



## Quaternaire

Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire

vol. 27/4 | 2016  
Volume 27 Numéro 4

---

# Les rongeurs des niveaux solutréens de la grotte Rochefort (Saint-Pierre-sur-Erve, Mayenne, France) : un référentiel inédit pour le dernier maximum glaciaire du nord-ouest de la France

*Rodents from the solutrean levels of Rochefort cave: an original reference for the last glacial maximum in northwest France*

Constance Hanquet, Emmanuel Desclaux et Stéphane Hinguant

---



### Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/7735>  
DOI : 10.4000/quaternaire.7735  
ISSN : 1965-0795

### Éditeur

Association française pour l'étude du quaternaire

### Édition imprimée

Date de publication : 1 décembre 2016  
Pagination : 341-352  
ISSN : 1142-2904

### Référence électronique

Constance Hanquet, Emmanuel Desclaux et Stéphane Hinguant, « Les rongeurs des niveaux solutréens de la grotte Rochefort (Saint-Pierre-sur-Erve, Mayenne, France) : un référentiel inédit pour le dernier maximum glaciaire du nord-ouest de la France », *Quaternaire* [En ligne], vol. 27/4 | 2016, mis en ligne le 01 décembre 2018, consulté le 22 décembre 2019. URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/7735> ; DOI : 10.4000/quaternaire.7735

---

# LES RONGEURS DES NIVEAUX SOLUTRÉENS DE LA GROTTA ROCHEFORT (SAINT-PIERRE-SUR-ERVE, MAYENNE, FRANCE) : UN RÉFÉRENTIEL INÉDIT POUR LE DERNIER MAXIMUM GLACIAIRE DU NORD-OUEST DE LA FRANCE



Constance HANQUET<sup>1</sup>, Emmanuel DESCLAUX<sup>2</sup> & Stéphan HINGUANT<sup>3</sup>

## RÉSUMÉ

Le tamisage et le tri systématique des sédiments issus des niveaux solutréens de la grotte Rochefort ont permis de récolter de nombreux éléments anatomiques de rongeurs se rapportant à sept espèces. L'étude taphonomique permet de suggérer un apport exogène, lié à des rapaces nocturnes de taille moyenne et peu destructeurs (*Bubo scandiacus*, *Strix nebulosa* ou *Asio otus*). Du fait de leurs régimes alimentaires, ces prédateurs ne sont pas susceptibles d'avoir induit un important biais de représentation. La forte proportion de *Microtus gregalis* et de *Dicrostonyx torquatus*, en association – dans une moindre mesure – avec *Spermophilus* sp., confirme clairement l'existence de conditions climatiques très rigoureuses et indique la présence d'un biotope de type steppique. Les associations de rongeurs permettent par conséquent d'attribuer les niveaux étudiés au MIS 2, et plus particulièrement au Dernier Maximum Glaciaire (LGM), ce qui est en accord avec les datations radiométriques. En outre, la présence d'espèces inféodées à des biotopes relativement humides (*Microtus agrestis*, *Arvicola sapidus* et *Arvicola amphibius*) suggère la persistance d'un environnement humide et relativement boisé à proximité de la cavité et permet de penser que la vallée de l'Erve a joué le rôle de micro-refuge cryptique au cours du Dernier Maximum Glaciaire.

**Mots-clés** : Grotte Rochefort, rongeurs, Dernier Maximum Glaciaire, coprocénose, refuge cryptique

## ABSTRACT

RODENTS FROM THE SOLUTREAN LEVELS OF ROCHEFORT CAVE: AN ORIGINAL REFERENCE FOR THE LAST GLACIAL MAXIMUM IN NORTHWEST FRANCE

Systematic sieving of sediments from the Solutrean levels of Rochefort cave provided many rodent remains referred to seven species. The taphonomic study suggests an accumulation of the remains by medium sized and little destructive nocturnal raptors (*Bubo scandiacus*, *Strix nebulosa* or *Asio otus*). Because of their particular prey preferences, these predators are not likely to have induced an important bias on the representation of species. The high proportions of *Microtus gregalis* and *Dicrostonyx torquatus*, in association with the occurrence of *Spermophilus* sp. to a lesser extent, clearly confirm the existence of very severe weather conditions and indicate the presence of a steppe biotope. The associations of rodents therefore support the assignment of the studied levels to MIS 2, especially at the Last Glacial Maximum (LGM), which is consistent with radiometric dating. Furthermore, the presence of rodent species closely related to moist habitats (*Microtus agrestis*, *Arvicola sapidus* and *Arvicola amphibius*) suggests that wet and wooded environments persisted next to the cavity and that the Erve Valley presumably was a micro-cryptic refugia during the Last Glacial Maximum.

**Keywords**: Rochefort cave, rodents, Last Glacial Maximum, coprocenosis, cryptic refugia

## 1 - INTRODUCTION

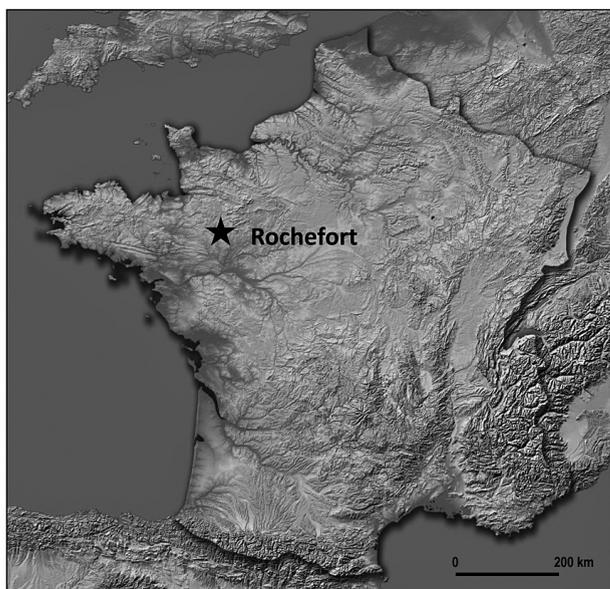
La grotte Rochefort se situe dans le nord-ouest de la France (coordonnées Lambert II : X = 395,590 ; Y = 2336,280 ; Z = 65 m NGF), dans le département de la Mayenne, et est l'une de la vingtaine de cavités recensées dans la vallée de l'Erve (fig. 1), cours

d'eau à l'origine de la formation d'un karst affectant un massif calcaire du Carbonifère (fig. 1). Toutes ces grottes recèlent de nombreux témoignages préhistoriques et dépôts naturels et, à ce titre, forment l'un des sites les plus importants de la région pour la connaissance du Pléistocène. Sur la rive droite de la rivière, la grotte Rochefort s'ouvre sur un porche haut et étroit

<sup>1</sup> EPCC - Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel (CERP), UMR 7194 du CNRS, avenue Léon Jean Gregory, FR-66720 TAUTAVEL. *Courriel* : constance.hanquet@gmail.com

<sup>2</sup> Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, UMR 7194 du CNRS, 33 bis boulevard Franck Pilatte, FR-06300 NICE. *Courriel* : emmanuel.desclaux@gmail.com

<sup>3</sup> INRAP G-O, UMR 6566-CReAAH, Université Rennes 1, campus Beaulieu, bât. 24-25, 263 avenue du Général Leclerc, FR-35042 RENNES Cedex. *Courriel* : stephan.hinguant@inrap.fr



**Fig. 1 : Localisation de la grotte Rochefort (Mayenne, France).**  
 Fig. 1: Location of Rochefort cave.

suivi d'un long couloir qui débouche sur une salle, seul réseau qui était accessible aux hommes préhistoriques. Les fouilles anciennes du XIX<sup>e</sup> siècle y avaient mis en évidence les premiers témoignages d'une occupation solutréenne, que la reprise des recherches depuis 2001 a largement confirmé (Hinguant & Biard, 2013). Outre des vestiges mobiliers lithiques et osseux extrêmement bien conservés, cette couche solutréenne parfaitement en place, subdivisée en sept sous-couches (4.1 à 4.7) sur une épaisseur moyenne de 50 cm, a notamment livré des éléments structurant l'espace (rejet de foyer, aménagement de blocs, zones de débitages, remontages et appariements par exemple) montrant que la cavité, bien que profonde et sombre, a servi de lieu d'habitat. Elle compte aussi, découverte majeure pour la période considérée, un corpus de plus de 300 plaquettes gravées et autres pièces d'art mobilier, confirmant la singularité du lieu et faisant échos aux deux grottes ornées recensées dans la vallée dont certains dessins et gravures sont attribuables au Solutréen (Pigeaud, 2013). Les datations radiométriques réalisées sur des restes osseux et des charbons de bois placent l'occupation dans une fourchette chronologique serrée, entre 19 000 et 20 000 BP, durant le Dernier Maximum Glaciaire (pour un tableau complet des dates disponibles à ce jour, voir Hinguant &

Biard, 2013). Cette homogénéité confirme celle des mobiliers recueillis et, comme la fouille, montre que les niveaux solutréens ne sont pas perturbés ou remaniés par des occupations humaines ou des faits naturels postérieurs. Si l'on compte bien quelques pièces tardiglaciaires intrusives et des altérations taphonomiques liées aux ruissellements, à l'action du gel ou encore à un soutirage, phénomènes classiques en grotte, la lecture stratigraphique et la qualité de conservation des fossiles demeurent excellentes et font des collections un référentiel majeur pour la période considérée. L'environnement ouvert et froid du Dernier Maximum Glaciaire se traduit par la présence d'espèces adaptées, avec une nette prédominance du renne et du cheval au tableau de chasse des solutréens (Bemilli & Hinguant, 2014). Le spectre faunique mammalien s'élargit cependant à d'autres herbivores comme le bouquetin et le bison mais aussi aux carnivores comptant entre autres l'ours brun, le loup, le lynx ou le renard polaire. Une mixité du paysage est pourtant envisagée à partir de représentants davantage inféodés à des milieux tempérés, voire de couverts forestiers, comme le sanglier ou le chat sauvage. Les premiers résultats des études archéozoologiques obtenus sur les rennes et chevaux permettent d'avancer une saisonnalité des fréquentations de la grotte par les groupes humains, centrée sur l'été et l'automne (abattage des faons) et au printemps (abattage des poulains) (Bemilli & Hinguant, 2014). Il est possible que, dans ces contrées septentrionales, les hommes aient délaissé les lieux durant l'hiver, laissant la cavité disponible aux hibernants, petits rongeurs ou leurs prédateurs.

Lors des différentes campagnes de fouilles, le tamisage systématique des sédiments provenant des couches solutréennes, sous jet d'eau à faible pression avec une maille de 1,5 mm, a ainsi permis de collecter près de 7 200 éléments osseux et dentaires de micromammifères, se rapportant à sept espèces de rongeurs (tab. 1).

La composition des associations de faune de rongeurs est relativement homogène de la base au sommet des niveaux solutréens, seules les sous-couches 4.5 (très résiduelle) et 4.7, correspondant au remplissage naturel d'interstices autour d'un gros bloc effondré, montrant de faibles taux de vestiges fauniques. À l'inverse, toutes les espèces sont représentées dans le niveau 4.3, particulièrement riche en restes de rongeurs, couche par ailleurs la plus dense en terme de vestiges anthropiques solutréens.

	Niveau 4.2	Niveau 4.3	Niveau 4.4	Niveau 4.5	Niveau 4.6	Niveau 4.7
<i>Microtus ex gr. arvalis/agrestis</i>	5	15	-	2	-	1
<i>Microtus arvalis</i>	10	12	-	-	-	-
<i>Microtus agrestis</i>	62	83	85	-	11	-
<i>Microtus (Stenocranium) gregalis</i>	66	98	38	1	3	-
<i>Arvicola amphibius</i> et <i>Arvicola sapidus</i>	-	3	1	-	-	-
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	5	26	19	-	7	-
<i>Spermophilus</i> sp.	1	4	-	-	-	-
Total	149	241	143	3	21	1

**Tab. 1 : Distribution des rongeurs (NMI) dans le niveau 4 de la grotte Rochefort (sous-couches 4.7 à 4.2).**  
 Tab. 1: Rodent distribution (MNI) in level 4 of Rochefort cave (sub-levels 4.7 to 4.2).

## 2 - COMPOSITION FAUNIQUE

La très bonne conservation des vestiges et leur abondance a permis d'envisager une étude dans la triple perspective de la systématique, de la taphonomie et de la paléoécologie. La liste faunique est la suivante :

Famille *Sciuridae* Fischer de Waldheim, 1817

Sous-famille *Xerinae* Osborn, 1910

Genre *Spermophilus* F. Cuvier, 1825

*Spermophilus* sp.

Famille *Cricetidae* Fischer de Waldheim, 1817

Sous-famille *Arvicolinae* Gray, 1821

Genre *Microtus* Schrank, 1798

*Microtus arvalis* Pallas, 1778, le campagnol des champs

*Microtus agrestis* Linné, 1761, le campagnol agreste

*Microtus (Stenocranius) gregalis* Pallas, 1779, le campagnol des hauteurs

Genre *Dicrostonyx* Gloger, 1841

*Dicrostonyx torquatus* (Pallas, 1778), le lemming à collier

Genre *Arvicola* Lacépède, 1799

*Arvicola amphibius* Linné, 1758, le rat taupier

*Arvicola sapidus* Miller, 1908, le rat d'eau

### 2.1 - *MICROTUS ARVALIS* ET *MICROTUS AGRESTIS*

*Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* sont deux espèces jumelles, difficilement différenciables du point de vue de la morphologie dentaire (fig. 2), et ce à plus forte raison pour les populations fossiles. Leurs affinités écologiques, ainsi que leur répartition géographique, étant différentes, il nous a semblé important de tenter de les distinguer. En effet, des critères morphométriques, basés sur la longueur

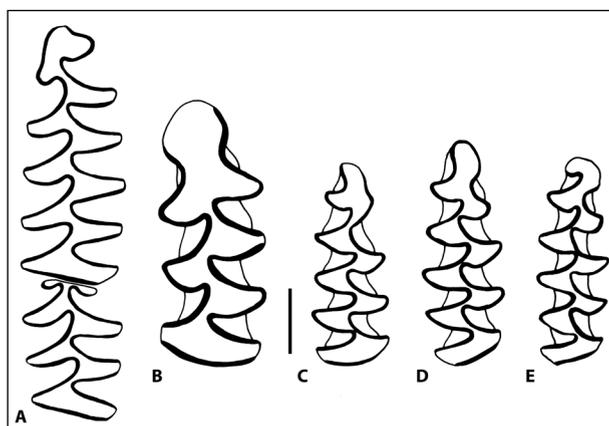


Fig. 2 : Rongeurs de la grotte Rochefort.

A : *Dicrostonyx torquatus* M/1-M/2 G ; B : *Arvicola sapidus* M/1 G ; C : *Microtus (Stenocranius) gregalis* M/1 ; D : *Microtus* cf. *agrestis* M/1 D ; E : *Microtus* ex gr. *arvalis-agrestis* M/1 D (échelle : 1 mm).

Fig. 2: Rodents from Rochefort cave. A: *Dicrostonyx torquatus* M/1-M/2 G; B: *Arvicola sapidus* M/1 G; C: *Microtus (Stenocranius) gregalis* M/1; D: *Microtus* cf. *agrestis* M/1 D; E: *Microtus* ex gr. *arvalis-agrestis* M/1 D (scale: 1 mm).

de la M/1 associée au rapport de la largeur du T4 et du T5 (Nadachowski, 1982), permettent, dans une certaine mesure, de différencier ces deux espèces.

Du strict point de vue de la morphologie des M/1, on notera que le morphotype « agrestoïde », caractérisé par une nette asymétrie de la M/1 induite par un développement plus conséquent des triangles internes par rapport aux triangles externes, est largement représenté.

Le morphotype « arvaloïde », caractérisé par une faible dissymétrie, un col large, des triangles T6 et T7 généralement opposés (ou très peu alternes) et la présence d'un ciment moyennement abondant dans les angles rentrants, a été observé uniquement dans les niveaux sommitaux (4.3 et 4.2) de l'ensemble attribué au Solutréen.

Les dimensions des M/1 sont en accord avec les caractères morphologiques reconnus. En effet, les individus identifiés sont généralement de taille relativement importante ( $\bar{x} = 3,01$ ), ce qui les place préférentiellement au sein des *Microtus agrestis*. L'analyse du rapport longueur/largeur des triangles T4 et T5 confirme cette observation (fig. 3).

Enfin, nous avons jugé préférable d'attribuer à *Microtus* ex gr. *arvalis/agrestis* certaines M/1 présentant des caractères morphologiques et métriques propres à chacun des deux taxons.

### 2.2 - *MICROTUS (STENOCRANIUS) GREGALIS*

Dans les divers niveaux de la séquence, la morphologie des M/1 de *M (S.) gregalis* est très variable et oscille entre deux morphotypes extrêmes, « gregaloïde » et « arvaloïde ».

Nous pouvons rappeler ici que le morphotype « arvaloïde » est caractérisé par la présence d'angles A8 et A9 profonds qui individualisent ainsi une boucle antérieure étroite et plutôt arrondie. À l'inverse, le morphotype « gregaloïde » présente un angle A9 peu marqué alors que l'angle A8 est absent ou à peine ébauché. Les morphotypes intermédiaires (ou morphotypes « gregalo-arvaloïdes ») sont bien représentés dans les niveaux solutréens du site. Enfin, on notera que le campagnol des hauteurs de la grotte Rochefort possède des dimensions relativement importantes ( $N = 335$ ,  $\bar{x} = 2,89$ ), ce qui est conforme aux dimensions observées chez diverses populations du Pléistocène supérieur récent.

### 2.3 - *DICROSTONYX TORQUATUS*

*Dicrostonyx torquatus* est un taxon arctique et boréal de grande taille, caractéristique des milieux septentrionaux. On le rencontre actuellement dans les toundras des régions arctiques.

Dans la grotte Rochefort, le lemming à collier est représenté dans chaque niveau, à l'exception des niveaux 4.5 et 4.7 (pour rappel statistiquement non représentatifs) et on dénombre au moins 57 individus d'après le NMI. Comme c'est fréquemment le cas dans les gisements préhistoriques de l'ouest de la France (Marquet, 1993), on le rencontre en association avec *Microtus gregalis*.

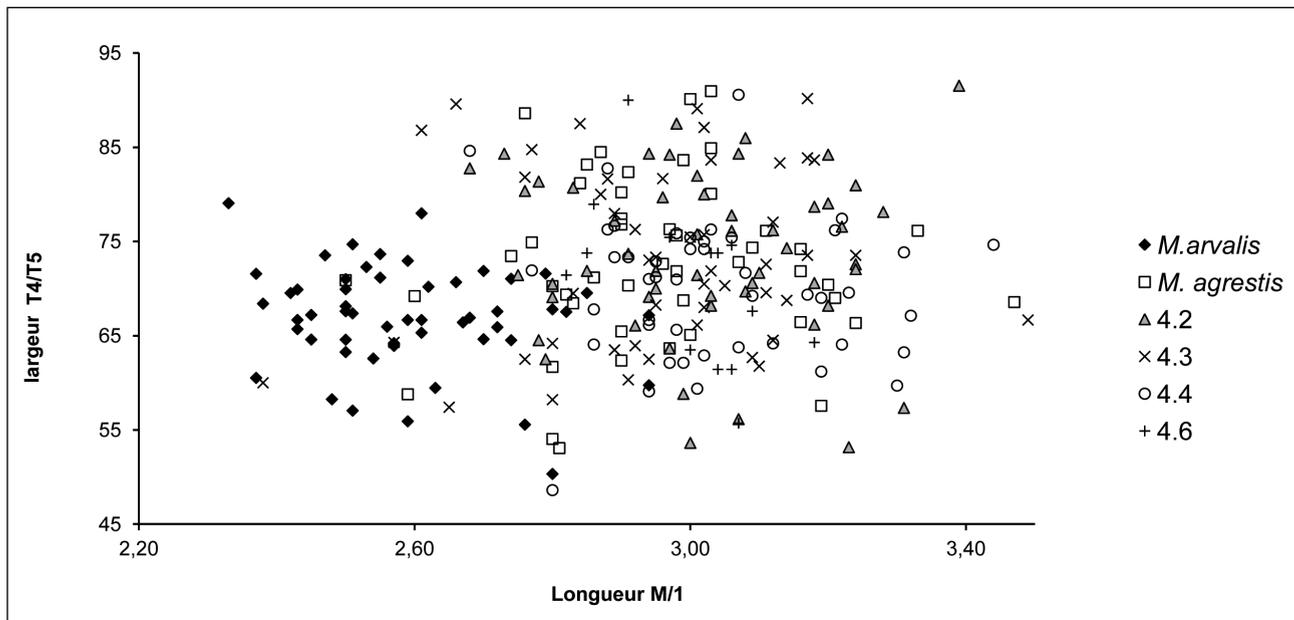


Fig. 3 : Dimensions de la M/1 de *Microtus arvalis* et *Microtus agrestis* du niveau 4 (sous-couches 4.6 à 4.2) de la grotte Rochefort. Comparaison avec des populations actuelles d'Europe occidentale.

Avec: T4 = largeur du triangle T4, T5 = largeur du triangle T5 et L M/1 = longueur de la M/1.

Fig. 3: Dimensions of the M/1 of *Microtus arvalis* and *Microtus agrestis* of the level 4 (sub-levels 4.2 to 4.6) of Rochefort cave. Comparison with current populations from western Europe. With: T4 = width of the triangle T4, T5 = width of triangle T5 and L M/1 = length of the M/1.

*Dicrostonyx torquatus* présente un intérêt biostratigraphique particulier. En effet, les différentes phases de migration de faunes boréales en Europe occidentale durant le Pléistocène supérieur sont maintenant bien connues, grâce notamment aux travaux de Marquet (1993) et de Royer (2013 ; Royer *et al.*, 2016). La présence de *Dicrostonyx torquatus* dans les niveaux 4.2 à 4.6 témoigne de l'extension de cette espèce en Europe occidentale lors du Dernier Maximum Glaciaire (LGM).

#### 2.4 - ARVICOLA AMPHIBIUS ET ARVICOLA Sapidus

Deux taxons se rapportant au genre *Arvicola* sont présents dans les niveaux solutréens de la grotte Rochefort : *Arvicola sapidus* et *Arvicola amphibius*.

*Arvicola sapidus* est d'assez grande taille (longueur M/1 = 4,24, N = 1) et possède des triangles T4 et T5 plutôt alternes. *Arvicola amphibius* est de dimension plus modeste (N = 3,  $\bar{x}$  = 3,82), le col de la boucle antérieure est large, et l'on observe, dans une moindre mesure, la confluence des triangles T4 et T5. On notera qu'*Arvicola amphibius* est l'espèce la mieux représentée.

#### 2.5 - SPERMOPHILUS SP.

Le spermophile a été identifié d'après 6 restes dentaires et 4 éléments du squelette post-céphalique. Le matériel dentaire est composé de deux prémolaires inférieures gauches, une M/1 droite, une M/2 gauche, une molaire indéterminée supérieure gauche et une M2/ gauche. Les dents jugales ont une morphologie typique à couronne basse. Elles sont radiculées et présentent des cuspidés hautes et des crêtes transversales bien marquées. Lorsqu'elles sont usées, ces crêtes et cuspidés forment

sur les molaires inférieures un motif caractéristique en « U » (Chaline, 1966).

Parmi les éléments du squelette post céphalique, trois humérus droits ont été trouvés (un sub-entier, et deux dont seules les parties distales sont conservées). Leur morphologie permet de les apparter au genre *Spermophilus* (présence d'un foramen supracondylaire et d'un foramen supratrochléaire, tubérosité deltoïdienne légèrement anguleuse et basse, crête épicondylaire et épicondyle médiale développés, morphologie globale plus robuste que chez les représentants du genre *Sciurus*).

### 3 - TAPHONOMIE

L'interprétation d'un assemblage osseux fossile, et particulièrement en termes de paléoenvironnements et de paléoclimats, implique la compréhension préalable des processus ayant permis l'incorporation des communautés vivantes au registre sédimentaire. Les biais d'accumulation et de représentativité de la biocénose doivent être pris en compte. En effet, il a été démontré que les taphocénoses fossiles ne sont pas le reflet exact des faunes originales (Kofschoten, 1995), de nombreux biais étant susceptibles d'avoir faussé l'image du spectre faunique initial. Les assemblages de micromammifères, considérés comme de très bons marqueurs paléoenvironnementaux et biochronologiques, sont par conséquent soumis aux mêmes contraintes taphonomiques. Les travaux de Dodson & Wexlar (1979), Andrews & Nesbit-Evans (1983), Denys (1985, 1986), Denys *et al.* (1987) et Andrews (1990) sur des assemblages actuels (pelotes de régurgitation de rapaces et fèces de carnivores) et fossiles ont permis d'élaborer une méthodologie rigoureuse dans le but de mieux comprendre et de mieux connaître les

mécanismes de concentration des éléments anatomiques des micromammifères. Ces assemblages résultent de la co-occurrence de phénomènes de concentration primaire et/ou secondaire et d'altération (Denys, 1985). Pour les micromammifères, il a été montré que la principale cause d'accumulation des ossements, en grotte et en plein air, était les coprocénoses de rapaces généralement nocturnes, ou de petits carnivores (Chaline & Mein, 1979 ; Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews 1992 ; Desclaux, 1992 ; Denys *et al.*, 1995 ; Fernández-Jalvo, 1996 ; Denys *et al.*, 1997 ; Sanchez *et al.*, 1997 ; Barroso Ruiz *et al.*, 2006 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al.*, 2011 ; Desclaux *et al.*, 2011).

Dans le but d'identifier l'origine des assemblages de micromammifères issus du remplissage de la grotte Rochefort, ainsi que les biais éventuels de représentativité, des analyses taphonomiques ont été menées sur le matériel issu des niveaux attribués au Solutrén. La composition faunique de l'assemblage, la représentation squelettique, la fragmentation et l'état des surfaces osseuses et dentaires ont été pris en considération.

### 3.1 - COMPOSITION FAUNIQUE

Les assemblages de micromammifères des niveaux solutréens de la grotte Rochefort se composent principalement de rongeurs (tab. 2). Quelques rares restes de lagomorphes, attribués au lièvre et au lapin, ainsi que d'oiseaux ont également été trouvés dans ces niveaux. Ces associations de faunes, largement dominées par les rongeurs, sont comparables à la composition du régime alimentaire de certains rapaces de taille moyenne comme la chouette effraie, la chouette harfang, le hibou moyen-duc ou encore le faucon pèlerin, mais aussi de mammifères carnivores tels que la martre (Andrews, *op. cit.*), le renard polaire ou encore le putois des steppes, également

présent dans le site et prédateur important du lemming à collier et du spermophile (Salek *et al.*, 2013). Curieusement, aucun fossile de chauve-souris n'est reconnu dans les niveaux solutréens alors que de nombreux restes ont été collectés dans les couches tardiglaciaires et holocènes de la cavité, avec 17 espèces présentes, y compris des espèces de milieux froids, comme la Sérotine de Nilsson (Noël *et al.*, 2008). L'attention portée à la microfaune des niveaux solutréens, tant à la fouille qu'au tamisage, permet pourtant d'affirmer que les chiroptères ne fréquentaient pas le site durant le Solutrén. Cette absence dans l'assemblage pose question mais s'explique peut-être par la fréquence des occupations humaines dans la cavité pendant les périodes d'hibernation ou, plus vraisemblablement, par une rigueur du climat incompatible avec l'écologie de ces animaux.

### 3.2 - REPRÉSENTATION DES ÉLÉMENTS ANATOMIQUES

L'évaluation de la représentation des éléments crâniens et squelettiques permet d'estimer la perte existante par rapport aux animaux entiers. La représentation des éléments anatomiques a pour but de mettre en évidence si l'assemblage osseux est lié à la prédation (en comparant avec les données de prédateurs actuels) ou à un autre biais, comme un éventuel transport par l'eau ou d'autres processus post-dépositionnels (Voorhies, 1969 ; Dodson, 1973 ; Denys, 1985).

Le profil de représentation osseuse obtenu pour les niveaux solutréens (fig. 4) montre une bonne conservation des os longs et, au contraire, une perte des éléments de petite taille comme les calcanéums, les talus, les côtes et les métapodes. En comparant ce profil à ceux obtenus pour des prédateurs actuels, on observe que la bonne conservation générale des os longs apparaît également chez le hibou

	ARAGO (G-H)		TERRA AMATA		LAZARET (UA 25)		MOULA (XVII-XIV)		ARTENAC (c8)		ZAFARRAYA (II-III)		HYENES (2c)		ROCHEFORT (c4)	
	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%
Micromammifères	4501	59.5	7	0.6	4043	66.5	5965	88	2406	94	2205	72	5498	99.9	7200	99.9
Lagomorphes	1998	27	882	80	873	14	-	-	20	1	630	20	10	0,05	17	0,05
Avifaune	965	13	4	0.4	984	16	-	-	95	4	94	3	8	0,05	18	0,05
Herpétofaune	19	0.5	215	19	214	3	755	11	24	1	157	5	-	-	-	-
Ichtyofaune	-	-	-	-	17	0.5	235	3	-	-	0	-	-	-	1	-
ASSEMBLAGES FOSSILES																

	<i>Bubo bubo</i> (1)		<i>Bubo bubo</i> (2)		<i>Vulpes vulpes</i> (3)		<i>Buteo rufinus</i> (3)		<i>Mustela nivalis</i> (3)		<i>Strix aluco</i> (3)		<i>Tyto alba</i> (4)		<i>B. scandiacus</i> (3)	
	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%	NR	%
Micromammifères	-	53	-	57	-	74	222	57	-	40	-	86	-	85	-	84
Lagomorphes	-	8	-	20	-	20	-	-	-	30	-	2	-	13	-	3
Avifaune	-	12	-	19	-	4	30	8	-	30	-	10	-	-	-	10
Herpétofaune	-	25	-	3	-	2	137	35	-	-	-	2	-	2	-	2
Ichtyofaune	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
ASSEMBLAGES ACTUELS																

Tab. 2 : Composition taxonomique du niveau 4 de la grotte Rochefort. Comparaison avec divers assemblages actuels de prédateurs.

1 : d'après Bayle (1992) ; 2 : d'après Cugnasse & Riols (1982) ; 3 : d'après Andrews (1990) ; 4 : d'après Libois *et al.* (1983).

Tab. 2: Taxonomic composition of the level 4 of Rochefort cave. Comparison with various actual and fossil assemblages. 1: after Bayle (1992); 2: after Cugnasse & Riols (1982); 3: after Andrews (1990); 4: after Libois *et al.* (1983).

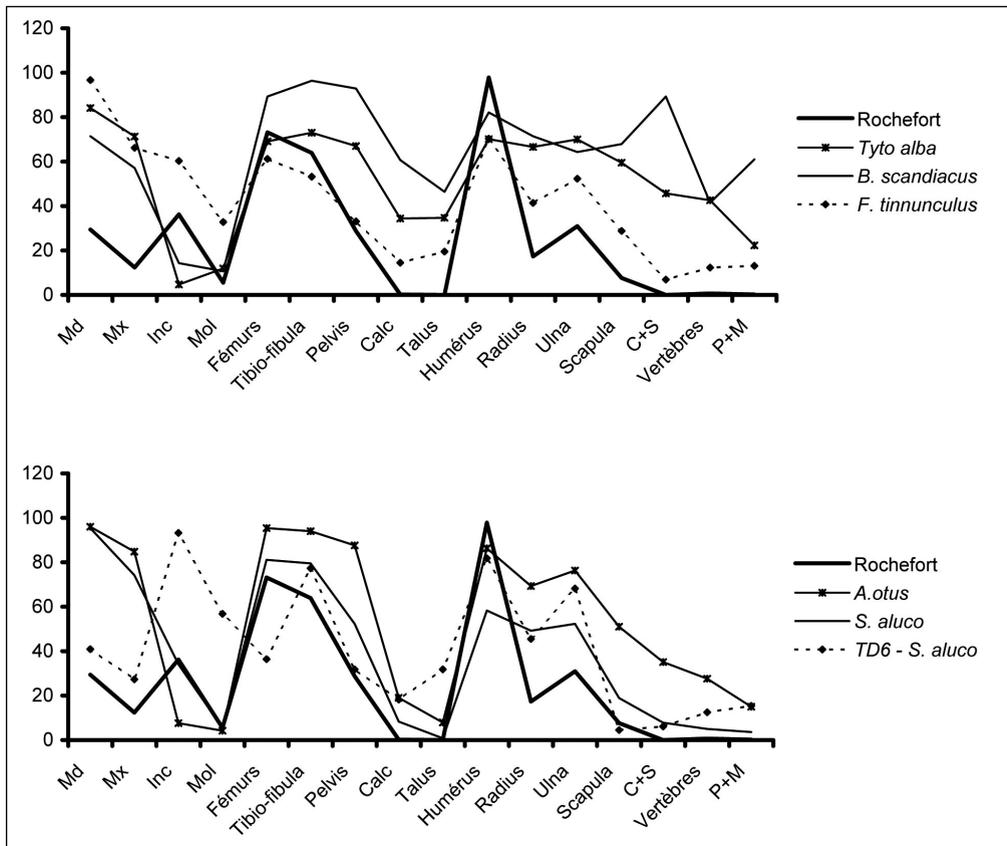


Fig. 4 : Pourcentages de représentation des éléments anatomiques des micromammifères provenant du niveau 4 de la grotte Rochefort. Comparaison avec divers assemblages actuels et fossiles.

Fig. 4: Percentages of representation of the anatomical elements of micromammals from the level 4 of the Rochefort cave. Comparison with various modern and fossil assemblages.

moyen-duc (*A. otus*), tandis que l'absence des ossements du tarse se retrouve chez la martre (*M. martes*). Toutefois, la très faible représentation des éléments squelettiques de petites dimensions peut avoir été induite par un biais de tamisage. On notera également que les assemblages de *M. martes* présentent généralement une proportion importante de dents isolées, montrant la destruction des éléments crâniens, ce qui s'observe en moindre mesure dans la grotte Rochefort. Le profil de représentation osseuse du faucon crécerelle (*F. tinnunculus*) présente des valeurs intermédiaires, avec toutefois, comme chez le hibou moyen-duc, une excellente conservation des éléments crâniens. L'assemblage osseux de la grotte Rochefort présente une meilleure conservation des éléments dentaires que chez les rapaces diurnes ou les petits carnivores. Les profils de représentation des trois prédateurs actuels présentent chacun certaines similitudes avec les observations faites pour les niveaux solutréens du site.

### 3.3 - FRAGMENTATION DES ÉLÉMENTS ANATOMIQUES

Dans le cas des gisements préhistoriques en grotte, la présence d'un nombre considérable d'éléments entiers plaide généralement en faveur d'une accumulation liée aux rapaces nocturnes peu destructeurs, alors qu'un assemblage très fragmenté s'apparente aux coprocénoses de rapaces diurnes ou de petits carnivores.

Les ossements de micromammifères de la grotte Rochefort présentent un taux de fracturation important, les ossements entiers étant peu nombreux. Toutefois, la fragmentation des restes osseux est particulièrement délicate en contexte fossilifère, étant donné que la fracturation des parties squelettiques peut être également provoquée par différents facteurs post-prédation dont les stigmates sont difficilement différenciables des seuls effets de la prédation (Andrews, 1990 ; Smoke & Stahl, 2004).

Ainsi, dans le cas des niveaux solutréens de la grotte Rochefort, la forte fragmentation de l'assemblage de micromammifères ne saurait être imputée catégoriquement à de petits carnivores ou des rapaces diurnes, mais témoigne cependant de l'existence de biais ayant concouru à la destruction d'une part non négligeable du matériel original.

### 3.4 - OBSERVATION DES SURFACES OSSEUSES ET DENTAIRES (TRACES DE DIGESTION)

Les altérations de surface liées à la prédation se traduisent essentiellement par des traces de digestion. Plusieurs travaux sur les assemblages actuels de rapaces et de carnivores ont montré que les effets corrosifs de la digestion, c'est-à-dire l'attaque par les sucs digestifs, laissent des traces sur les dents et les ossements des petits vertébrés (Andrews 1990 ; Duke *et al.*, 1975 ; Korth 1979 ; Mayhew, 1977 ; Shipman, 1981). Ces traces ne

peuvent pas être confondues avec d'autres types d'altération et l'analyse de la digestion des incisives et des molaires des micromammifères provenant d'assemblages actuels a permis à Andrews (1990) et Fernández-Jalvo & Andrews (1992) de proposer une classification des prédateurs en différentes catégories prenant en considération le pourcentage, l'intensité et le mode de digestion.

L'observation des surfaces osseuses et dentaires a permis de mettre en évidence la présence de traces de digestion. Sur la totalité du matériel, environ 29 % du nombre total des dents présente des altérations liées aux fluides digestifs (30 % pour les incisives et 28 % pour les molaires).

Ces altérations sont très majoritairement de faible intensité et n'attaquent que la partie superficielle de l'émail, notamment en ce qui concerne les incisives. Des modifications de surfaces plus profondes sont égale-

ment observables sur près de 20 % du matériel dentaire digéré. Certains éléments du squelette post-céphalique présentent également des traces de digestion, généralement localisées sur les épiphyses. Rappelons qu'aucune trace de digestion n'a été observée sur les restes d'oiseaux et de lagomorphe.

D'après la proportion de matériel digéré et l'intensité de celle-ci, il apparaît que deux rapaces nocturnes sont susceptibles d'être à l'origine de l'accumulation (tab. 3), le hibou moyen-duc (*Bubo bubo*) ou le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*), espèces en adéquation avec la position géographique et la chronologie du site. Si quelques restes se rapportant à un faucon indéterminé de petite taille ont bien été mis en évidence dans les niveaux solutréens du site, l'implication de ce type de prédateur dans l'accumulation de micromammifères demeure putative. En effet, le

	Digestion		Digestion <i>in situ</i>		Intensité de la digestion	Catégorie de digestion
	Incisives	Molaires	Incisives	Molaires		
<b>Rochefort (niveau 4)</b>	30	22	57	65	émail altéré, dentine + ou - altérée	1-2
Artenac 8 <i>Buteo buteo</i> ? (1)	1	1	-	-	émail altéré, dentine parfois très altéré	1
Lazaret UA 25 <i>Asio</i> sp. (1)	10	5	70	65	émail altéré, dentine peu altérée	2
Moula-Guercy XVII-XVI <i>Asio otus</i> (1)	18	25	33	16	émail altéré, dentine + ou - altérée	2-3
Arago H <i>Bubo bubo</i> (1)	16	11	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	2-3
Arago G <i>Bubo bubo</i> (1)	16	9	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	2-3
Moula-Guercy XIV <i>Strix aluco</i> (1)	44	33	56	29	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Zafaraya II <i>Bubo bubo</i> ? (1)	31	30	61	80	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Zafaraya III <i>Bubo bubo</i> ? (1)	27	14	77	95	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
Grotte des Hyènes 2C <i>S. aluco</i> / <i>A. noctua</i>	65	43	37	85	émail altéré, dentine peu ou pas altéré	3
TD 3 <i>Bubo bubo</i> (2)	11	22	-	-	émail altéré, dentine peu ou pas altéré	3
TD 6 <i>Strix aluco</i> (2)	16	27	-	20	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
TP 9 <i>Falco tinnunculus</i> (2)	53	28	-	-	émail altéré, dentine + ou - altérée	4
TP 7 <i>Vulpes vulpes</i> (2)	53	52	14	33	émail altéré, dentine + ou - altérée	5
Tb 2 <i>Mustelidae</i> indet. (2)	37	24	37	31	émail altéré, dentine altérée	4-5
<b>Rapaces nocturnes actuels (3)</b>						
<i>Tyto alba</i>	5	1	4	1	légères altérations de l'émail	1
<i>Asio flammeus</i>	13	2	9	2	légères altérations de l'émail	1
<i>Bubo scandiacus</i>	8	5	10	5	émail altéré, dentine peu ou pas altéré	1-2
<i>Asio otus</i>	27	1	25	2	émail altéré, dentine peu ou pas altéré	1-2
<i>Strix nebulosa</i>	30	4	14	4	émail altéré, dentine + ou - altérée	2
<i>Bubo bubo</i>	48	11	44	13	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
<i>Strix aluco</i>	66	22	55	19	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
<i>Athene noctua</i>	73	51	100	43	émail altéré, dentine + ou - altérée	3-4
<b>Rapaces diurnes actuels (3)</b>						
<i>Falco tinnunculus</i>	60	53	67	38	émail altéré, dentine altérée	4
<i>Circus cyaneus</i>	100	46	100	42	émail altéré, dentine altérée	5
<b>Carnivores actuels (3)</b>						
<i>Genetta genetta</i>	35	15	35	20	émail altéré, dentine + ou - altérée	3
<i>Martes martes</i>	28	24	33	17	émail altéré, dentine + ou - altérée	3-4
<i>Vulpes vulpes</i>	90	70	100	55	émail altéré, dentine très altérée	5
<i>Alopex lagopus</i>	100	48	100	42	émail altéré, dentine très altérée	5

**Tab. 3 : Digestion des incisives et des molaires des micromammifères de différents gisements préhistoriques et de différents assemblages actuels de prédateurs.**

1: d'après Desclaux *et al.* (2011) ; 2: d'après Fernández-Jalvo (1996) ; 3: d'après Andrews (1990).

Tab. 3: Digestion of micromammal incisors and molars from different prehistoric sites and various actual predator assemblages. 1: after Desclaux *et al.* (2011); 2: after Fernández-Jalvo (1996); 3: after Andrews (1990).

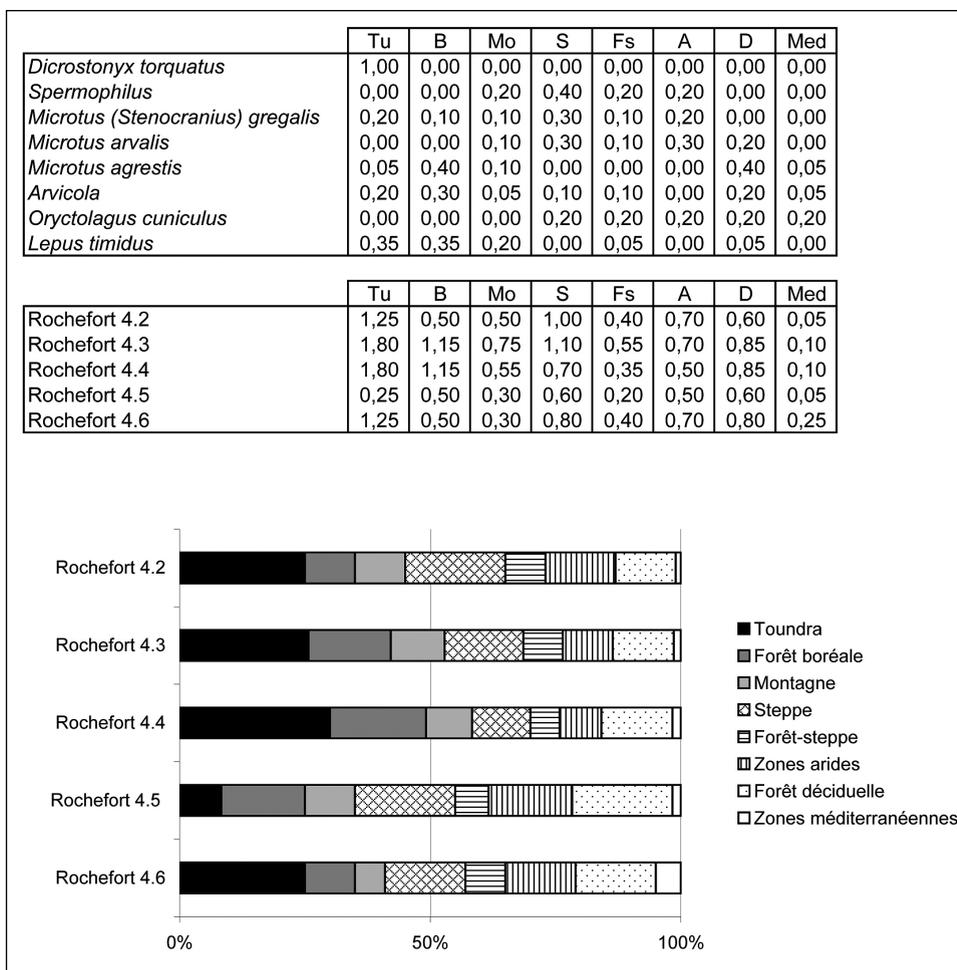
degré des modifications induit par les fluides digestifs des falconidés est nettement plus élevé, en proportion et en intensité, à celui qui est observé sur les éléments anatomiques de micromammifères retenus dans cette étude.

L'étude taphonomique de l'assemblage de microvertébrés des niveaux solutréens de la grotte Rochefort permet ainsi de suggérer un apport exogène des carcasses de petits animaux, lié à une certaine catégorie de rapaces nocturnes de taille moyenne peu destructeurs, pouvant être par exemple la chouette harfang (*Bubo scandiacus*), la chouette lapone (*Strix nebulosa*), voire le hibou moyen-duc (*Asio otus*) bien que cette espèce ne niche pas dans les grottes. Ces trois prédateurs se nourrissent de microvertébrés et très majoritairement de campagnols, ce qui correspond parfaitement à la faune de micromammifères identifiée dans le remplissage de la grotte Rochefort. A titre d'exemple, les principales proies de la chouette harfang sont les lemmings à collier et autres petits animaux des milieux arctiques. Ces trois prédateurs potentiels demeurent largement dépendants de l'abondance des proies (Géroutet, 1984 ; Andrews, 1990) et sont par conséquent plutôt éclectiques. Ils ne sont donc pas susceptibles d'avoir induit un important biais de représentation.

#### 4 - PALÉOCLIMATS ET PALÉOENVIRONNEMENTS

En raison de la faible diversité spécifique des rongeurs provenant des niveaux solutréens, il nous a semblé intéressant d'appliquer la méthode de l'indice taxonomique d'habitat (dénommé ITH dans les lignes qui suivent), élaborée par Andrews & Nesbit-Evans (1983), qui présente l'avantage de prendre en considération l'ensemble des espèces de micromammifères identifiés, indépendamment de leurs proportions relatives, tout en tenant compte de la diversité de leurs milieux de vie. Les indices d'habitat des micromammifères de la grotte Rochefort (tab. 4) ont été établis à partir des observations effectuées sur les espèces actuelles (Le Louarn & Quéré, 2003) ainsi que sur différentes communautés fossiles de micromammifères du Pléistocène de France et d'Europe occidentale, notamment par Andrews (1990), Chaline (1977, 1983), Marquet (1993), Desclaux *et al.* (2008) et Hanquet (2011).

Cette méthode montre, pour l'ensemble des niveaux étudiés, une très nette dominance des espaces ouverts et arides, associée à une représentation conséquente des biotopes septentrionaux (toundra et forêt boréale). En



**Tab. 4 : Indice taxonomique d'habitat des micromammifères (ITH) du niveau 4 de la grotte Rochefort (sous-couches 4.6 à 4.2).**

Tu = toundra ; B = forêt boréale ; Mo = montagne ; S = steppe ; Fs = forêt et steppe ; A = milieux arides ; D = forêt caducifoliée ; Med = biotopes méditerranéens.

Tab. 4: Taxonomic Habitat Index (THI) for the micromammals of level 4 (sub-levels 4.6 to 4.2) of Rochefort cave. Tu = tundra; B = boreal forest; Mo = mountain; S = steppe; Fs = forest and steppe; A = arid environment; D = deciduous forest; Med = Mediterranean zone.

outre, la forte représentation de *Microtus gregalis* et de *Dicrostonyx torquatus*, en association – dans une moindre mesure – avec *Spermophilus* sp. confirme clairement l'existence de conditions climatiques très rigoureuses et indique la présence d'un biotope de type steppique (fig. 5). Cette interprétation est confirmée par la méthode des cénogrammes (fig. 6). En effet, la distribution pondérale des mammifères (à l'exception des carnivores et des chiroptères) des divers niveaux solutréens de la grotte Rochefort est caractérisée par l'absence des espèces de poids moyen (poids compris entre 500 g et 8 kg) et la rareté des grandes espèces (poids supérieurs à 8 kg). De telles représentations caractérisent les milieux ouverts et arides. Nous renvoyons le lecteur aux travaux de Legendre (1989) et de Montuire & Desclaux (1997) pour

plus de détails concernant cette méthode et ses applications aux faunes du Pléistocène de France.

De telles associations micromammaliennes sont globalement le reflet des conditions climatiques particulièrement rigoureuses qui régnaient à l'époque solutréenne en Europe occidentale. Les associations de rongeurs de la grotte Rochefort sont ainsi parfaitement en adéquation avec les données archéologiques attribuant les niveaux étudiés au MIS 2, et plus particulièrement au Dernier Maximum Glaciaire (LGM), en accord avec les datations radiométriques obtenues sur os et charbons de bois. On notera cependant que le degré d'aridité de l'environnement est minoré par la bonne représentation de *Microtus agrestis* dans les différents niveaux de la séquence et la présence ponctuelle des deux représentants du genre

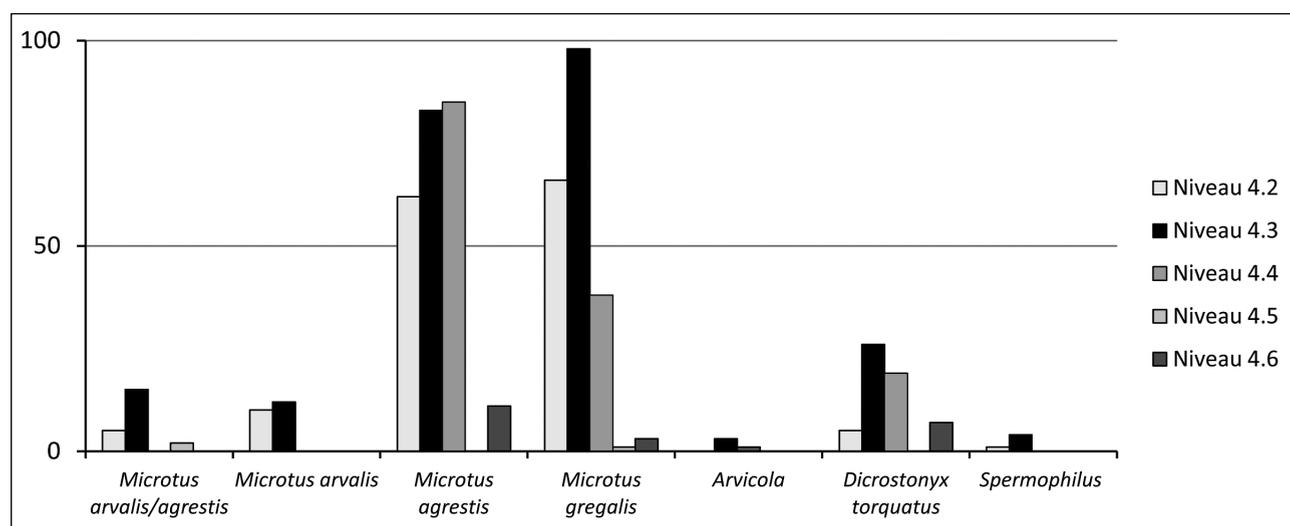


Fig. 5 : Distribution des rongeurs (NMI) dans le niveau 4 de la grotte Rochefort (sous-couches 4.6 à 4.2).  
Fig. 5: Rodent distribution (NMI) in level 4 of Rochefort cave (sub-levels 4.6 to 4.2).

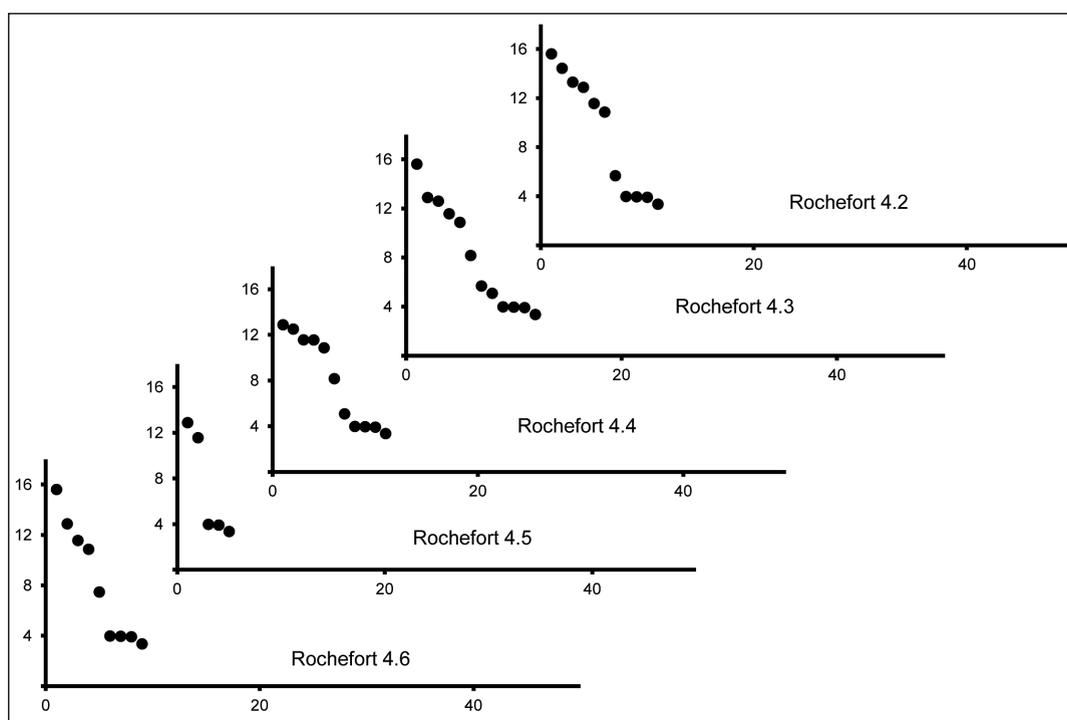


Fig. 6 : Cénogrammes du niveau 4 (sous-couches 4.6 à 4.2) de la grotte Rochefort (chiroptères et carnivores exclus).  
Fig. 6: Cenograms of the level 4 (sub-levels 4.6 to 4.2) of Rochefort cave (chiropterans and carnivores excluded).

*Arvicola* (*A. sapidus* et *A. amphibius*). En effet, ces trois espèces, qui affectent les milieux d'herbes hautes et relativement humides, permettent de supposer que des ripisylves ont vraisemblablement persisté dans la vallée de l'Erve, y compris durant les épisodes les plus froids du Pléistocène récent.

La contradiction apparente d'une association entre un cortège caractéristique d'environnements arides et soumis à des températures basses d'une part (*Dicrostonyx torquatus* et *Microtus gregalis*), et des faunes plus adaptées à des milieux tempérés et humides d'autre part (*Arvicola sapidus* et *Microtus agrestis* dans une moindre mesure), est en fait commune tout au long du Pléistocène. De telles associations d'espèces non reconnues actuellement en sympatrie, forment des communautés dites « non analogues ». En outre, la persistance de quelques micromammifères inféodés à des biotopes humides et tempérés dans les niveaux solutréens de la grotte Rochefort permet d'émettre l'hypothèse selon laquelle la vallée de l'Erve et / ou ses environs immédiats ont fait office de zone refuge pour certaines espèces tempérées au cours du LGM [« *cryptic northern refugia* » selon la terminologie élaborée par Stewart & Lister (2001) et Stewart *et al.* (2010)].

Cette observation corrobore des études récentes qui ont montré que certaines espèces – et notamment *Microtus agrestis* – ont pu vivre dans des refuges cryptiques en Europe centrale, orientale et dans les Carpates notamment, lors du dernier optimum glaciaire (Jaarola & Searle, 2003 ; Kotlik *et al.*, 2006 ; Vega *et al.*, 2010). En outre, les travaux de Tougaard *et al.* (2008) suggèrent que *Microtus arvalis* a pu persister en Europe de l'ouest sous la forme de petites populations sporadiques durant la dernière période glaciaire. L'association d'*Arvicola sapidus* et d'*Arvicola amphibius* avec *Microtus agrestis* dans les niveaux solutréens de la grotte Rochefort permet alors de supposer que la vallée de l'Erve a joué le rôle de micro-refuge cryptique au cours du LGM. On notera par ailleurs qu'il est possible d'envisager que ces espèces se soient trouvées piégées localement et aient – de fait – demeuré en contexte de refuge.

## 5 - CONCLUSION

Les associations de micromammifères issus des niveaux solutréens de la grotte Rochefort, caractérisées par l'abondance de *Microtus gregalis* et la bonne représentation de *Dicrostonyx torquatus*, témoignent de conditions climatiques particulièrement rigoureuses. Elles sont typiques des faunes contemporaines du Dernier Maximum Glaciaire (LGM, MIS 2) en France occidentale.

L'accumulation des micromammifères est essentiellement due à la prédation de rapaces nocturnes – chouette harfang, chouette lapone ou hibou moyen-duc – dont les habitudes de chasse permettent d'avoir une bonne représentation de la faune vivant aux alentours de la grotte, la part de prédateurs carnivores n'étant pas totalement exclue (putois des steppes, martre).

La reconstitution paléoenvironnementale révèle un paysage mixte. L'association de *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx torquatus*, *Spermophilus* sp. souligne l'existence d'espaces ouverts et arides et de températures assez basses tandis que la présence de trois taxons inféodés à des biotopes plutôt humides, *Microtus agrestis*, *Arvicola sapidus* et *Arvicola amphibius* suggère la persistance d'un environnement humide et partiellement boisé dans la vallée de l'Erve. Ces éléments permettent de penser que les environs de la grotte Rochefort ont joué le rôle de micro-refuge cryptique au cours du Dernier Maximum Glaciaire.

## REMERCIEMENTS

Les fouilles et études des sites de la vallée de l'Erve font partie d'un programme de recherche de l'UMR 6566 CReAAH (Rennes). Elles bénéficient d'un financement du Conseil départemental de la Mayenne, du ministère de la Culture (SRA Pays de la Loire) et de l'INRAP. Les auteurs remercient les deux rapporteurs, Sophie Montuire et Lutz Maul, pour leurs commentaires ayant permis d'améliorer cet article.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREWS P., 1990 - *Owls, cave and fossils: Predation, preservation, and Accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. University of Chicago Press, Chicago, 231 p.
- ANDREWS P. & NESBIT-EVANS E.M.N., 1983 - Small mammal bone accumulation produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9 (3), 289-307.
- BARROSO RUÍZ C., ABBASSI M., BAILÓN S., CHEYLAN M., DESCLAUX E., EL GUENNOUNI K., FONS R., HAQUART A., HERNÁNDEZ CARRASQUILLA F., MOIGNE A.M., POITEVIN F., PAUNESCU C., PRODON R. & VILETTE P., 2006 - Taphonomie, signification paléobiogéographique, paléoécologique et paléoclimatique des faunes de microvertébrés du Pléistocène supérieur de la grotte du Boquete de Zafarraya, Málaga, Andalousie. In C. Barroso Ruíz & H. de Lumley (ed.), *La grotte du Boquete de Zafarraya*. Consejería de Cultura de la Junta de Andalucía, III, 1111-1126.
- BAYLE P., 1992 - *Le Hibou grand-duc Bubo bubo dans le Parc National du Mercantour et ses environs*. Rapport du Parc National du Mercantour, Nice, note dactylographiée, 35 p.
- BEMILLI C. & HINGUANT S., 2014 - Premiers résultats sur les comportements de subsistance solutréens à la grotte Rochefort (Mayenne, France). In S. Ripoll López (coord.), *De punta a punta. El Solutrense en los albores del siglo XXI*. Actas del Congreso Internacional « El Solutrense. Centenario de las excavaciones en La Cueva de Ambrosio », Vélez-Blanco, Almería (España), 25-29 juin 2012, UNED. Espacio, Tiempo y Forma, Serie I, Prehistoria y Arqueología, 5, 309-321.
- CHALINE J., 1966 - Les lagomorphes et les rongeurs. In R. Lavocat (dir.), *Faunes et Flores préhistoriques de l'Europe occidentale*, Boubée et Cie, Paris, 397-440.
- CHALINE J., 1977 - Les rongeurs au pilori ? Analyse critique des reconstitutions paléoécologiques en microthériodontologie. In J. Renault-Miskovsky & H. Laville H. (éd.), *Approche écologique de l'homme fossile*, supplément au Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire, 47, 75-81.
- CHALINE J., 1983 - Les rongeurs, les paléoenvironnements et les climats du Pléistocène moyen de Vergranne (Doubs). *Annales Scientifiques de l'Université de Franche-Comté, Besançon. Géologie*, 5 (4), 31-45.
- CHALINE J. & MEIN P., 1979 - *Les rongeurs et l'évolution*. Doin, Paris, 235 p.

- CUGNASSE J.-M. & RIOLS C., 1982 - Contribution à l'étude du régime alimentaire du Renard *Vulpes vulpes*, de la Fouine *Martes foina* et de la Genette *Genetta genetta* dans le massif du Caroux Spinousse. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, **59**, 37-40.
- DENYS C., 1985 - Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle, Biologie et Ecologie Animales, section A*, **7** (4), 879-933.
- DENYS C., 1986 - Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) : analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontographica Abteilung A-Palaeozoologie- Stratigraphie*, **194**, 69-98.
- DENYS C., GERAADS D., HUBLIN J.-J. & TONG H., 1987 - Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologica*, **12**, 53-82.
- DENYS C., SANCHEZ V. & FERNÁNDEZ-JALVOY., 1995 - Prédation et fossilisation des micromammifères. Présentation d'un des aspects d'une discipline récente : la taphonomie. *Arvicola*, **7** (1), 7-13.
- DENYS C., DAUPHIN Y. & FERNÁNDEZ-JALVO Y., 1997 - Apports biostratigraphiques et paléocologiques de l'étude taphonomique des assemblages de micromammifères. Bilan et perspectives. *Geobios*, **30** (1), 197-206.
- DESCLAUX E., 1992 - Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales) : biostratigraphie, paléocologie et taphonomie. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **35**, 35-64.
- DESCLAUX E., EL HAZZAZI N., VILLETTE P. & DUBAR M., 2008 - Le contexte paléoenvironnemental des occupations humaines. L'apport de la microfaune, des restes aviaires et de la malacofaune. In M.-H. Moncel (dir.), *Le site de Payre - occupations humaines dans la vallée du Rhône à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur*. Mémoire de la Société Préhistorique Française, **46**. Société Préhistorique Française, Paris, 91-106.
- 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. In V. Laroulandie, J.B. Mallye & C. Denys (eds.), *Taphonomie des Petits Vertébrés: Référentiels et Transferts aux Fossiles ; actes de la table ronde du RTP Taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009*. British Archaeological Reports, International Series, Archaeopress, Oxford, **2269**, 101-118.
- DODSON P., 1973 - The significance of small bones in paleoecological interpretation. *Contribution to Geology*. University of Wyoming, **12** (1), 15-19.
- DODSON P. & WEXLAR D., 1979 - Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology*, **5** (3), 275-284.
- DUKE G.E., JEGERS A.A., LOFF G. & EVANSON A., 1975 - Gastric digestion in some raptors. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **50**, 649-656.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y., 1996 - Small mammal taphonomy and the middle Pleistocene environments of Dolina, northern Spain. *Quaternary International*, **33**, 21-34.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y. & ANDREWS P., 1992 - Small Mammal Taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, **19** (4), 407-428.
- GÉROUDET P., 1984 - *Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Lausanne, 426 p.
- HANQUET C., 2011 - *Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères*. Thèse de Doctorat, Université Paul Valéry-Montpellier 3, Montpellier, 341 p.
- HINGUANT S. & BIARD M., 2013 - Le Paléolithique supérieur ancien de la vallée de l'Erve (Mayenne) : un état des connaissances. In P. Bodu, L. Chehmana, L. Klaric, L. Mevel, S. Soriano & N. Teyssandier (dir.), *Le Paléolithique supérieur ancien de l'Europe du Nord-Ouest : réflexions et synthèses à partir d'un projet collectif de recherche sur le centre et le sud du Bassin parisien*, actes du colloque européen « Le Paléolithique supérieur ancien de l'Europe du Nord-Ouest (35000-15000 BP) », séance de la Société préhistorique française, Sens, 15-18 avril 2009, Paris, Société préhistorique française, Mémoire LVI, 239-250.
- JAAROLA M. & SEARLE J.B., 2003 - A highly divergent mitochondrial DNA lineage of *Microtus agrestis* in southern Europe. *Heredity*, **92** (3), 228-234.
- KORTH W.K., 1979 - Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*, **48**, 235-285.
- KOTLÍK P., DEFFONTAINE V., MASCHERETTI S., ZIMA J., MICHAUX J.R. & SEARLE J.B., 2006 - A northern glacial refugium for bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103** (40), 14860-14864.
- LEGENDRE S., 1989 - Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. *Münchener geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A, Geologie und Paläontologie*, **16**, 1-110.
- LE LOUARN H. & QUÉRÉ J.-P., 2003 - *Les Rongeurs de France : Faunistique et Biologie*. Institut national de la recherche agronomique, Paris, 256 p.
- LIBOIS R., FONS R., & SAINT-GIRONS M.-C., 1983 - Le régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba*, dans les Pyrénées-Orientales. Etude des variations écogéographiques. *Revue d'écologie*, **37**, 187-217.
- MARQUET J.-C., 1993 - *Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Les cahiers de la Claise, Tours, suppl. **2**, 330 p.
- MAYHEW D.F., 1977 - Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas*, **6** (1), 25-31.
- MONTUIRE S. & DESCLAUX E., 1997 - Palaeoecological analysis of mammalian faunas and environmental evolution in the South of France during the Pleistocene. *Boreas*, **26**, 355-365.
- NADACHOWSKI A., 1982 - Late Quaternary rodents from Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. *Panstwowe Wydawnictwo Naukowe*, Warszawa, Krakow, 119 p.
- NOËL F., CHAUT J.-J. & HINGUANT S., 2008 - 11000 ans d'histoire des chiroptères dans la grotte Rochefort (Mayenne, France). *Symbioses, nouvelle série*, **21**, 13-15.
- PIGEAUD R., 2013 - L'ouest : carrefour ou périphérie ? Observations sur l'art pariétal et mobilier du Paléolithique supérieur ancien des « grottes de Saulges ». In P. Bodu, L. Chehmana, L. Klaric, L. Mevel, S. Soriano et N. Teyssandier (dir.), *Le Paléolithique supérieur ancien de l'Europe du Nord-Ouest : réflexions et synthèses à partir d'un projet collectif de recherche sur le centre et le sud du Bassin parisien*, actes du colloque européen « Le Paléolithique supérieur ancien de l'Europe du Nord-Ouest (35000-15000 BP) », séance de la Société préhistorique française, Sens, 15-18 avril 2009, Paris, Société préhistorique française, Mémoire LVI, 251-282.
- ROYERA., 2013 - *Étude paléoenvironnementale et paléoclimatique du Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France, à partir d'analyses comparées d'associations fauniques et de biogéochimies effectuées sur les micromammifères. Discussion à partir des sites principalement des Pradelles (Charente), et complémentarément de Bois Roche (Charente) et du Taillis-des-Coteaux (Vienne)*. Doctorat de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, 419 p.
- ROYER A., MONTUIRE S., LEGENDRE S., DISCAMPS E., JEANNET M., & LECUYER C., 2016 - Investigating the Influence of Climate Changes on Rodent Communities at a Regional-Scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PLoS ONE* **11** (1): e0145600. doi:10.1371/journal.pone.0145600
- SALEK M., SPASSOV N., ANDERA M., ENZINGER K., OTTLECH B. & HEGYELI Z., 2013 - Population status, habitat associations, and distribution of the steppe polecat *Mustela eversmannii* in Europe. *Acta Theriologica*, **58**, 233-244.
- SANCHEZ V., DENYS C. & FERNÁNDEZ-JALVO Y., 1997 - Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monté di Tuda (Corse, Holocène). Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères. *Geodiversitas*, **19** (1), 129-157.
- SHIPMAN P., 1981 - Applications of scanning electron microscopy to taphonomic problems. In A.M. Cantwell, J.B. Griffin & N.A. Rothschild (eds.), *The research potential of anthropological museum collections*, Annals of the New York Academy of Sciences, New York, **376**, 357-385.
- SMOKE N.D. & STAHL P.W., 2004 - Post-burial fragmentation of microvertebrate skeletons. *Journal of Archaeological Science*, **31** (8), 1093-1100.
- STEWART J. & LISTER A., 2001 - Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution*, **16** (11), 608-613.
- STEWART J.R., LISTER A.M., BARNES I. & DALÉN L., 2010 - Refugia revisited: individualistic responses of species in space and times. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing papers of a biological character*, **277** (1682), 661-671.
- STOETZEL E., 2009 - *Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur - Holocène, Maroc) : systématique, évolution, taphonomie et paléocologie*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 437 p.

- STOETZEL E., MARION L., NESPOULET R., EL HAJRAOUI M.A. & DENYS C., 2011** - Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene of El Harhoura cave (Rabat-Témara, Morocco). *Journal of Human Evolution*, **60** (1), 1-33.
- TOUGARD C., RENVOISÉ E., PETITJEAN A. & QUÉRÉ J.-P., 2008** - New insight into the colonization processes of common voles: inferences from molecular and fossil evidence. *PLoS ONE*, **3** (10), doi: 10.1371/journal.pone.0003532.
- VAN KOLFSCHOTENT., 1995** - On the application of fossil mammals to the reconstruction of the paleoenvironment of Northwestern Europe. *Acta Zoologica Craciviensa*, **38**, 73-84.
- VEGA R., FLØJGAARD C., LIRA-NORIEGAA., NAKAZAWA Y., SVENNING J.C. & SEARLE J.B., 2010** - Northern glacial refugia for the pygmy shrew *Sorex minutus* in Europe revealed by phylogeographic analyses and species distribution modeling. *Ecography*, **33** (2), 260-271.
- VOORHIES M.R., 1969** - Taphonomy and population dynamics of an early Pleistocene vertebrate fauna, Know County, Nebraska. University of Wyoming, *Contributions to Geology Special Paper*, **1**, 1-69.