allué et al. 2000) have units corresponding to both periods. Filador rock-shelter has been recently included in this group, as one of its uppermost units (unit 2) presents stone tools that seem to be ascribed to the Mesolithic (García-Argüelles et al. 2005). Additionally, both cultural periods are usually separated by a hiatus of occupation or erosive processes taking place at the beginning of the Holocene. The scarcity

of archaeological sites is marked during the Mesolithic period. Sota Palou (C.R.P.E.S. 1985), Font del Ros (Martínez-Moreno & Mora 2011a) Roc del Migdia (Yll et al. 1994) and Abric Agut (Vaquero 2004b) are examples of sites with well-established chronologies that can be added to the abovementioned sites, but the list is limited. For the Upper Palaeolithic period, many other sites are known (e.g. Mir & Freixas 1993; Estrada et al. 2004, 2011; García-Argüelles et al. 2004, 2005; Fullola & García-Argüelles 2006; Rodríguez 2014). Contrary to the Mesolithic, they allow the study of cultural behaviours during this period. The second problem to address is the poor preservation of faunal remains in most of the mentioned archaeological sites, as they are hardly affected by post-depositional processes (Nadal 1998).

Contrary to Molí del Salt, there are other archaeological sites where some similarities and differences can be noticed (Table 3). At the northern part of Catalonia near the Pyrenees, some archaeological sites are characterised by the predominance of the Iberian ibex, such as Balma de la Margineda and Balma de Guilanyà (Guilaine & Martzloff 1995; Guilaine et al. 2008; Martínez-Moreno & Mora 2011b). Rabbits are not abundant in these places. It can be related to the mountain environments where these sites are located, which do not promote good conditions for leporid development. Contrary to that, these areas favour the expansion of goats, as observed in their sequences (Rufà & Vaquero in prep).

In the centre area of Catalonia, from the Catalan Central Depression to the Catalan Pre-Coastal Range, some archaeological sites show a predominance of rabbits in their archaeological record (Table 3). This is the case at Balma del Gai, Font Voltada, the Abric Agut and Cova del Parco, in its Holocene units (Mir & Freixas 1993; Nadal 1998; Estrada et al. 2004, 2011; Fullola et al. 2004; Ibáñez 2006; Rosado-Méndez et al. 2015). There, the exploitation of rabbit resources is similar than in the case of Molí del Salt, and the intensification of their use is noticed in many ways. In the nearby area of Molí del Salt, there are other sites with similar chronologies, but their sediments have high pH acidity, which does not allow for good preservation of faunal remains.

In the case of Parco, the processing of rabbits is less obvious, as the percentage of macro-faunal remains is still notable. Nonetheless, they are present with significant values (Table 3). The importance of other faunal resources can be due to its location very close to the mountains, which are inhabited by goats that also form part of the human diet. Thus, environmental conditions seem to influence on the taxa represented in an archaeological site; or, at least, it is a factor that should be considered when analysing an archaeological sequence. In other sites where there is supremacy of small game among human activities, some peculiarities stand out. At Abric Agut, cut-marks do not exist on bone remains, but burning damage is important and can arrive up to 91.2% at unit 4.5 or 50% of affectation at unit 4.7a (Ibáñez 2006). There, root etching is important, which makes the preservation of cut-marks on bone surfaces impossible. Nonetheless, their anthropogenic origin seems unquestionable.

On the other hand, the Balma del Gai and Font Voltada sites are highly anthropised (Mir & Freixas 1993; Nadal 1998; Estrada et al. 2004, 2011). As in the case of Abric Agut, the presence of high burning damage at Font Voltada stands out, where more than 50% of the remains were affected (Nadal 1998; Rosado-Méndez et al. 2015). The intensification of other activities such

as cleaning could explain these high frequencies. These values are even more pronounced than those at Molí del Salt, where the number of burnt bones is already high. In the case of Balma del Gai, the importance of activities related to the skinning of rabbits is remarkable (Nadal 1998; García-Argüelles et al. 2004), also confirmed by residue analyses on stone tools, which were mainly used to prepare dried furs (García-Argüelles et al. 2004). In the case of Molí del Salt, skinning was also documented, but less frequently than other processing activities, such as defleshing. The high human activity on rabbit remains at Molí del Salt, as well as in other sites close to it, testifies to the maximisation of available resources in their immediate surroundings. This reflects that humans were adapted to the environment and knew where and how to find their resources. This translates into good control of the territory and is probably linked to stable occupations in the area.

Conclusions

The Molí del Salt site is a good example to understand the subsistence strategies of human populations at the end of the Upper Palaeolithic and the Mesolithic. As evidenced through taphonomical analysis on faunal remains, humans were capable of exploiting different environments, focusing their attention on rabbits. On the one hand, the high incidence of humans on animal specimens attests a maximisation of resources. It is evidenced by the variety of activities observed, from skinning to bone marrow extraction. The presence of mid-shaft cylinders and high fragmentation suggest an intense use of animals' internal nutrients (e.g. marrow/grease). From rabbits, humans could not only obtain food benefits (meat, marrow, fat) but also resources not geared to nutritional purposes, such as the procurement of furs.

On the other hand, the high presence of rabbits at Molí del Salt is due to the fact that they are an abundant and rich resource in the area, which favours their capture. The versatility of this taxon propitiates that they could expand to different ecological landscapes, probably favoured by environmental changes occurring during the Upper Palaeolithic. Furthermore, their high breeding rates allow them to be hunted without over-exploitation. It facilitates their survival success, as they can continue being an important resource for human populations through the time without being endangered. Likewise, despite sex-ratios not reflecting possible trends in procurement strategies at the site, the large number of individuals represented in some of the units suggests the use of a variety of possible trapping techniques (traps, snares and nets). It would allow the hunting of more individuals than using traditional hunting methods.

Putting this question aside, carnivores also took part in the Molí del Salt assemblages, at least as punctual culprits. Because their activities are scarce, with some tooth-marks and digestion marks on bones, the possibility of scavenging cannot be totally ruled out. Regarding tooth-marks, the possibility that humans could produce part of the mechanical modifications initially associated with carnivores has been suggested because of the high anthropogenic incidence in the assemblage. If this were true, carnivore inputs would be even more infrequent, reinforcing the intensive occupation of the site by humans.

To summarise, the faunal representation at Molí del Salt complements previous studies carried out in the site, which contemplates relatively long and stable occupations.

Acknowledgements

The Molí del Salt excavations are also supported by the Ajuntament de Vimbodí i Poblet and the Consell Comarcal de la Conca de Barberà. Anna Rufà is a beneficiary of a pre-doctoral grant from the Spanish Ministry of Culture, Science and Sports, under Grant FPU12/00238. This research has the sponsorship of CERCA Programme/Generalitat de Catalunya. We are very grateful to the two anonymous reviewers for their constructive comments that helped to improve the manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

This work was supported by the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness (MINECO/FEDER) [grant number HAR2013-48784-C3-1-P], [grant number HAR2016-76760-C3-1-P], [grant number CGL2015-65387-C3-1-P], [grant number CGL2015-68604-P], [grant number CGL2016-80000-P]; the Generalitat de Catalunya [grant number 2014 SGR 900], [grant number 2014/100573], [grant number 2014/100574]; the Seneca Foundation [grant number 19434/PI/14]; the Ajuntament de Vimbodí i Poblet; the Consell Comarcal de la Conca de Barberà; and Spanish Ministry of Culture, Science and Sports [grant number FPU12/00238].

ORCID

Anna Rufà  <http://orcid.org/0000-0003-1278-4220>

References

- Adovasio JM, Soffer O, Klíma B. 1996. Upper Palaeolithic fibre technology: interlaced woven finds from Pavlov I, Czech Republic, c. 26,000 years ago. *Antiquity* 70:526–534.
- Allué E, Angelucci DE, Cáceres I, Flocchi C, Fontanals M, García M, Huguet R, Ollé A, Saladié P, Vergès JM, Zaragoza J. 2000. El registro paleoecológico y arqueológico de La Catiuera (El Catllar, Tarragona): datos preliminares sobre el límite Pleistoceno-Holoceno en el sur de Cataluña. In: Oliveira V, editor. 3o Congresso de Arqueologia Peninsular. Porto: ADECAP; p. 81–98.
- Allué E, Ibáñez N, Saladié P, Vaquero M. 2010. Small preys and plant exploitation by late pleistocene hunter-gatherers. A case study from the Northeast of the Iberian Peninsula. *Archaeol Anthropol Sci*. 2:11–24.
- Altuna J. 1992. El medio ambiente durante el Pleistoceno Superior en la región Cantábrica con referencia especial a sus faunas de mamíferos [The environment during the Upper Pleistocene in the Cantabrian region, with especial reference to its mammal fauna]. *Munibe*. 43:13–29.
- Álvarez-Fernández E. 2011. Humans and marine resource interaction reappraised: archaeofauna remains during the late Pleistocene and Holocene in Cantabrian Spain. *J Anthropol Archaeol*. 30:327–343.
- Andrews P. 1990. *Owls, caves and fossils*. London: University of Chicago Press.
- Andrews, P., Cook, J. 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man New Ser*. 20:675–691.
- Armstrong A. 2016. Eagles, owls, and coyotes (oh my!): taphonomic analysis of rabbits and guinea pigs fed to captive raptors and coyotes. *J Archaeol Sci Reports*. 5:135–155.
- Aura JE, Jordá J, Morales JV, Pérez M, Villalba MP, Alcover JA. 2009. Economic transitions in finis terra. *Before Farming* 2009:1–17.
- Aura JE, Villaverde V, Pérez Ripoll M, Martínez Valle R, Guillem P. 2002. Big game and small prey: paleolithic and epipaleolithic economy from Valencia (Spain). *J Archaeol Method Theory*. 9:215–268.

- Aura JE, Villaverde V, Morales M, Sainz C, Zilhão J, Straus LG. 1998. The Pleistocene–Holocene transition in the Iberian Peninsula: continuity and change in human adaptations. *Quat Int.* 49–50:87–103.
- Barnosky AD, Koch PL, Feranec RS, Wing SL, Shabel AB. 2004. Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents. *Science.* 306:70–75.
- Barone R. 1976. Anatomie comparée des mammifères domestiques. Paris: Vigot Freres, Editeurs.
- Barone R, Pavaux C, Blin PC, Cuq P. 1973. Atlas d'anatomie du lapin. Paris: Masson & C.
- Bean LJ. 1974. Mukat's people. The Cahuilla Indians of Southern California. London: University of California Press.
- Behrensmeier AK. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4:150–162.
- Binford LR. 1981. Bones: ancient men and modern myths. New York, NY: Academic Press.
- Bird DW, Bird R, Codding B. 2009. In pursuit of mobile prey: martu hunting strategies and archaeofaunal interpretation. *Am Antiq.* 74:3–29.
- Blasco R, Blain H-A, Rosell J, Díez JC, Huguet R, Rodríguez J, Arsuaga JL, María Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2011. Earliest evidence for human consumption of tortoises in the European Early Pleistocene from Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain. *J Hum Evol.* 61: 503–509.
- Blasco R, Fernández Peris J. 2012a. Small and large game: human use of diverse faunal resources at Level IV of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus - Palevol.* 11:265–282.
- Blasco R, Fernández Peris J. 2012b. A uniquely broad spectrum diet during the Middle Pleistocene at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat Int.* 252:16–31.
- Blasco R, Fernández Peris J, Rosell J. 2010. Several different strategies for obtaining animal resources in the late Middle Pleistocene: the case of level XII at Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Comptes Rendus Palevol.* 9:171–184.
- Blasco R, Finlayson C, Rosell J, Marco AS, Finlayson S, Finlayson G, Negro JJ, Pacheco FG, Vidal JR. 2014. The earliest pigeon fanciers. *Sci Rep.* 4:5971.
- Blasco R, Rosell J, Fernández Peris J, Arsuaga JL, Bermúdez de Castro JM, Carbonell E. 2013. Environmental availability, behavioural diversity and diet: a zooarchaeological approach from the TD10-1 sublevel of Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain) and Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Quat Sci Rev.* 70:124–144.
- Blasco R, Rosell J, Fernández Peris J, Cáceres I, Vergès JM. 2008. A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *J Archaeol Sci.* 35:1605–1618.
- Blasco R, Rosell J, Rufà A, Sánchez Marco A, Finlayson C. 2016. Pigeons and choughs, a usual resource for the Neanderthals in Gibraltar. *Quat Int.* 421:62–77.
- Bochenski ZM, Tomek T. 2009. A key for the identification of domestic bird bones in Europe: Preliminary determination. Kraków: Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences.
- Bochenski ZM, Tomek T, Wilczyński J, Svoboda J, Wertz K, Wojtal P. 2009. Fowling during the Gravettian: the avifauna of Pavlov I, the Czech Republic. *J Archaeol Sci.* 36:2655–2665.
- Brain, CK. 1981. The hunters or the hunted? An introduction to African Cave Taphonomy. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Brugal, JP. 2006. Petit gibier et fonction de sites au Paléolithique supérieur. Les ensembles faunistiques de la grotte d'Anecrial (Porto de Mos, Estremadura, Portugal). *PALEO* 18: 45–68.
- Buikstra JE, Swegle M. 1989. Bone modification due to burning: experimental evidence. In: Bonnichsen R, Sorg MH, editors. *Bone Modif.* Orono: University of Maine Center for the Study of the First Americans; p. 247–258.
- C.R.P.E.S. 1985. Sota Palou. Campdevàdol. Un centre d'intervenció prehistòrica postglaciar a l'aire lliure. Girona: Diputació de Girona.
- Cáceres I. 2002. Tafonomía de yacimientos antrópicos en karst Complejo Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos), Vanguard cave (Gibraltar) y Abric Romani (Capellades, Barcelona). Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.
- Cacho I, Fumanal MP, López P, Pérez Ripoll M, Martínez Valle R, Uzquiano P, Arnanz A, Sánchez Marco A, Sevilla P, Morales A, et al. 1995. El Tossal de la Roca (Vall d'Alcalà, Alicante). Reconstrucció paleoambiental y cultural de la transició del Tardiglaciari al Holoceno inicial. *Recer del Mus d'Alcoi* IV:11–101.
- Callou C. 1997. Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du lapin (genre *Oryctolagus*) et du lièvre (genre *Lepus*) en Europe occidentale. In: Desse J, Desse-Berset N, editors. *Fiches d'ostéologie Anim pour l'archéologie Série B Mammifères.* Centre de. Valbonne Sophia Antipolis: APDCA.
- Callou C. 2003. De la garenne au clapier: étude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale. Paris: Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Casanova J, Martínez-Moreno J, Mora R. 2007. Traçant l'ocupació dels Pirineus: la Balma Guilanyà i els caçadors recol·lectors del Tardiglaciari i l'Holocè antic al Prepireneu Oriental. In: *Trib d'Arqueologia 2006*; p. 59–83.
- Casanova J, Martínez-Moreno J, Mora R. 2012. Balma de Guilanyà: ocupacions de muntanya durant el MIS 1 al vessant sud dels Pirineus Orientals. In: *I Jornades d'Arqueologia la Catalunya Cent, Manresa, 28-30 d'octubre 2010*; p. 59–64.
- Cochard D. 2004. Les leporides dans la subsistence paleolithique du sud de la France. Bordeaux: Université Bordeaux I.
- Cochard D. 2007. Caractérisation des apports de Léporidés dans les sites paléolithiques et application méthodologique à la couche VIII de la grotte Vaufray. In: Evin J, editor. *Un siècle Constr du discours Sci en Préhistoire Actes du Congrès du Centen la Société Préhistorique Française un siècle Constr du discours Sci en Préhistoire (Avignon, 20 au 24 Sept 2004).* Vol. 3. Mémoire de la Société Préhistorique Française; p. 467–480.
- Cochard D, Brugal J-P. 2004. Importance des fonctions de sites dans les accumulations paléolithiques de Léporidés. In: Brugal J-P, Desse J, editors. *Petits Animaux Sociétés Hum - Du complément Aliment aux ressources Util Actes des XXIVe Rencontres Int d'Archéologie d'Histoire d'Antibes.* Antibes; p. 283–296.
- Cochard D, Brugal JP, Morin E, Meignen L. 2012. Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quat Int.* 264:32–51.
- Codding BF, Porcasi JF, Jones TL. 2010. Explaining prehistoric variation in the abundance of large prey: a zooarchaeological analysis of deer and rabbit hunting along the Pecho Coast of Central California. *J Anthropol Archaeol.* 29:47–61.
- Cohen A, Serjeantson D. 1996. A manual for the identification of bird bones from archaeological sites. Revised ed. London: Archetype Publications.
- Conard NJ, Malina M, Munzel SC. 2009. New flutes document the earliest musical tradition in southwestern Germany. *Nature* 460:737–740.
- Costamagno S, Griggo C, Mourre V. 1999. A roche Experimentale d'un problema taphonomique. Utilisation de combustible osseux au Paléolithique. *Préhistoire Eur.* 13:167–194.
- Costamagno S, Laroulandie V. 2004. L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique: un inventaire taphonomique et archéozoologique. In: Brugal JP, Desse J, editors. *Petits animaux Soc Hum Du complément Aliment aux ressources Util XXIVe Rencontres Int d'Archéologie d'Histoire d'Antibes.* Antibes; p. 403–416.
- Costamagno S, Théry-Parisot I, Guilbert R. 2005. Taphonomic consequences of the use of bones as fuel. Experimental data and archaeological applications. In: O'Connor T, editor. *Biosph to Lithosph New Stud Vertebr taphonomy 9th ICAZ Conf Durham 2002.* Oxford: Oxbow Books.
- Costamagno S, Thery-Parisot I, Kuntz D, Bon F, Mensan R. 2010. Taphonomic impact of prolonged combustion on bones used as fuel. *Taphon Burn Org Residues Combust Featur Archaeol Context.* 2:169–183.
- D'Errico F, Laroulandie V. 2000. Bonetechnology at the Middle-Upper Palaeolithic transition. The case of the worked bones from Buran-Kaya III level C (Crimea, Ukraine). In: Orschiedt J, Weniger GC, editors. *Neanderthals Mod humans - discussing Transit Cent East Eur from 50000–30000 BP.* Mettmann: Neanderthal Museum; p. 227–242.
- De Marfà R. 2009. Els lagomorfs (O Lagomorpha; CI Mammalia) del Pliocè i Pleistocè europeus. Barcelona: Universitat de Barcelona.

- Dodson P, Wexlar D. 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology*. 5:275–284.
- Domínguez-Rodrigo M, de Juana S, Galán AB, Rodríguez M. 2009. A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *J Archaeol Sci*. 36:2643–2654.
- Estrada A, García-Argüelles P, Nadal J. 2004. Les excavacions a la Balma del Gai (Moià, Bages). In: Genera M, editor. *Actes les Jornades d'Arqueologia i Paleontol 2001*. Vol I. La Garriga: Direcció General del Patrimoni Cultural. Servei d'Arqueologia; p. 135–143.
- Estrada A, Nadal J, García-Argüelles P, Lloveras L, Costa J. 2011. Els darrers caçadors-recol·lectors del Moianès. *La Balma del Gai*. Moia: OAL Museu Municipal de Moia.
- Fernández-Jalvo Y. 1992. Estudio tafonomico de microvertebrados en el tafosistema carstico Atapuerca-Ibeas (Burgos) Interpretation paleoecologica y determinacion de criterios de correlacion. Madrid: Universidad Complutense de Madrid.
- Fernández-Jalvo Y, Andrews P. 2011. When humans chew bones. *J Hum Evol*. 60:117–123.
- Fernández-Jalvo Y, Andrews P, Denys C. 1999. Cut marks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-I. *J Hum Evol*. 36:587–589.
- Finlayson C, Brown K, Blasco R, Rosell J, Negro JJ, Bortolotti GR, Finlayson G, Sánchez Marco A, Pacheco FG, Rodríguez-Vidal J, et al. 2012. Birds of a feather: Neanderthal exploitation of raptors and corvids. *PLoS One* 7:1–9.
- Fiore I, Gala M, Tagliacozzo A. 2004. Ecology and subsistence strategies in the eastern Italian Alps during the Middle Palaeolithic. *Int J Osteoarchaeol*. 14:273–286.
- Fontana L. 2004. Le statut du lièvre variable (*Lepus timidus*) en Europe Occidentale au Magdalénien: premier bilan et perspectives. In: Brugal JP, Desse J, editors. *Petits animaux Soc Hum Du complément Aliment aux ressources Util XXIVe Rencontres Int d'Archéologie d'Histoire d'Antibes*. Antibes: Editions APDCA; p. 297–312.
- Fullola JM, García-Argüelles P. 2006. La cueva del Parco (Alòs de Balaguer, Lleida) y el abrigo del Filador (Margalef de Montsant, Tarragona). In: Alday A, editor. *El mesolítico muescas y denticulados en la cuenca del Ebro y el litoral mediterráneo Penins*. Diputació Foral de Àlava, Departamento de Cultura; p. 121–133.
- Fullola JM, Petit MA, Mangado X, Bartrolí R, Albert RM, Nadal J. 2004. Occupation Epipaleolithique microlamellaire de la Grotte du Parco (Alòs de Balaguer, Catalogne, Espagne). In: *Actes du XIVème Congrès UISPP, Univ Liège, Belgique, 2-8 septembre 2001 Sect 7 Le Mésolithique*. BAR International Series 1302; p. 121–128.
- García-Argüelles P, Nadal J, Estrada A. 2004. Balma del Gai rock shelter: an Epipaleolithic rabbit skinning factory. In: *Actes du XIVème Congrès UISPP, Univ Liège, Belgique, 2-8 septembre 2001 Sect 7 Le Mésolithique*. BAR International Series 1302; p. 115–120.
- García-Díez M, Vaquero M. 2015. Looking at the camp: paleolithic depiction of a hunter-gatherer campsite. *PLoS One* 10:1–17.
- García-Argüelles P, Nadal J, Fullola JM. 2005. El abrigo del Filador (Margalef de Montsant, Tarragona) y su contextualización cultural y cronológica en el Nordeste peninsular. *Trab Prehist*. 62:65–83.
- García Benito C, Alcolea M, Mazo C. 2016. Experimental study of the aerophone of Isturitz: manufacture, use-wear analysis and acoustic tests. *Quat Int*. 421:239–254.
- García Catalán S, Vaquero Rodríguez M. 2007. La indústria lítica del nivell Asup del Molí del Salt (Vimbodí) dins del Paleolític superior final al sud de Catalunya. *Aplec de Treballs (Montblanc)*. 25:9–22.
- Guennouni MKEL. 2001. Les lapins du Pleistocene Moyen et Superieur de quelques sites prehistoriques de l'Europe mediterrannee: Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, La Grotte du Lazaret, La Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie. *Étude paleontologique, archeozoologique*. Paris: MNHN.
- Guilaine J, Barbaza M, Martzluff M. 2008. Les excavacions a la balma de la Margineda (1979–1991). Vol IV. Andorra la Vella: Govern d'Andorra.
- Guilaine J, Martzluff M. 1995. Les excavacions a la balma de la Margineda (1979–1991). Vol I. Andorra la Vella: Govern d'Andorra.
- Guleç E, Howell CF, White TD. 1999. Dursunlu – a new Lower Pleistocene faunal and artifact-bearing locality in southern Anatolia. In: Ullrich H, editor. *Hominid Evol - lifestyles Surviv Strateg*. Gelsenkirchen Schwelm: Archaea; p. 349–364.
- Hawkes K, O'Connell JF, Blurton Jones NG. 2001. Hunting and nuclear families some lessons from the hadza. *Curr Anthropol*. 42:681–709.
- Hesse B. 1985. Archaic exploitation of small mammals and birds in northern Chile. *Estud Atacamenas*. 7:42–61.
- Hockett BS. 1991. Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *Am Antiq*. 56:667–679.
- Hockett BS. 1993. Taphonomy of the leporid bones from Hogup Cave, Utah: Implications for Cultural Continuity in the Eastern Great Basin. Reno, NV: University of Reno.
- Hockett BS. 1995. Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and archaeological sites in the Great Basin. In: Moeller RW, editor. *N Am Archeol*. 16: 223–238.
- Hockett BS. 1996. Corroded, thinned and polished bones created by Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*): taphonomic implications for archaeological interpretations. *J Archaeol Sci*. 23:587–591.
- Hockett B, Bicho NF. 2000. The rabbits of picareiro cave: small mammal hunting during the Late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *J Archaeol Sci*. 27:715–723.
- Hockett B, Haws JA. 2002. Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the upper paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *J Archaeol Method Theory*. 9:269–302.
- Hockett BS. 1994. A descriptive reanalysis of the leporid bones from Hogup Cave, Utah. *J Calif Gt Basin Anthropol*. 16:106–117.
- Huguet R. 2007. Primeras ocupaciones humanas en la Península Ibérica: paleoconomía en la sierra de Atapuerca (Burgos) y en la cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior. Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.
- Ibáñez N. 2006. Origen de la acumulación de lagomorfos y aves en el yacimiento Abric Agut (Cataluña, España). In: Bicho NF, Carvalho AF, editors. *Animais na Pré-história e Arqueol da Península Ibérica*. Faro: Universidade do Algarve; p. 169–178.
- Ibáñez N, Saladié P. 2004. Acquisition anthropique d'*Oryctolagus cuniculus* dans le site du Molí del Salt (Catalogne, Espagne). In: Brugal JP, Desse J, editors. *petits animaux sociétés Hum Du complément Aliment aux ressources Util XIV rencontres Int d'archéologie d'histoire d'Antibes*. Antibes: Éditions APDCA; p. 255–259.
- Jones EL. 2006. Prey choice, mass collecting, and the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *J Anthropol Archaeol*. 25:275–289.
- Jones EL. 2015. Archaeofaunal evidence of human adaptation to climate change in Upper Paleolithic Iberia. *J Archaeol Sci Reports*. 2:257–263.
- Jones K. 1983. Forager archaeology: the Aché of eastern Paraguay. In: Lemoine GM, MacEachern AS, editors. *Carniv Hum Scav predators A Quest bone Technol*. Calgary: The University of Calgary, Archaeological Association; p. 171–191.
- Koch PL, Barnosky AD. 2006. Late quaternary extinctions: state of the debate. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 37:215–250.
- Landt MJ. 2007. Tooth marks and human consumption: ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. *J Archaeol Sci*. 34:1629–1640.
- Laroulandie V. 2000. Taphonomie et etimologizare des oiseaux en grotte: applications aux sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de la Vache (Ariège). Bordeaux: Université de Bordeaux I.
- Laroulandie V, D'Errico F. 2004. Worked bones from Buran-Kaya III level C and their taphonomic context. In: Chabai V, Monigal K, Marks A, editors. *Paleolit Crimea, III Middle Paleolit Early Up Paleolit East Crimea*. Liège: ERAUL; p. 37–48.
- 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. *Quat Int*. 421:116–133.
- Leroi-Gourhan A, Allain J. 1976. *Lascaux Inconnu*. Gallia Pré. Paris: CNRS.
- Lindner K. 1950. *La Chasse Préhistorique*. Paris: Payot.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2008a. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41:91–100.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2008b. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *J Archaeol Sci*. 35:1–13.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2009a. Butchery, cooking and human consumption marks on rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) bones: an experimental study. *J Taphon*. 7:179–201.

- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2009b. The eagle owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator: taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *Int J Osteoarchaeol*. 19:573–592.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J. 2012. Feeding the foxes: an experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *Int J Osteoarchaeol*. 22:577–590.
- Lloveras L, Moreno-García M, Nadal J, García-Argüelles P, Estrada A. 2011. Aproximación experimental al procesamiento de carcasas de lepóridos durante el Epipaleolítico. El caso de la Balma del Gai (Moià, provincia de Barcelona, España). In: Morgado A, Baena J, García D, editors. *La Investig Exp Apl a la Arqueol*. Ronda: Imprenta Galindo; p. 337–342.
- Lloveras L, Nadal J, Moreno-García M, Thomas R, Anglada J, Baucells J, Martorell C, Vilasis D. 2014. The role of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator in cliff rock shelters: an analysis of modern bone nest assemblages from North-eastern Iberia. *J Archaeol Sci*. 44:76–90.
- Lloveras L, Thomas R, Lourenço R, Caro J, Dias A. 2014. Understanding the taphonomic signature of Bonelli's eagle (*Aquila fasciata*). *J Archaeol Sci*. 49:455–471.
- Lloveras L, Thomas R, Cosso A, Pinyol C, Nadal J. 2016. When wildcats feed on rabbits: an experimental study to understand the taphonomic signature of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). *Archaeol Anthropol Sci*. doi: 10.1007/s12520-016-0364-6.
- Lorenzen ED, Nogués-Bravo D, Orlando L, Weinstock J, Binladen J, Marske KA, Ugan A, Borregaard MK, Gilbert MTP, Nielsen R, et al. 2011. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature* 479:359–364.
- Lupo KD, Schmitt DN. 2002. Upper paleolithic net-hunting, small prey exploitation, and women's work effort: a view from the ethnographic and ethnoarchaeological record of the Congo Basin. *J Archaeol Method Theory*. 9:147–179.
- Lupo KD, Schmitt DN. 2005. Small prey hunting technology and zooarchaeological measures of taxonomic diversity and abundance: ethnoarchaeological evidence from Central African forest foragers. *J Anthropol Archaeol*. 24:335–353.
- Lyman RL. 1994. *Vertebrate taphonomy*. New York: Cambridge University Press.
- Mallol C, Hernández CM, Cabanes D, Sistiaga A, Machado J, Rodríguez Á, Pérez L, Galván B. 2013. The black layer of Middle Palaeolithic combustion structures. Interpretation and archaeostratigraphic implications. *J Archaeol Sci*. 40:2515–2537.
- Manhire T, Parkington J, Yates R. 1985. Nets and fully recurved bows: rock paintings and hunting methods in the Western Cape, South Africa. *World Archaeol*. 17:161–174.
- Marín-Arroyo AB. 2007. La fauna de mamíferos en el Cantábrico Oriental durante el Magdaleniense y Aziliense: Nuevos enfoques y Líneas de Investigación Arqueozoológicas. Santander: Universidad de Cantabria.
- Marín-Arroyo AB. 2013. Human response to Holocene warming on the Cantabrian Coast (northern Spain): an unexpected outcome. *Quat Sci Rev*. 81:1–11.
- Martínez G. 2009. Human chewing bone surface modification and processing of small and medium prey amongst the Nukak (Foragers of the Colombian Amazon). *J Taphon*. 7:1–20.
- Martínez-Moreno J, Mora R. 2011a. Spatial organization at Font del Ros, a Mesolithic settlement in the south-eastern Pyrenees. In: Gaudzinski-Windheuser S, Jöris O, Sensburg M, Street M, Turner E, editors. *Site-internal Spat Organ hunter-gatherer Soc case Stud from Eur Paleolit Mesolith*. Mainz: Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums; p. 213–231.
- Martínez-Moreno J, Mora R. 2011b. In the Kingdom of Ibex: continuities and discontinuities in late glacial hunter-gatherer lifeways at Guilanyà (South-Eastern Pyrenees). In: Bon F, Costamagno S, Valdeyron N, editors. *Hunt Camps Prehistory Curr Archaeol Approaches Proc Int Symp May 13-15 2009 - Univ Toulouse II - Le Mirail Artic*. Palethnology 3:211–227.
- Martínez-Polanco MF, Blasco R, Rosell J, Ibáñez N, Vaquero M. 2016. Rabbits as food at the end of the Upper Palaeolithic at Moli del Salt (Catalonia, Spain). *Int J Osteoarchaeol*.
- Martínez-Valle R. 1996. *Fauna del Pleistoceno Superior en el País Valenciano; aspectos económicos, huellas de manipulación y valoración paleoambiental*. Valencia: Universitat de València.
- Mir A, Freixas A. 1993. La Font Voltada, un yacimiento de finales del Paleolítico Superior en Montbrí de la Marca (La Conca de Barberà, Tarragona). *Cypsela* X:13–21.
- Morales JV. 2013. La transició del Paleolític superior final/Epipaleolític al Mesolític en el territori valencià. Aportacions de l'estudi zoológico del jaciment de Santa Maira (Vastell de Castells, Alacant). In: Sanchis A, Pascual JL, editors. *Anim i Arqueol hui I Jornades d'arqueozoologia*. Valencia: Museu de Prehistòria de València; p. 151–202.
- Morin E. 2012. *Reassessing Paleolithic subsistence*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Morin E, Laroulandie V. 2012. Presumed symbolic use of diurnal raptors by Neanderthals. *PLoS One* 7:1–5.
- Mourer-Chauviré C. 1989. Les oiseaux. In: Campy M, Chaline J, Vuillemeij M, editors. *La Baume Gigny. Supplément à Gallia Préhistoire*; p. 121–129.
- Nadal J. 1998. *Les Faunes del Plistocè final-Holocè a la Catalunya Meridional i de Ponent: interpretacions tafonòmiques i paleoculturals*. Barcelona: Universitat de Barcelona.
- Nelson RK. 1973. *Hunters of the northern forest: designs for survival among Alaskan Kutchin*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Newell A. 1990. *Unified theories of cognition*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Nogués-Bravo D, Ohlemüller R, Batra P, Araújo MB. 2010. Climate predictors of late quaternary extinctions. *Evolution* 64:2442–2449.
- Oliver JS. 1993. Carcass processing by Hadza: bone breakage from butchery to consumption. In: Hudson J, editor. *From bones to Behav ethnoarchaeological Exp Contrib to Interpret faunal Remain*. Board of Trustees, Southern Illinois University; p. 200–227.
- Pales L, Lambert C. 1971. *Atlas ostéologique des mammifères*. Paris: CNRS.
- Patou-Mathis MH. 1987. Les marmottes : animaux intrusifs ou gibiers des préhistoriques du Paléolithique. *Archaeozoologia* 1:93–107.
- Pavao B, Stahl P. 1999. Structural density assays of leporid skeletal elements with implications for taphonomic, actualistic and archaeological research. *J Archaeol Sci*. 26:53–66.
- Pelletier M, Brugal J-P, Cochard D, Lenoble A, Mallye J-B, Royer A. 2016. Identifying fossil rabbit warrens: Insights from a taphonomical analysis of a modern warren. *J Archaeol Sci Reports*. 10:331–344.
- Pelletier M, Royer A, Holliday T, Maureille B. 2015. Lièvre et lapin à Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France): Études paléontologique et taphonomique de deux accumulations osseuses d'origine naturelle. *PALEO* 26:161–183.
- Peresani M, Fiore I, Gala M, Romandini M, Tagliacozzo A. 2011. Late Neandertals and the intentional removal of feathers as evidenced from bird bone taphonomy at Fumane Cave 44 ky B.P., Italy. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 108:3888–3893.
- Pérez L, Sanchis A, Hernández CM, Galván B, Sala R, Mallol C. 2017. Hearths and bones: an experimental study to explore temporality in archaeological contexts based on taphonomical changes in burnt bones. *J Archaeol Sci Reports*. 11:287–309.
- Pérez-Luis L. 2014. La gestión de los recursos animales en los Valles de Alcoy durante el Pleistoceno Superior (MIS 3). Estudio zoológico y tafonómico. Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.
- Pérez Ripoll M. 1992. Las Marcas de Carnicería y La Fracturación Intencionada de Los Huesos de Conejo. In: *Marcas Carn Fract Intencionadas y Mordeduras Carnívoros En Huesos Prehistóricos Del Mediterráneo Español*. Alicante; p. 253–262.
- Pérez Ripoll M. 1993. Las Marcas Tafonómicas En Huesos de Lagomorfos. In: Fumanal MP, Bernabeu J, editors. *Estud Sobre Cuaternario*. Valencia; p. 227–231.
- Pérez Ripoll M. 2001. Marcas Antrópicas En Los Huesos de Conejo. In: Villaverde V, editor. *Neandertales a Cromañones El Inicio Del Problema Hum En Tierras Valencia*. Valencia: Universitat de València; p. 119–124.
- Pérez Ripoll M. 2002. The importance of taphonomic studies of rabbit bones from archaeological sites. In: Renzi de M, editor. *Curr Top Taphon Foss*. Valencia; p. 499–508.

- Pérez Ripoll M. 2004. La Consommation Humaine Des Lapins Pendant Le Paléolithique Dans La Région de València (Espagne) et L'étude Des Niveaux Gravétiens de La Cova de Les Cendres (Alicante). In: Brugal J-P, Desse J, editors. *Petits animaux sociétés Hum Du complément Aliment aux ressources Util XXIe rencontres Int d'archéologie d'histoire d'Antibes*. Antibes; p. 191–206.
- Pérez Ripoll M. 2005. Characterization of anthropic fractures and their typology in rabbit bones from the gravetian levels in the Cendres Cave (Alicante). *Munibe*. 57:239–254.
- Pérez Ripoll M, Morales JV. 2005. Análisis arqueozoológico: macro y mesomamíferos. Epipaleolítico-Mesolítico en las comarcas centrales valencianas. In: Aura E et al., editor. *Memorias yacimientos alaveses El Mesolítico Cuenca del Ebro-Litoral mediterráneo*; p. 82–109.
- Petit MA, Mangado X, Fullola JM, Bartroli R, Berguedà MM, Esteve X. 2009. Els caçadors-recol·lectors de la cova del Parco (Alòs de Balaguer, La Noguera, Lleida). L'Epipaleolític microlaminar: continuïtat o canvi. In: *Els Pirineus i les àrees circumdants durant el Tardiglacial. Mutacions i filiacions tecnoculturals, evolució paleoambiental (16000-10000 BC)*. Puigcerdà: Institut d'Estudis Ceretans; p. 579–591.
- Radović D, Sršen AO, Radović J, Frayer DW. 2015. Evidence for Neandertal Jewelry: Modified White-Tailed Eagle Claws at Krapina. *PLoS ONE*. 10(3):e0119802.
- Rhodes SE, Walker MJ, López-Jiménez A, López-Martínez M, Haber-Uriarte M, Fernández-Jalvo Y, Chazan M. 2016. Fire in the early Palaeolithic: evidence from burnt small mammal bones at Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar, Murcia. Spain *J Archaeol Sci Reports*. 9:427–436.
- Rodríguez N. 2014. Aproximació tipotecnològica de la indústria lítica de l'estrat 2 de l'Abric dels Colls (Margalef de Montsant, Priorat, Tarragona). *Pyrenae* 45:7–30.
- Rodríguez-Hidalgo A, Lloveras L, Moreno-García M, Saladié P, Canals A, Nadal J. 2013. Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *J Archaeol Sci*. 40:3031–3045.
- Rodríguez-Hidalgo A, Saladié P, Marín J, Canals A. 2015. Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian lynx. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 418:1–11.
- Roger T. 2004. L'avifaune du Pléistocène moyen et supérieur du bord de la Méditerranée européenne: Orgnac 3, Lazaret (France), Caverna delle Fate, Arma delle Manie (Italie), Kalamakia (Grèce), Karain E (Turquie) Paléontologie, Taphonomie et Paléoécologie. Paris: MNHN.
- Romandini M, Peresani M, Laroulandie V, Metz L, Pastoors A, Vaquero M, Slimak L. 2014. Convergent evidence of eagle talons used by late Neanderthals in Europe: a further assessment on symbolism. *PLoS One* 9: e101278.
- Rosado-Méndez N, Lloveras L, Nadal J. 2015. Tafonomía de las pequeñas presas en el Epipaleolítico catalán. La explotación de leporidos en la Font Voltada (Montbrío de la Marca, Conca de Barberà). In: *III Reun Oikos Bioarqueologia Programa i resums*. Barcelona: ACBA i UB; p. 43.
- Rosell J. 2001. Patró d'aprovisionament de biomasses animals durant el Pleistocè Inferior i Mig (Sierra de Atapuerca, Burgos) i Superior (Abri Romani, Barcelona). Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.
- Sanchis A. 2012. Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica. Serie de t Valencia: Servicio de investigación prehistórica del Museo de Prehistoria de Valencia. Diputación de Valencia.
- Sanchis A, Morales JV, Pérez Ripoll M. 2011. Creación de un referente experimental para el estudio de las alteraciones causadas por dientes humanos sobre huesos de conejo. In: Morgado A, Baena J, García D, editors. *La Investig Exp Apl a l. Ronda: Imprenta Galindo*; p. 343–349.
- Sanchis A, Pascual JL. 2011. Análisis de las acumulaciones óseas de una guardida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castellón): Implicaciones Arqueológicas. *Archaeofauna* 20:47–71.
- Sanchis A, Real C, Pérez Ripoll M, Villaverde V. 2016. El conejo en la subsistencia humana del Paleolítico superior inicial en la zona central del Mediterráneo ibérico. In: Lloveras L, Rissech C, Nadal J, Fullola JM, editors. *What bones tell us*. Barcelona: SERP; p. 145–156.
- Schmid E. 1972. Atlas of animal bones for prehistorians, archaeologists and quaternary geologists. Amsterdam: Elsevier Publishing.
- Shipman P. 1981. Applications of scanning electron microscopy to taphonomic problems? In: Cantwell AME, Griffin JR, Rothschild NR, editors. *The research potential of anthropological museum collections*. New York: New York Academy of Sciences; p. 357–386.
- Shipman P, Foster G, Schoeninger M. 1984. Burnt bones and teeth: an experimental study of color, morphology, crystal structure and shrinkage. *J Archaeol Sci*. 11:307–325.
- Shipman P, Rose J. 1983. Early hominid hunting, butchering, and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *J Anthropol Archaeol*. 2:57–98.
- Smith EA. 1983. Anthropological applications of optimal foraging theory: a critical review [and comments and reply]. *Curr Anthropol*. 24:625–651.
- Soressi M, Rendu W, Texier J-P, Claud E, Daulny L, D'Errico F, Laroulandie V, Maureille B, Niclot M, Schwartz S, Tillier A-M. 2008. Pech-de l'Azé I (Dordogne, France): Nouveau regard sur un gisement moustérien de tradition acheuléenne connu depuis le XIXe siècle. In: Jaubert JJ, Bordes G, Ortega I, editors. *Les sociétés Paléolithiques d'un Gd Sud-Ouest Nouv gisements, Nouv méthodes, Nouv résultats*. Mémoire de la Société Préhistorique Française; p. 95–132.
- Soriguer RC, Rogers PM. 1981. The European wild rabbit in Mediterranean Spain. In: Myers K, MacInnes CD, editors. *Proc Old World Lagomorph Conf Univ Guelph, Ontario, August 12–16, 1979*. Toronto: University of Guelph and Wildlife Research, Ontario Ministry of Natural Resources; p. 600–613.
- Soto M. 2015. Áreas y estrategias de aprovisionamiento lítico de los últimos cazadores-recolectores en las montañas de Prades (Tarragona). Tarragona: Universitat Rovira i Virgili.
- Soto M, Gómez de Soler B, Vallverdú J, Vaquero M. 2011. El territori d'aprovisionament del sílex dels caçadors i recol·lectors del Molí del Salt (Vimbodí i Poblet – Conca de Barberà). *Aplec Treballs Cent d'Estudis la Conca Barberà*. 29:31–52.
- Spenneman DH, Colley SM. 1989. Fire in a pit: the effects of burning on faunal remains. *Archaeozoologia* III:51–64.
- Stahl PW. 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *J Archaeol Method Theory*. 3:31–75.
- Stiner MC. 2001. Thirty years on the 'Broad Spectrum Revolution' and paleolithic demography. *PNAS*. 98:6993–6996.
- Stiner MC, Barkai R, Gopher A. 2009. Cooperative hunting and meat sharing 400–200 kya at Qesem Cave. *Proc Natl Acad Sci USA*. 106:13207–13212.
- Stiner M, Kuhn S, Weiner S, Bar-Yosef O. 1995. Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *J Archaeol Sci*. 22:223–237.
- Stiner MC, Munro ND. 2002. Approaches to prehistoric diet breadth, demography, and prey ranking systems in time and space. *J Archaeol Method Theory*. 9:181–214.
- Stiner MC, Munro ND, Surovell TA. 2000. The tortoise and the hare. Small game use, the broad-spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Curr Anthropol*. 41:39–73.
- Stiner MC, Munro ND, Surovell TA, Tchernov E, Bar-Yosef O. 1999. Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science* 283:190–194.
- Stiner MC, Tchernov E. 1998. Pleistocene species trends at hayonim cave changes in climate versus human behavior. In: Akazawa T, Aoki K, Bar-Yosef O, editors. *Neandertals Mod Hum West Asia*. New York: Plenum Press; p. 241–262.
- Straus LG. 1983. From Mousterian to Magdalenian: cultural evolution viewed from Vasco-Cantabrian Spain and Pyrenean France. In: Trinkaus E, editor. *Mousterian Leg*. London: BAR International Series 164; p. 73–111.
- Straus LG. 1992. Iberia before the Iberians: the stone age prehistory of Cantabrian Spain. Albuquerque: University of New Mexico Press.
- Straus LG. 2011. Were there human responses to Younger Dryas in Cantabrian Spain? *Quat Int*. 242:328–335.
- Street M, Turner E. 2016. Eating crow or a feather in one's cap: the avifauna from the Magdalenian sites of Gönnersdorf and Andernach-Martinsberg (Germany). *Quat Int*. 421:201–218.
- Stuart AJ. 2015. Late quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review. *Geol J*. 50:414–433.

- Théry-Pariset I. 2001. Économie des combustibles au Paléolithique Expérimentation, taphonomie, anthracologie Paris: CNRS Editions.
- Théry-Pariset I. 2002. Fuel management (bone and wood) during the lower aurignacian in the pataud rock shelter (Lower Palaeolithic, Les Eyzies de Tayac, Dordogne, France). contribution of experimentation. *J Archaeol Sci.* 29:1415–1421.
- Théry-Pariset I, Costamagno S, Brugal JP, Castel JC, Gerbe M, Bouby L, Guilbert R. 2009. La question des os brûlés dans les sites du Paléolithique. *Les nouvelles de l'archéologie.* 118:31–36.
- Thurman MD, Willmore LJ. 1981. A replicative cremation experiment. *North Am Archaeol.* 2:275–283.
- Tomek T, Bochenski ZM. 2000. The comparative osteology of european corvids (Aves: Corvidae), with a key to the identification of their skeletal elements. Krakow: Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Sciences.
- Vaquero M. 2004a. Els darrers caçadors-recol·lectors de la Conca de Barberà: el jaciment del Molí del Salt (Vimbodí) Excavacions 1999–2003. Montblanc: museu-Arxiu de Montblanc i Comarca.
- Vaquero M. 2004b. L'Abric Agut (Capellades, Anoia). In: Genera M, editor. Actes les Jornades d'Arqueologia i Paleontol 2001 La Garriga, 29 i 30 novembre, 1 desembre Vol I. [place unknown]: Direcció General del Patrimoni Cultural. Servei d'Arqueologia; p. 67–74.
- Vaquero M, Allué E, Alonso S, Campeny G, Estrada A, García M, Gené JM, Gómez Merino G, Ibáñez N, Martínez K, et al. 2005. Una nueva secuencia del Paleolítico Superior final en el sur de Cataluña: el Molí del Salt (Vimbodí, Tarragona). In: Bicho NF, editor. O Paleolítico Actas do IV Congr Arqueol Penins Faro, 14 a 19 Setembro 2004. Faro: Universidade do Algarve; p. 493–508.
- Vaquero M, Allué E, Alonso S, García Catalán S, García Díez M, Soto M. 2012. Humans i medi natural en l'entorn de les muntanyes de Prades fa més de 10.000 anys: el jaciment del Molí del salt (Vimbodí i Poblet). In: Actes les Terc jornades sobre el bosc Poblet i les Muntanyes Prades Les polítiques Conserv del Territ i la gestió del medi 5-7 novembre 2010. L'Espluga de Francolí: Paratge Natural d'Interès Nacional de Poblet, Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural; p. 251–263.
- Varela S, Rodríguez J. 2004. Atlas Osteológico. Madrid: Carnívoros Ibéricos.
- Vaquero M, Esteban M, Allué E, Vallverdu J, Carbonell E. 2002. Middle Palaeolithic Refugium, or Archaeological Misconception? A New U-series and Radiocarbon Chronology of Abric Agut (Capellades, Spain). *J Archaeol Sci.* 29:953–958.
- Vilaseca S. 1953. Las industrias de sílex tarraconenses. Madrid: CSIC.
- Villa P, Mahieu E. 1991. Breakage patterns of human long bones. *J Hum Evol.* 21:27–48.
- Villaverde V, Martínez-Valle R, Guillem PM, Fumana MP. 1996. Mobility and the role of small game in the Middle Paleolithic of the central region of the Spanish Mediterranean: a comparison of Cova Negra with other paleolithic deposits. In: Carbonell E, Vaquero M, editors. The last Neandertals, the first anatomically modern humans: a tale about the human diversity. Cultural change and human evolution: the crisis at 40 KA BP. Tarragona: Universitat Rovira i Virgili; p. 267–288.
- Virgós E, Cabezas-Díaz S, Malo A, Lozano J, López-Huertas D. 2003. Factors shaping European rabbit abundance. *Acta Theriol (Warsz).* 48:113–122.
- Yll E-I, Watson J, Paz MA. 1994. Les darreres excavacions al Roc del Migdia (Vilanova de Sau, Osona): estat de la qüestió i noves perspectives. *Trib d'Arqueologia,* 1992–1993; p. 15–24.
- Yravedra J. 2004. Implications taphonomiques des modifications osseuses faites par les vrais hiboux (*Bubo bubo*) sur les lagomorphes. In: Brugal J-P, Desse J, editors. Petits animaux Soc Hum Du complément Aliment aux ressources Util XXIVe Rencontres Int d'Archéologie d'Histoire d'Antibes. Antibes: Editions APDCA; p. 321–324.
- Yravedra J. 2006. Implicaciones tafonómicas del consumo del lagomorfo por búho real (*Bubo bubo*) en la interpretación de los yacimientos arqueológicos. *AnMurcia.* 22:33–47.

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI
EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO
Ana Rufà Bonache

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI
EL PAPEL DE LAS PEQUEÑAS PRESAS EN LA DIETA HUMANA DEL PALEOLÍTICO MEDIO Y SUPERIOR. UNA VISIÓN DIACRÓNICA
DESDE EL VALLE DEL RÓDANO AL ARCO MEDITERRÁNEO
Ana Rufà Bonache



UNIVERSITAT
ROVIRA i VIRGILI