

VARIATIONS PALÉOENVIRONNEMENTALES AU SEIN DE L'UNITÉ ARCHÉOSTRATIGRAPHIQUE G (UA G) DE LA CAUNE DE L'ARAGO (TAUTAVEL, FRANCE) : APPORT DES PALÉOCOMMUNAUTÉS DE RONGEURS

Loïc LEBRETON¹, Emmanuel DESCLAUX², Constance HANQUET³,
Gloria CUENCA-BESCO⁴, Anne-Marie MOIGNE⁵, Christian PERRENOUD⁵
& Sophie GREGOIRE¹

RÉSUMÉ

L'Unité Archéostratigraphique G (UA G), située à la base de l'ensemble stratigraphique CIII du remplissage de la Caune de l'Arago, datée à 438 ± 31 ka et corrélée au stade isotopique 12, a livré de nombreux restes humains attribués à *Homo erectus tautavelensis*, ainsi qu'une faune et une industrie lithique abondantes. Il est possible d'observer au sommet de l'UA G une bonne représentation des espèces de milieux ouverts et froids (*Praeovibos priscus* et *Rangifer tarandus* notamment) tandis qu'à sa base les espèces de milieux fermés et tempérés (en particulier *Cervus elaphus* et *Dama* sp.) prédominent. Ces structures de communautés fauniques, dites « non-analogues », sont également observées pour les associations de micromammifères, donnant lieu à une paléocommunauté très diversifiée et représentée par des taxons aux affinités écologiques très variées. Cette hétérogénéité des communautés mammaliennes a vraisemblablement été favorisée par la topographie des environs de la Caune de l'Arago qui permet de passer des zones littorales au massif des Pyrénées en moins de 50 km. Une telle configuration a en effet induit la présence de « zones refuges » contiguës, l'une méridionale en période glaciaire et abritant des espèces thermophiles et l'autre alpine, abritant des espèces continentales et boréales au cours des épisodes plus tempérés (refuge méridional cryptique). Globalement, les communautés micromammaliennes de l'UA G sont caractérisées par une bonne représentation des espèces inféodées aux environnements tempérés et fermés (*Iberomys mediterraneus*, *Apodemus sylvaticus*, *Eliomys quercinus*) à la base de l'unité, qui laissent place à des espèces liées à des environnements froids et ouverts (*Spermophilus* sp., *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx torquatus*) au sommet. Une tendance au refroidissement du climat de la base au sommet de l'unité est également enregistrée par les variations des associations de grands mammifères. Ces observations nous permettent une interprétation nouvelle de l'UA G qui correspond à une transition climatique entre une période tempérée et une période froide.

Mots-clés : rongeurs, Pléistocène moyen, Caune de l'Arago, paléoenvironnements

ABSTRACT

PALAEOENVIRONMENTAL VARIATIONS IN THE ARCHAEOSTRATIGRAPHICAL UNIT G (AU G) OF THE CAUNE DE L'ARAGO (TAUTAVEL, FRANCE): CONTRIBUTION OF RODENT PALAEOCOMMUNITIES

The Archaeostratigraphic Unit G (UA G), located at the base of the stratigraphic ensemble CIII of the Caune de l'Arago infilling, dated to 438 ± 31 ka and correlated to the isotopic stage 12, delivered numerous human remains attributed to *Homo erectus tautavelensis*, as well as abundant fauna and lithics. At the top of the UA G it is possible to observe a good representation of the species living in open and cold environments (*Praeovibos priscus* and *Rangifer tarandus* in particular) whereas the species living in closed and temperate environment (particularly *Cervus elaphus* and *Dama* sp.) predominate at its base. These structures of faunal communities, said "non-analogous", are also observed for the associations of micromammals, providing a diversified palaeocommunity and represented by taxa with very distinct ecological affinities. This heterogeneity of the mammalian communities was very likely favored by the topography of the surroundings of the Caune de l'Arago, which makes it possible to go from coastal areas to the Pyrenean Mountains within less than 50 km. Such topography has indeed induced the presence of contiguous "refuge areas", a Southern refuge during the ice age housing thermophilous species and an Alpine refuge housing continental and boreal species during the more temperate episodes (Southern cryptic refuge). Overall at the base of the Unit, the micromammalian communities of UA G are characterized by a good representation of the species linked to temperate and closed environments (*Iberomys mediterraneus*, *Apodemus sylvaticus*, *Eliomys quercinus*). Then at the top, they make way for species linked to cold and open environments (*Spermophilus* sp., *Microtus gregalis*, *Dicrostonyx torquatus*). A tendency to a cooler climate from the base to the top of the Unit is also recorded by the variations of the associations of large mammals. These observations allow us to give a new interpretation of UA G which corresponds to a transition between a temperate period and a cold period.

Keywords : rodents, Middle Pleistocene, Arago cave, palaeoenvironments

¹ Université de Perpignan Via Domitia, HNHP - UMR 7194 CNRS, MNHN, EPCC Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, avenue Léon-Jean Grégory 66720 Tautavel, France. *Courriel* : loic.lebreton@cerptautavel.com, sophie.gregoire@univ-perp.fr

² CEPAM - UMR 7264 CNRS, Laboratoire du Lazaret, Conseil départemental des Alpes-Maritimes, 33 bis boulevard Franck Pilatte, Nice, France. *Courriel* : emmanuel.desclaux@gmail.com

³ HNHP - UMR 7194, EPCC - CERP. *Courriel* : constance.hanquet@gmail.com

⁴ Aragosaurus - IUCA - EIA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, Espagne. *Courriel* : cuencag@unizar.es

⁵ Muséum national d'Histoire naturelle, HNHP - UMR 7194 du CNRS, Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel, 66720 Tautavel, France. *Courriel* : moigne@mnhn.fr, christian.perrenoud@mnhn.fr

1 - INTRODUCTION

Les communautés de rongeurs qualifiées de « non-analogues » sont rencontrées fréquemment dans le remplissage de la Caune de l'Arago. (Hanquet & Desclaux, 2011 ; Lebreton *et al.*, 2016). Elles correspondent à des associations de taxons n'ayant pas d'équivalent actuel (Graham, 1985). A titre d'exemple, *Dicrostonyx torquatus* et *Hystrix* sp. sont associés dans le sous-niveau G1 de l'Unité Archéostratigraphique G (UA G) (qui fait l'objet de la présente étude). De façon plus générale, ces communautés observées sur les sites archéologiques tout au long du Pléistocène peuvent résulter de différents facteurs.

Elles peuvent en effet correspondre à une réalité paléocéologique et sont alors affiliées à un paléoenvironnement qu'on ne retrouve pas actuellement (Guthrie & Van Kolfschoten, 2000). Elles peuvent également correspondre, dans une certaine mesure, à une zone de contact entre deux influences climatiques. Dans le cas des Pyrénées orientales, qui est le cadre géographique de notre étude au cours du Pléistocène moyen, les zones continentales situées en altitude sont susceptibles d'avoir servi de zone refuge pour les espèces froides durant les phases tempérées et le littoral méditerranéen peut avoir servi de refuge aux espèces tempérées durant les périodes froides (Bennet & Provan, 2008 ; Stewart *et al.*, 2010 ; Foury *et al.*, 2016 ; Royer *et al.*, 2016). Cette forte intrication de communautés est observée à l'heure actuelle avec des espèces méditerranéennes (*Microtus duodecimcostatus*, *Suncus etruscus*) remontant haut dans les vallées et des espèces de milieu froid et généralement exclues du biome méditerranéen (*Sorex araneus*, *Clethrionomys glareolus*) descendant dans les plaines littorales (Fons *et al.*, 1980).

La présence de communautés « non-analogues » peut également être due au « time-averaging ». Selon cette hypothèse, les paléocommunautés observées dans un niveau archéologique proviendraient d'un enregistrement ayant opéré sur un temps long, ce qui aurait eu pour conséquence d'augmenter la paléobiodiversité de façon notable (Fürsich & Aberhan, 1990 ; Denys, 1997).

Il est par conséquent parfois difficile d'interpréter les paléocommunautés micromammaliennes, notamment pour l'UA G de la Caune de l'Arago qui possède une grande richesse spécifique. Les études archéostratigraphiques ont récemment permis d'individualiser quatre sous-niveaux, dénommés G4 à G1 de la base au sommet de l'unité, au sein de l'UA G (Lumley H. de, 2015). Il nous a semblé intéressant d'étudier l'évolution de la communauté de rongeurs et notamment de sa diversité spécifique, tout au long de cette unité. En effet, les paléocommunautés de rongeurs sont considérées comme de bons marqueurs des variations climatiques au cours du Pléistocène (Chaline, 1972). Leur capacité de résilience les rend réactives aux changements abrupts du climat et leur permettent une colonisation (ou recolonisation) rapide à partir de leur aire de distribution originelle et/ou à partir d'une zone refuge. Ainsi, en tenant compte de la composition faunique des quatre sous-unités de

l'UA G, nous analyserons l'évolution des communautés de rongeurs pour déterminer les facteurs responsables de cette diversité spécifique.

2 - PRÉSENTATION DU SITE

La Caune de l'Arago est une cavité karstique située au sud de la France, dans le département des Pyrénées-Orientales (66), localisée à seulement 24 km du rivage actuel de la mer Méditerranée et à une quarantaine de kilomètres des reliefs pyrénéens de plus de 2500 m d'altitude.

Elle est située sur la commune de Tautavel, à environ 20 km de Perpignan (fig. 1a). La puissance totale du remplissage atteint près de 15 m d'épaisseur, pour une longueur de 30 mètres (fig. 1b-c). Les niveaux fouillés sont rattachés principalement au Complexe Stratigraphique Moyen. Celui-ci est divisé en 3 ensembles, qui sont corrélés – de la base au sommet – aux SIM (Stade Isotopique Marin) 15, 14, 13 et 12 (Falguères *et al.*, 2015) (fig. 1d).

Les niveaux Q-R, situés à la base fouillée du remplissage, au niveau de l'ensemble I, évoquent un climat tempéré et humide contemporain de la fin du SIM 15 ou d'un interstadiaire du SIM 14 (Lebreton *et al.*, 2016). Les autres Unités Archéostratigraphiques de l'ensemble I (UA P, O, N, M, L et K) correspondent à un climat froid et très sec, corrélé au SIM 14. L'ensemble II, qui comprend les niveaux J, I et H, correspond à une phase tempérée et humide attribuée au SIM 13. Enfin, l'ensemble III, corrélé au SIM 12, s'est déposé lors d'une période froide et assez sèche (UA G, F, E et D) (Lumley *et al.*, 1984).

L'UA G, située à la base de cet ensemble stratigraphique III, est datée à 438 ± 31 ka (Falguères *et al.*, 2015) et a livré 93 restes humains attribués à *Homo erectus tautavelensis* (Lumley M.A. de, 2015). Cette UA G consiste en de nombreux restes fauniques et lithiques amoncelés les uns sur les autres et séparés par peu ou pas de sédiments. Cette superposition d'objets peut atteindre 40 cm d'épaisseur dans certains secteurs.

Bien que fouillée en stratigraphie, la distinction de différents niveaux au sein de cette UA demeure délicate à observer, ce qui explique qu'elle ait été étudiée jusqu'à présent uniquement dans sa globalité. De plus, l'amoncellement d'artefact volumineux ne permet pas un décapage fin, préconisé pour la microfaune (Royer, 2014).

Cependant, des études archéostratigraphiques récentes (Lumley H. de, 2015), basées sur l'étude de la totalité des matériels faunique et lithique, ont permis d'individualiser 4 sous-niveaux (G1, G2, G3, G4, de haut en bas). La distribution des faunes de grands mammifères met en évidence, au sommet de l'UA G (sous-niveaux G1 et G2), la bonne représentation des espèces de milieux ouverts et froids (*Praeovibos priscus* et *Rangifer tarandus*, notamment), tandis qu'à sa base (G3 et G4), les taxons caractéristiques des milieux fermés et tempérés (*Cervus elaphus* par exemple) sont mieux représentés (Lumley H. de, 2015).

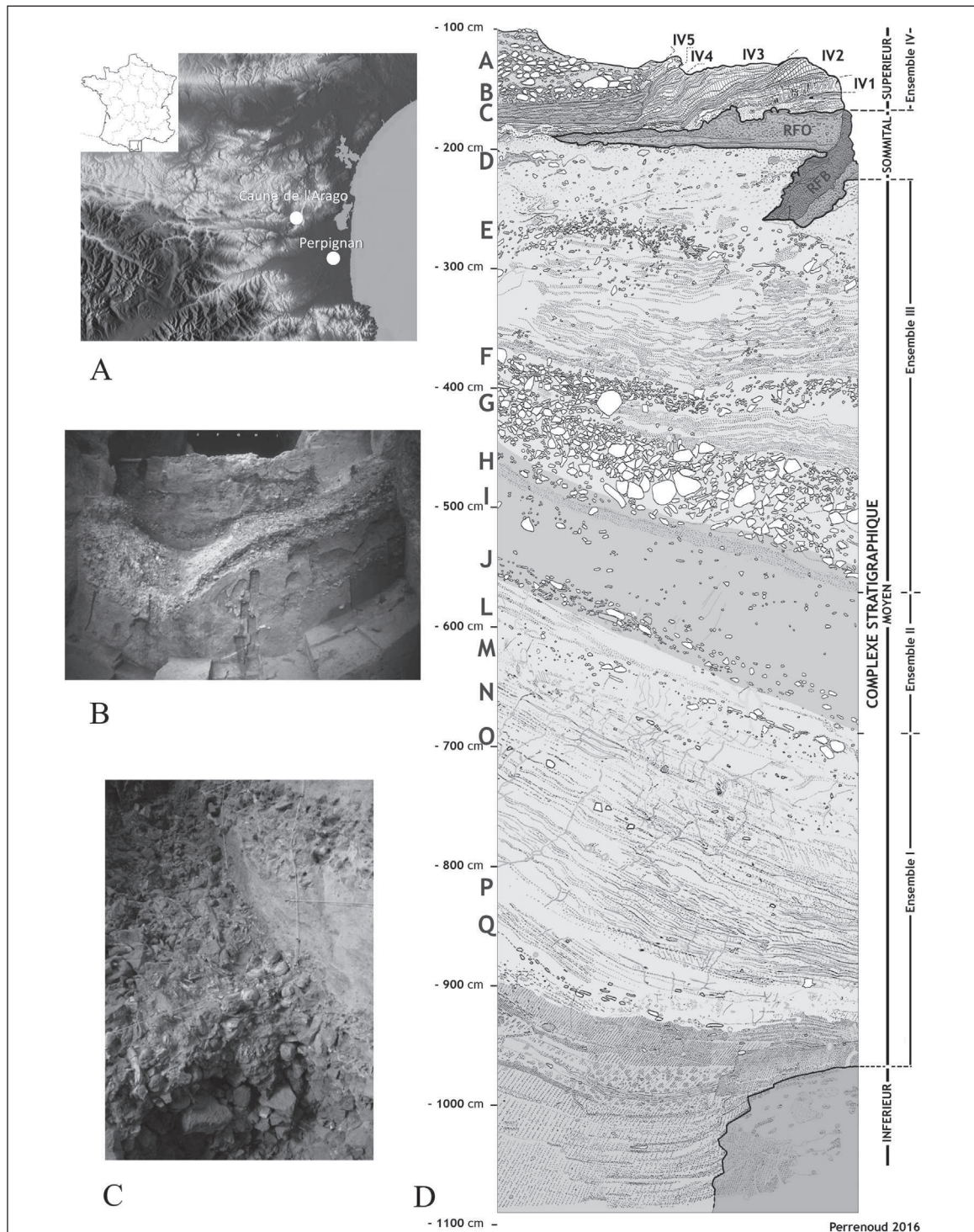


Fig. 1 : (A) Localisation de la Caune de l'Arago ; (B) Surface de l'Unité Archéostratigraphique (UA) G en cours de fouille (Cliché : D. Dainat) ; (C) UA G montrant la superposition des objets (Cliché C. Perrenoud) ; (D) Colonne stratigraphique synthétique de la Caune de l'Arago (C. Perrenoud) montrant la localisation de l'UA G au sein du remplissage fouillé jusqu'à présent.

Fig. 1: (A) Location of the Caune de l'Arago ; (B) Surface of the Archaeostratigraphic Unit (AU) G during the excavation (photo D. Dainat) ; (C) AU G showing the superimposition of the artefacts (photo C. Perrenoud) ; (D) Synthetic stratigraphic column of the Caune de l'Arago (C. Perrenoud) showing AU G location within the excavated sequence.

3 - MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le décompte des rongeurs des 4 sous-niveaux de l'UA G a été possible grâce à la base de données de l'EPCC de Tautavel (Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel). Les déterminations spécifiques des restes ont été successivement effectuées par Chalaine (1971), Desclaux (1992), Paunescu (2001) et

Hanquet (2011). Seul le matériel précisément attribué à un sous-niveau a été pris en compte, ce qui réduit à 997 le nombre de restes déterminés spécifiquement pour l'UA G, sur un total de 2419 éléments. Bien que l'échantillon soit considérablement réduit en termes de nombre de restes et de nombre minimum d'individus, il n'en demeure pas moins représentatif et diversifié. Nous avons par conséquent jugé opportun de tenter

d'appréhender l'évolution des paléoenvironnements de la base au sommet de l'UA G, sur la base de son interprétation archéostratigraphique. Les données sur l'écologie des espèces reconnues à la Caune de l'Arago et qui sont toujours existantes proviennent de Saint-Girons (1973), Chaline *et al.* (1974), Gromov & Poliakov (1977), Aulagnier *et al.* (2008). Pour les reconstitutions environnementales, trois méthodes sont employées : climatogrammes, Indice Taxonomique d'Habitat (ITH) et analyses multivariées.

Les climatogrammes prennent en compte les proportions relatives d'espèces de rongeurs en les regroupant dans des classes climato-écologiques selon leurs affinités. Cette méthode a été utilisée par différents auteurs (Chaline, 1983 ; Marquet, 1989 ; Desclaux & Defleur, 1997 ; Barroso *et al.*, 2006 ; Hanquet & Desclaux, 2011). D'après la composition de l'UA G, qui consiste en un entremêlement de dents, d'ossements, d'industries lithiques et de pierres au sein d'une matrice sédimentaire peu abondante, l'infiltration de restes de microvertébrés relève du possible. En outre, l'abondance relative d'un taxon peut être le résultat de divers processus taphonomiques et non le reflet strict des conditions environnementales (Andrews, 1990). Cette approche quantitative, qui consiste à prendre en considération l'abondance relative des espèces réparties au sein de diverses catégories climato-écologiques, permet toutefois de minimiser ces éventuels biais.

Nous avons pris en considération les différentes catégories climato-écologiques définies par Hanquet (2011) :

– Steppe froide arctique : *Dicrostonyx torquatus* ;

- Zone humide froide boréale : *Microtus oeconomus* ;
- Zone de steppe aride : *Microtus gregalis*, *Spermophilus* sp., *Pliomys lenki*, *Allocrietus bursae* ;
- Environnements rupicoles : *Marmota* sp., *Chionomys nivalis* ;
- Bordures d'eau à végétation dense : *Arvicola terrestris*, *Castor fiber* ;
- Prairies et milieux humides : *Microtus arvalis/agrestis*, *Microtus vaufreyi* ;
- Forêt tempérée : *Sciurus vulgaris*, *Glis glis*, *Eliomys quercinus*, *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus* sp. ;
- Milieu méditerranéen : *Iberomys mediterraneus*, *Hystrix* sp., *Pliomys episcopalis*

L'Indice Taxonomique d'Habitat (ITH ; Evans *et al.*, 1981 ; Andrews, 1990, 2006) est une approche prenant en compte uniquement la présence ou l'absence d'une espèce. Pour chaque espèce, une valeur totale de 1 est distribuée entre les différents habitats potentiels de celle-ci. Pour chaque type d'habitat est calculée la somme des indices donnés pour les espèces présentes par niveau, permettant ainsi de déterminer un habitat dominant. Les données écologiques des espèces sont celles définies par Hanquet (2011) et Lebreton *et al.* (2016) (tab. 1). Elles sont réparties au sein des habitats suivants :

- Steppe arctique (toundra) : biome composé d'une végétation herbacée sous climat sec et froid ;
- Forêt boréale : essentiellement constituée de conifères, sujette à un climat subarctique ;
- Steppe aride continentale : environnement ouvert, végétation xérophytique sous des conditions climatiques arides à semi-arides ;

	Sa	Fd	Sac	Pt	Er	Fd	Mm
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	1						
<i>Microtus oeconomus</i>	0,4	0,50		0,10			
<i>Allocrietus bursae</i>	0,25	0,15	0,50	0,05		0,05	
<i>Microtus gregalis</i>	0,45		0,35	0,20			
<i>Pliomys lenki</i>	0,15	0,05	0,35	0,15	0,10	0,15	0,05
<i>Pliomys episcopalis</i>			0,2		0,15	0,25	0,4
<i>Marmota</i> sp.			0,45	0,15	0,40		
<i>Chionomys nivalis</i>				0,15	0,60	0,10	0,15
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0,1	0,30	0,10	0,10	0,10	0,30	
<i>Apodemus</i> sp.			0,10	0,20		0,50	0,20
<i>Eliomys quercinus</i>					0,20	0,60	0,20
<i>Glis glis</i>					0,20	0,50	0,30
<i>A. cantiana/terrestris</i>		0,15		0,25	0,20	0,20	0,20
<i>Iberomys brecciensis</i>			0,20	0,10	0,10	0,10	0,50
<i>Microtus vaufreyi</i>			0,20		0,40	0,15	0,25
<i>Microtus agrestis</i>	0,05	0,10	0,05	0,30	0,15	0,20	0,15
<i>Microtus arvalis</i>	0,15	0,10	0,35	0,10	0,15	0,10	0,05
<i>Spermophilus</i> sp.			0,70	0,30			
<i>Castor fiber</i>		0,35		0,10	0,10	0,35	0,10
<i>Hystrix</i> sp.			0,45		0,10		0,45
<i>Sciurus</i> sp.		0,40			0,10	0,40	0,10

Tab. 1 : Indices taxonomiques d'habitats utilisés pour les taxons de rongeurs présents dans l'UA G. Sa : steppe arctique ; Fb : forêt boréale ; Sac : steppe aride continentale ; Pt : prairie tempérée ; Er : environnement rupicole ; Fd : forêts déciduales ; Mm : milieu méditerranéen.

Tab. 1 : Taxonomic Habitat Index used for the rodent species present in AU G. Sa : arctic steppe ; Fb : boreal forest ; Sac : arid continental steppe ; Pt : temperate grassland ; Er : rocky environment ; Fd : deciduous forest ; Mm : Mediterranean environment.

– Prairie tempérée : environnement ouvert, à végétation herbacée, sous un climat tempéré et des précipitations modérées.

Environnement rupicole : sol rocailleux avec une végétation rare et éparse ;

– Forêts déciduales : forêt composée majoritairement d'arbres décidus, sous climat tempéré et modérément humide ;

– Milieu méditerranéen : forêt sclérophylle méditerranéenne et broussailles, avec des étés chauds et secs et des hivers doux.

Les analyses multivariées sont souvent employées dans le but de caractériser les associations de micromammifères en fonction de leurs affinités écologiques et climatiques (Marquet, 1989 ; Denys, 1992 ; Desclaux, 1992 ; Chaline *et al.*, 1995 ; Abbassi, 1999 ; Paunescu, 2001 ; Hanquet, 2011 ; Lebreton *et al.*, 2016 ; Foury *et al.*, 2016). Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée avec le logiciel R 3.1.2 (avec le package FactomineR) avec les données non transformées (NMI) du tableau 2. C'est une analyse statistique qui permet de mettre en évidence, à partir de l'abondance de chaque taxon par niveaux archéologiques, les associations possibles entre les espèces de rongeurs et les différents niveaux archéologiques.

4- RÉSULTATS

Avec l'individualisation des sous-niveaux de l'UA G, on observe que la majorité des espèces est présente dans les 4 subdivisions. Cependant *Dicrostonyx torquatus* n'est représenté que dans les sous-niveaux G1 et G2, *Sciurus* sp. est présent dans G3 et G4, *Hystrix* sp. est observé

en G1 et G4 et *Clethrionomys glareolus* est rencontré uniquement en G3. Les différences notables se situent au niveau des proportions relatives des espèces, notamment avec une plus forte représentation de *Microtus gregalis* en G1 et G2 et une abondance plus conséquente d'*Iberomys mediterraneus* en G3 et G4 (tab. 2).

Pour les niveaux G1 et G2, les climatogrammes mettent en évidence une représentation importante des environnements ouverts (steppe aride continentale et prairie tempérée) (fig. 2). Les steppes arctiques, bien qu'en faible proportion, sont représentées dans les niveaux G1 et G2 comme on l'observe également dans tous les niveaux de l'ensemble III. Ce type de milieu n'est pas représenté en G3 et G4, ce qui implique une proportion plus faible des milieux ouverts. Les environnements de type « forêt tempérée » et « milieu méditerranéen » sont bien représentés dans G3 et G4, contrairement aux autres niveaux de l'ensemble III.

L'Indice Taxonomique d'Habitat (ITH) ne met pas en évidence d'importantes différences de proportion des biotopes. On peut cependant observer des variations entre différents niveaux, notamment pour les milieux septentrionaux au sein des niveaux de l'ensemble III. Ces environnements sont également bien marqués dans les niveaux G1 et G2, contrairement à G3 et G4 dans lesquels l'importance des milieux tempérés à tendance fermés est plus prononcée. Cette tendance est également observée dans les niveaux de l'ensemble II sous-jacent. Dans les niveaux de l'ensemble I, situés à la base de la séquence, les biotopes septentrionaux sont de nouveau bien représentés, en particulier pour le niveau K, mais diminuent dans le niveau P. Enfin les niveaux Q-R montrent une dominance marquée des paysages fermés sous climat tempéré (fig. 3).

	D	E	F	G1	G2	G3	G4	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q-R
<i>Sciurus</i> sp.	1	1	2			1	1	1									
<i>Marmota</i> sp.	1	6	1	1	1		1	1	1	1	1	1			2	2	
<i>Spermophilus</i> sp.	11	31	35	4	1		1	2	1	7	5	2	3	4	6	9	
<i>E. quercinus</i>	3	5	11	2	2	5	9	19	3	7	2	1	2	1		3	3
<i>G. glis</i>									2								
<i>Hystrix</i> sp.	3			1			1	1									
<i>C. fiber</i>	1		1	1	1	2	3	3	1	4							
<i>A. cantiana</i>	2	2	1	2		1		2	2	2	3	5	2	3	8	6	
<i>Ch. nivalis</i>	3		2					1					4		1	2	
<i>D. torquatus</i>	3	3	4	1	1						2						
<i>M. arvalis/agrestis</i>	25	28	71	3	4	5	6	37	7	30	15	10	17	9	17	35	10
<i>M. oeconomus</i>		1	1					4	1	7	6	9	18	14	41	21	
<i>M. gregalis</i>	93	141	213	5	12	6	6	69	13	84	99	106	186	189	420	253	
<i>I. mediterraneus</i>	39	32	38	4	10	22	62	190	8	55	7	3	8	3	8	58	3
<i>M. vaufreyi</i>	73	133	220	13	19	19	27	38	6	15	7	10	10	10	23	47	3
<i>Cl. glareolus</i>		1	1			1											
<i>P. episcopalis</i>																	2
<i>P. lenki</i>	32	83	192	10	18	21	29	81	14	59	43	39	63	84	177	127	15

Tab. 2 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces de rongeurs pour les différents niveaux de la Caune de l'Arago. A l'exception des sous-niveaux G1, G2, G3 et G4 les données proviennent de Hanquet (2011) et Lebreton *et al.* (2016). Pour le castor, les données proviennent de Lebreton *et al.* (2017).

Tab. 2: Minimum Number of Individuals (MNI) of rodent species for the different levels of the Caune de l'Arago. Except for G1, G2, G3 and G4, data come from Hanquet (2011) and Lebreton *et al.* (2016). For the beaver data come from Lebreton *et al.* (2017).

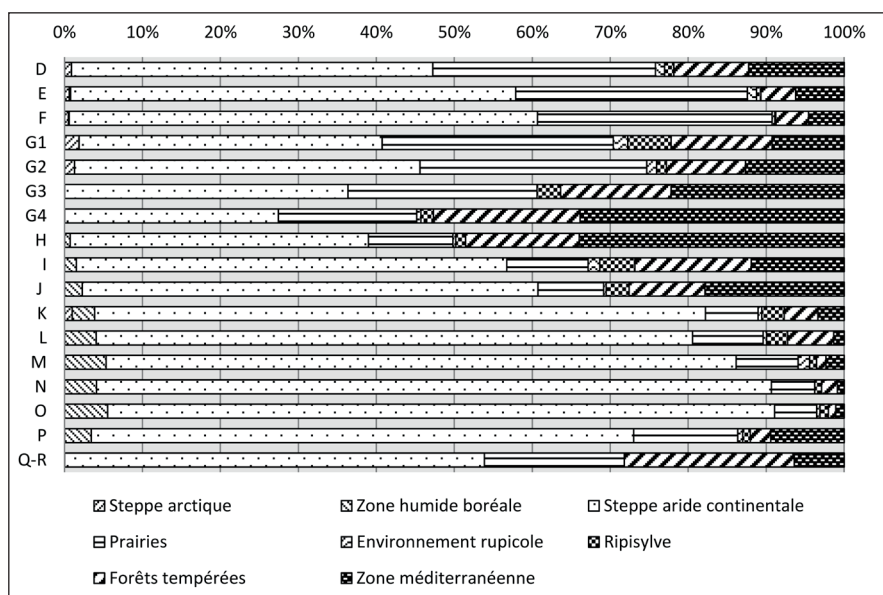


Fig. 2 : Climatogramme des différents niveaux de la Caune de l'Arago.
Fig. 2 : Climatogram of the different levels of the Caune de l'Arago.

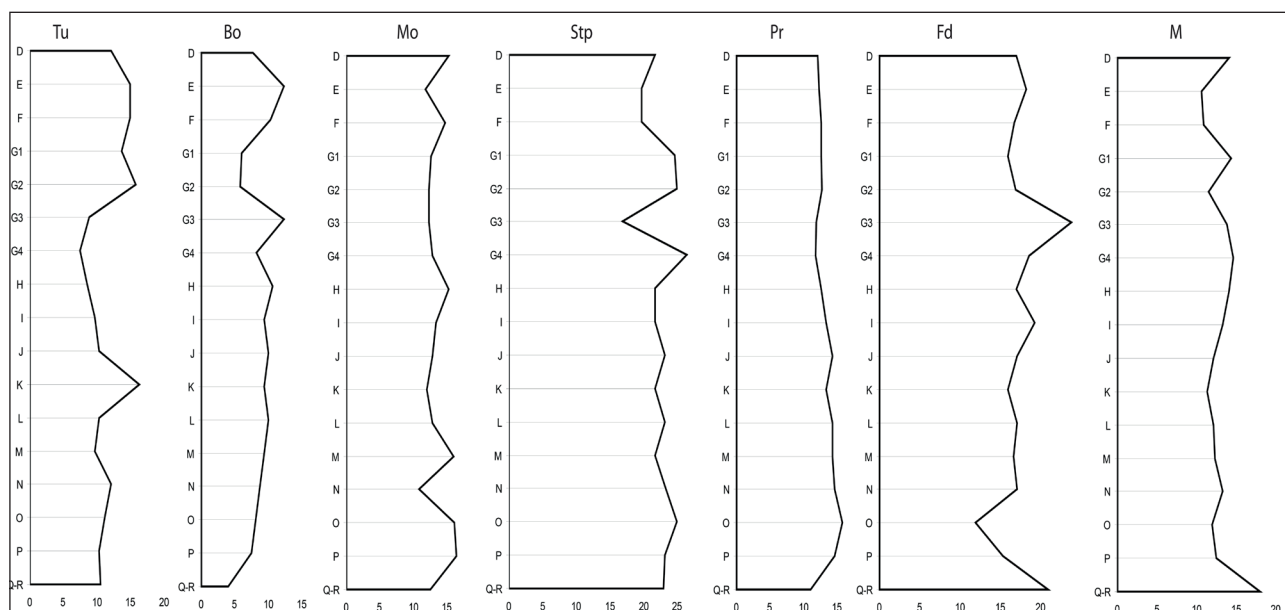


Fig. 3 : Indice Taxonomique d'Habitat des différents niveaux de la Caune de l'Arago.
Fig. 3 : Taxonomic Habitat Index of the different levels of the Caune de l'Arago.

L'Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) (fig. 4) oppose sur l'axe 1 (50,3 % de l'inertie) les espèces ayant des affinités avec les environnements ouverts sous climat froid et sec (*Microtus oeconomus*, *Microtus gregalis*, *Chionomys nivalis*) aux espèces inféodées à des environnements fermés sous climat tempéré (*Iberomys mediterraneus*, *Pliomys episcopalis*, *Glis glis*, *Apodemus* sp.). Les espèces contribuant le plus sur cet axe sont *Microtus gregalis* (33,5 %) et *Microtus oeconomus* (5,9 %) pour la partie négative, *Iberomys mediterraneus* (33,5 %) et *Apodemus* sp. (11 %) pour la partie positive. L'axe 2 (23,2 % de l'inertie) est plus difficile à interpréter, il ne semble pas y avoir de lien entre les différentes espèces qui s'y opposent.

Sur ce plan factoriel, on peut distinguer le rassemblement des niveaux par grand ensemble stratigraphique.

Néanmoins, on observe un rapprochement des sous-niveaux G3 et G4 avec les niveaux H, I et J (SIM 13) de l'ensemble II et les niveaux Q-R (de l'ensemble I (SIM 15 ou interstadière du SIM 14) qui sont tous attribués à un épisode tempéré. Les niveaux G1 et G2 sont quant à eux regroupés avec les autres niveaux de l'ensemble III (corrélés à une période froide contemporaine du SIM 12).

5- DISCUSSION

La méthode des climatogrammes met bien en exergue la particularité des sous-niveaux G3 et G4 par rapport aux autres niveaux de l'ensemble III, avec une représentation nettement conséquente des milieux de type « forêt

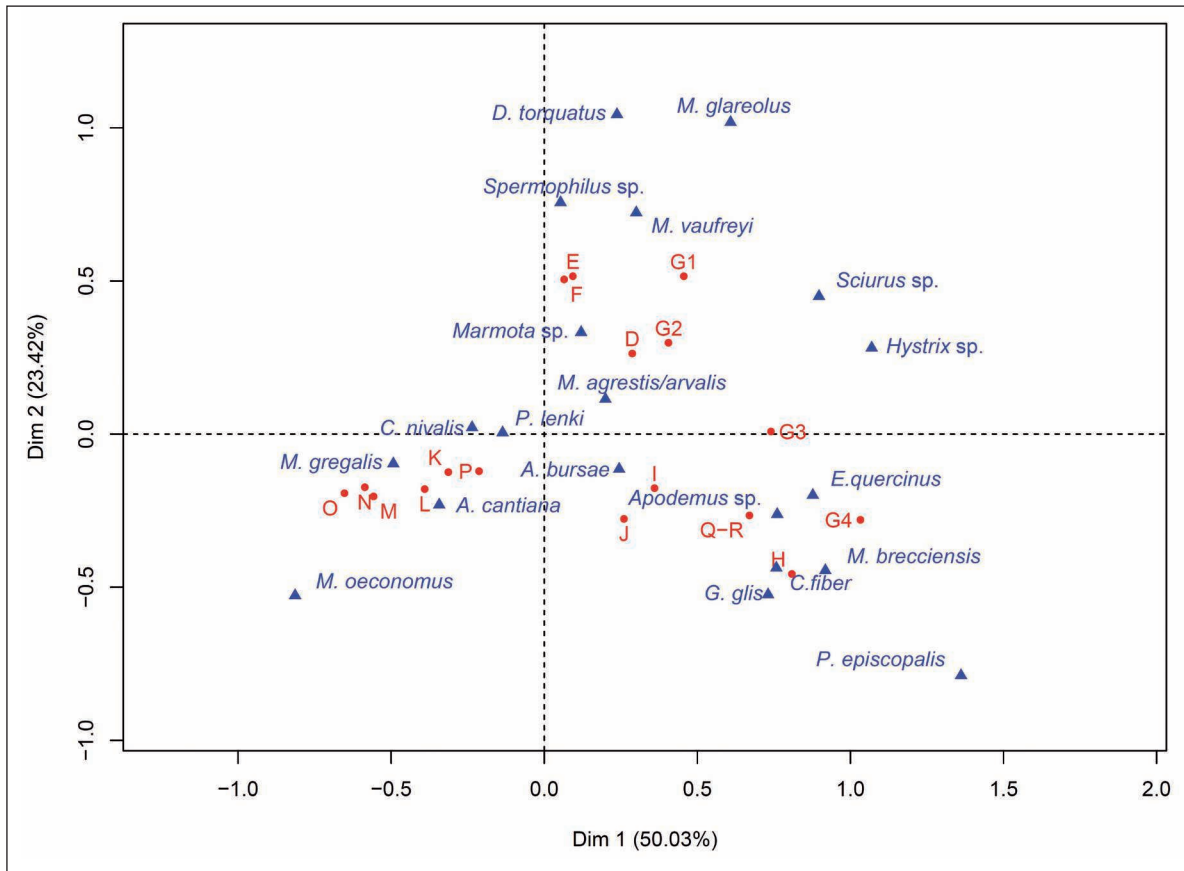


Fig. 4 : Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) entre les espèces de rongeurs et les niveaux de la Caune de l'Arago. L'axe 1 représente 50.26 % de l'inertie et l'axe 2 représente 23,25 % de l'inertie.

Fig. 4 : Factorial Analysis of Correspondence between rodent species and the levels of the Caune de l'Arago. Axis 1 represents 50.26 % of the inertia, axis 2 represents 23.25 % of the inertia.

tempérée ». Si ces milieux sont également bien observés pour les niveaux G1 et G2, il est toutefois nécessaire de prendre en compte la représentation des steppes arctiques, avec la présence de *Dicrostonyx torquatus* qui est, par contre, absent de G3 et G4. Ainsi, les sous-niveaux G1 et G2 donnent l'image d'un paysage en mosaïque sous un climat froid. Les sous-niveaux G3 et G4 renverraient plutôt à un climat tempéré et à un paysage fermé. Ces différences sont principalement liées d'une part à une proportion plus élevée d'*Iberomys mediterraneus* dans G3 et G4, et d'autre part à l'abondance plus importante de *Microtus gregalis* dans G1 et G2.

Une analyse taphonomique sur l'ensemble de l'UA G a déjà été réalisée mettant en évidence le rôle du grand-duc (*Bubo bubo*), qui est un prédateur éclectique (Desclaux et al., 2011). Une nouvelle analyse de ce type menée sur les différents niveaux de l'UA G serait également intéressante car elle permettrait de voir si les variations observées dans l'accumulation sont susceptibles d'avoir été induites par un biais de prédation. On notera cependant que les cortèges de grands mammifères montrent des variations de l'environnement similaire au sein de l'UA G (Lumley H. de, 2015), ce qui tend à minorer, voire à exclure, l'hypothèse d'un tel biais taphonomique.

Ainsi, quand bien même l'UA G est un dépôt particulier et sa subdivision délicate, le recours à la méthode quantitative des climatogrammes semble particulièrement adapté. Les résultats fournis par la méthode de l'in-

dice taxonomique d'habitat sont délicats à interpréter et ne mettent pas en évidence de façon nette des variations climatiques et environnementales au sein de l'UA G. Les steppes arides continentales sont bien marquées et dominent dans chacun des sous-niveaux de l'UA G, en raison notamment de la présence continue de *Microtus arvalis/agrestis*, *Spermophilus sp.* et *Allocricetus bursae* dans la quasi-totalité des sous-niveaux. Cependant, on peut observer que la toundra est bien marquée dans les sous-niveaux G1 et G2, en raison de la présence de *Dicrostonyx torquatus*. La représentation relativement élevée des milieux méditerranéens dans G1 par rapport au sous-niveau G2 est induite par la présence d'*Hystrix sp.* Cette espèce peut également expliquer la forte représentation des steppes arides continentales pour le niveau G4. Le niveau G3 est marqué par une forte proportion des forêts tempérées, principalement liée à la présence de *Clethrionomys glareolus* et de *Sciurus sp.* Une configuration similaire est observée au sein des sous-niveaux G3 et G4 (en relation avec la présence de *Sciurus sp.*).

L'AFC est nettement marquée par la forte inertie de l'axe 1 qui montre une opposition nette entre les espèces contribuant à sa partie négative (*Microtus gregalis* et *Microtus oeconomus*) et les espèces contribuant à sa partie positive (*Iberomys mediterraneus* et *Apodemus sp.*). L'axe 2 est plus délicat à interpréter. Une possibilité serait la présence d'un effet Guttman. En effet, la forme du nuage dans le plan défini par les axes 1 et 2

est sub-parabolique, indiquant que les deux facteurs sont susceptibles d'être liés par une relation du second degré (Blanc *et al.*, 1976 ; Hill & Gauch, 1980). Ainsi, l'opposition entre les espèces des milieux froids-ouverts et celles des milieux tempérés-fermés semble induite par un gradient de pluviométrie.

De fait, les sous-niveaux G3 et G4 se retrouvent dans la partie tempérée/fermée du gradient en association avec les niveaux de l'ensemble II corrélé au SIM 13 (H, I et J) et les niveaux Q-R (correspondant à une période tempérée: SIM 15 ou interstadienne du SIM 14). Les sous-niveaux G1 et G2 sont positionnés avec les autres niveaux de l'ensemble III (niveaux D, E et F attribués en l'occurrence au SIM 12), dans la partie médiane du gradient.

Du point de vue paléoenvironnemental les différentes méthodes utilisées mettent en évidence une différence entre G1/G2 et G3/G4. On notera cependant que la méthode quantitative de l'ITH suggère une plus grande homogénéité entre G1/G2 et G3/G4.

L'individualisation de quatre sous-niveaux (G1, G2, G3 et G4) a permis de mettre en évidence un gradient climatique de la base au sommet de l'unité archéostratigraphique G. Ainsi, le dépôt de l'UA G a commencé au cours d'une période climatique plutôt tempérée, (sous-niveaux G4 et G3) et s'est achevé au cours d'une période nettement plus froide (sous-niveaux G2 et G1). Compte tenu de la date de 438 ± 31 ka (Falguères *et al.*, *op. cit.*) proposée pour l'UA G, il est possible que le dépôt de l'UA G soit contemporain de la transition entre les SIM 13 et 12.

Si l'individualisation de quatre sous-niveaux a permis d'avoir une vision plus fine et plus précise de l'évolution du climat de la base au sommet de l'UA G, elle n'a pas cependant apporté de réponse quant à l'origine des communautés « non-analogues » observées en son sein. Il est par conséquent toujours difficile de les lier à une réalité paléocéologique (zone refuge, habitat n'ayant pas d'équivalent actuel, mixité des influences climatiques dans la région d'étude) et/ou à des facteurs taphonomiques (*time-averaging*, infiltration du matériel, individualisation des sous-niveaux).

6 - CONCLUSION

L'UA G ne correspond pas à un ensemble homogène. Les différentes analyses permettent de préciser une opposition entre son sommet (G1 et G2) qui évoque un environnement froid/ouvert, comparable aux niveaux attribués au SIM 12 (niveaux D, E et F) et sa base tempérée et humide (G3 et G4) qui présentant de fortes affinités avec les niveaux corrélés au SIM 13 (J, I et H). L'UA G, considérée jusqu'à présent comme un seul niveau homogène appartenant au SIM 12 serait ainsi susceptible d'être contemporaine de la transition entre le SIM 13 et le SIM 12. Des analyses taphonomiques devront cependant être menées pour confirmer cette hypothèse. Néanmoins, le fait que des variations similaires soient observées avec

les associations de grands mammifères permet de penser qu'elles sont induites par un véritable changement climatique et environnemental.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Aurélien Royer et un rapporteur anonyme pour leurs commentaires. Nous remercions également les différents acteurs travaillant pour la base de données de l'EPCC de Tautavel.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBASSI M., 1999** - *Les Rongeurs du Sud-est de la France et de Ligurie : Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 210 p.
- 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, 231 p.
- ANDREWS P., 2006** - Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **241** (3-4), 572-589.
- AULAGNIER S., HAFFNER P., MITCHELL-JONES A.J., MOUTOU F., ZIMA J., 2008** - *Guide des Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Delachaux et Niestlé, 271 p.
- BARROSO RUIZ C., DESCLAUX E., GALVEZ TORO J., ABBASSI M., 2006** - Les Rongeurs (Mammalia, Rodentia) quaternaires de la grotte du Boquete de Zafarraya (Malaga, Espagne). In C. Barroso Ruiz C. & H. de Lumley (eds.), *La grotte du Boquete de Zafarraya*, Junta de Andalucía & Consejería de Cultura, Séville, 927-978.
- BENNETT K.D., & PROVAN J., 2008** - What do we mean by "refugia"? *Quaternary Science Reviews*, **27**, 2449-2455.
- BLANC J.J., BLANC-VERNET L., LAURECA., LE CAMPION J., PASTOURET L., 1976** - Application paléocéologique de la méthode d'analyse factorielle en composantes principales : interprétations des microfossiles de foraminifères planctoniques quaternaires en Méditerranée. III. Les séquences paléoclimatiques. Conclusions générales. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **20**, 277-296.
- CHALINE J., 1971** - L'âge des Hominiens de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales), d'après l'étude des Rongeurs. *Compte-rendu de l'Académie des Sciences*. **272**, D, 1743-1746.
- CHALINE J., 1972** - *Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie)*. Cahiers de Paléontologie, CNRS Editions., Paris, 410 p.
- 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., BAUDVIN H., JAMMOT D., SAINT-GIRONS M.C., 1974** - *Les proies des rapaces (petits Mammifères et leur environnement)*. Doin éditions, Paris, 141 p.
- CHALINE J., BRUNET-LECOMTE P., CAMPY M., 1995** - The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for palaeoclimatic and palaeoecological reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **117**, 229-252.
- DENYS C., 1992** - Les analyses multivariées : une aide à l'interprétation des paléoenvironnements. L'exemple des rongeurs Plio-Pléistocènes d'Afrique australe. *Geobios, Mémoire Spécial*, **14**, 209-217.
- DENYS C., 1997** - Rodent faunal lists in karstic and open-air sites of Africa: an attempt to evaluate predation and fossilisation biases on paleodiversity. *Cuadernos de geología ibérica*, **23**, 73-94.
- DESCLAUX E., 1992** - *Les petits vertébrés de la Caune de l'Arago. Paléontologie, paléocéologie et taphonomie*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 444 p.
- DESCLAUX E. & DEFLEUR A., 1997** - Etude préliminaire des micromammifères de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche, France). Systématique, biostratigraphie et paléocéologie. *Quaternaire*, **8** (2-3), 213-223.

- 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*. BAR International Series, **2269**, 110-118.
- EVANS E.M.N., VAN COUVERING J.H., ANDREWS P., 1981** - Palaeoecology of Miocene sites in western Kenya. *Journal of Human Evolution*, **10**, 35-48.
- FALGUÈRES C., SHAO Q., HAN F., BAHAIN J.J., RICHARD M., PERRENOUD C., MOIGNE A.M., LUMLEY H. de, 2015** - New ESR and U-series dating at Caune de l'Arago, France: A key-site for European Middle Pleistocene, *Quaternary Geochronology*, **30**, 547-553.
- FONS R., LIBOIS R., SAINT-GIRONS M.C., 1980** - Les micromammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. *Vie et Milieu*, **30** (3), 285-299.
- 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** (1), 55-79.
- FÜRSICH F.T., & ABERHAN M., 1990** - Significance of time-averaging for paleocommunity analysis. *Lethaia*, **23**, 143-152.
- GRAHAM R.W., 1985** - Response of mammalian communities to environmental changes during the Late Quaternary. In Diamond & Case (eds.), *Community ecology*, Harper and Row Publishers, New York, 300-313.
- GROMOV I. M., & POLIAKOV I. Y., 1977** - Polevki (*Microtinae*). Fauna SSSR, Mlekopitayushchie. Nauka, Moskva – Leningrad, **3** (8), 504 p.
- GUTHRIE D., & VAN KOLFSCHOTEN T., 2000** - Neither warm and moist, nor cold and arid, the ecology of the Mid Upper Palaeolithic. In W. Roebroeks, M. Mussi, J. Svoboda & K. Fennema (eds.), *Hunters of the Golden Age: the Mid Upper Palaeolithic of Eurasia 30,000-20,000 BP*, Leiden, Analecta Praehistorica Leidensia, **31**, 13-20.
- HANQUET C., 2011** - *Evolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après les faunes de micromammifères*. Thèse de Doctorat, Université Paul Valéry - Montpellier III, Montpellier, 446 p.
- HANQUET C., DESCLAUX E., 2011** - Analyse paléocéologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire*, **22** (1), 2011, 35-45.
- HILL M.O., & GAUCH JR., 1980** - Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, **42**, 47-58.
- LEBRETON L., DESCLAUX E., HANQUET C., MOIGNE A.M., PERRENOUD C., 2016** - Environmental context of the Caune de l'Arago Acheulean occupations (Tautavel, France), new insights from microvertebrates in Q-R levels. *Quaternary International*, **411**, 182-192.
- LEBRETON L., MOIGNE A.M., FILOUX A., PERRENOUD C., 2017** - A specific small game exploitation for Lower Palaeolithic: the Beaver (*Castor fiber*) exploitation at the Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales, France). *Journal of Archaeological Science: report*, **11**, 53-58.
- LUMLEY H. de, 2015** - *Caune de l'Arago, Tautavel-en-Roussillon, Pyrénées-Orientales, France : Individualisation des unités archéostratigraphiques*. Tome VI. CNRS Editions, Paris, 642 p.
- LUMLEY H. de, FOURNIER A., PARK Y.C., YOKOYAMA Y., DEMOUY A., 1984** - Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie*, **88** (1), 5-18.
- LUMLEY M.A. de, 2015** - L'homme de Tautavel. Un *Homo erectus* européen évolué. *Homo erectus tautavelensis*. *L'Anthropologie*, **119**, 303-348.
- MARQUET J.C., 1989** - *Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Dijon, 636 p.
- PAUNESCU A.C., 2001** - *Les Rongeurs du Pléistocène Inférieur et Moyen de trois grottes du sud-est de la France (Vallonnet, Caune de l'Arago, Baume Bonne)*. Implications systématiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales. Thèse de Doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 514 p.
- ROYER A., 2014** - Intérêts de l'utilisation des décapages lors des fouilles archéologiques pour l'étude des restes de petits vertébrés. *PALEO*, **25**, 277-286.
- 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.
- SAINT-GIRONS M.C., 1973** - *Les Mammifères de France et du Bénélux*. Doin éditions, Paris, 481 p.
- STEWART J.R., LISTER A.M., BARNES I., DALÉN L., 2010** - Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **277**, 661-671.