

L'APPORT DE LA BIOGEOCHIMIE ISOTOPIQUE A LA CONNAISSANCE DES COMPORTEMENTS DE SUBSISTANCE DES CHASSEURS CUEILLEURS ANCIENS

Hervé BOCHERENS¹

RESUME

Les abondances isotopiques naturelles en carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et en azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) du collagène osseux et dentaire sont liées à celles de la fraction protéique de la nourriture des animaux et des humains, tandis que les abondances isotopiques en carbone de la phase minérale (carbonate hydroxylapatite) sont liées à celles de la nourriture globale. Ce marquage isotopique naturel permet de quantifier dans les populations actuelles la consommation de ressources alimentaires dont les abondances isotopiques naturelles sont bien caractérisées telles que : végétaux à photosynthèse en C3 (fruits, légumes, graminées de milieux tempérés), viande, fruits de mer, poisson (marin ou d'eau douce), végétaux à photosynthèse en C4 (graminées de milieux tropicaux, telles que maïs, sorgho). Pour pouvoir appliquer cette méthodologie aux chasseurs-cueilleurs anciens, il faut identifier des sources alimentaires distinguables isotopiquement, et il est indispensable de s'assurer de la conservation des abondances isotopiques originelles dans le collagène et la carbonate hydroxylapatite des os et des dents fossiles. L'examen de la conservation des abondances isotopiques originelles dans le collagène extrait de restes fossiles est fait, d'une part, en contrôlant la pureté biochimique de la matière organique extraite et, d'autre part, en vérifiant que les différences isotopiques entre espèces herbivores et carnivores, et entre collagène osseux et dentaire, du site étudié sont comparables à celles observées dans les environnements actuels. Des cas de bonne conservation isotopique du collagène ont été reconnus pour des sites d'au moins 100 000 ans en milieu tempéré et arctique. Les abondances isotopiques du carbone sont bien conservées dans l'émail pendant plusieurs millions d'années. Des exemples et les perspectives d'applications à la connaissance des comportements de subsistance des chasseurs-cueilleurs anciens sont présentés.

ABSTRACT

Natural isotopic abundances in carbon ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) and in nitrogen ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of bone and tooth collagen are linked to those of the proteic fraction of animal and human diets, whereas isotopic abundances in carbon of the mineral phase (carbonate hydroxylapatite) are linked to those of the whole diet. Through this natural isotopic marking, it is possible to quantify in recent human populations

¹ Laboratoire de Biochimie isotopique, Université P. et M. Curie, case 120, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05.

the consumption of dietary resources with well-characterized isotopic compositions, such as: C3-plant material (fruits, vegetables, grasses from temperate environments), meat, seafood, freshwater or marine fish, C4-plant material (grasses from tropical environments such as corn and sorgho). In order to be able to use this approach to study the alimentation of ancient hunter gatherers, it is necessary to identify isotopically distinguishable dietary resources, and it is essential to make sure that the original isotopic abundances of fossil collagen and carbonate hydroxylapatite are preserved. Checking the preservation of original isotopic abundances in extracted collagen is performed by controlling the biochemical purity of the organic matter extracted from fossil bones, and by checking that the isotopic differences observed in modern environments between herbivorous and carnivorous species, and between bone and dentine collagen, are measured in fossil samples. Sites with a good isotopic preservation of collagen older than 100,000 years have been recognized in temperate and arctic environments. Isotopic abundances are well in enamel for several million years. Examples and perspectives of applications to the knowledge of the alimentation of ancient hunter gatherers are presented.

INTRODUCTION

Les archéologues et paléanthropologues ont utilisé traditionnellement les restes osseux, les fragments de plantes et les artefacts pour reconstituer les régimes alimentaires des chasseurs-cueilleurs préhistoriques. Cependant, l'enregistrement archéologique est biaisé en défaveur des restes périssables; en effet, les ossements sont souvent bien conservés alors que les plantes ne le sont généralement pas. De plus, les restes fauniques retrouvés lors des fouilles ne représentent souvent que la consommation de la période d'occupation du site étudié, souvent courté et saisonnière pour des chasseurs-cueilleurs (Tauber, 1981). De ce fait, les restes alimentaires ne sont jamais conservés en proportions qui reflètent précisément leurs proportions dans l'alimentation (Ambrose, 1993). Ainsi, seules des reconstitutions qualitatives sont possibles à partir des données provenant des artefacts et des restes de nourriture. Or, des reconstitutions quantitatives seraient nécessaires pour aborder des problèmes tels que l'intégration des populations de chasseurs-cueilleurs dans leur environnement, leur paléodémographie, etc.

Les ossements et les dents d'animaux et d'humains enregistrent dans leur composition chimique l'origine des matériaux à partir desquels ils sont synthétisés et les conditions dans lesquelles ils se forment. En particulier, les teneurs en isotopes stables du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de ces tissus sont sous la dépendance de facteurs tels que la nourriture et les conditions environnementales, et sont donc directement liées au comportement de subsistance (synthèses dans van der Merwe, 1982; DeNiro, 1987; Keegan, 1989; Ambrose, 1993; Koch *et al.*, 1994). Les os et les dents fossiles peuvent donc fournir des informations sur les comportements de subsistance de populations anciennes, à condition que la diagenèse, c'est-à-dire l'ensemble des transformations subies par ces tissus après la mort des individus, ne perturbe pas le signal enregistré du vivant des individus.

Les conditions suivantes doivent donc être remplies pour pouvoir utiliser les teneurs isotopiques des os et des dents fossiles pour reconstituer les comportements de subsistance des chasseurs-cueilleurs anciens. Il faut tout d'abord que des sources de nourriture possibles soient isotopiquement distinguables. Ensuite, il faut que les mécanismes d'enregistrement des paramètres du mode de vie de l'organisme étudié par la composition isotopique de ses tissus fossilisables soient bien connus. Enfin, il faut que cet enregistrement isotopique ne soit pas altéré au cours de la fossilisation des os et des dents. Nous allons voir dans quelle mesure le collagène et la carbonate hydroxylapatite d'os et de dents fossiles peuvent répondre à ces exigences, illustrer cette approche par des exemples pris chez des populations de chasseurs-cueilleurs anciennes et examiner des perspectives de développement de ce type d'approche.

DISTINCTION DE SOURCES DE NOURRITURE PAR LEURS TENEURS EN ISOTOPES STABLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE

Principes de la biogéochimie isotopique

Les éléments chimiques carbone et azote présentent chacun deux isotopes stables, de masses atomiques légèrement différentes (tab. 1). Bien que présentant des propriétés chimiques globalement identiques, les isotopes d'un même élément se distinguent par de faibles différences de comportement au cours des réactions chimiques dues aux différences de masse de leur noyau. Le déroulement d'une réaction physique, chimique ou biochimique faisant intervenir un mélange de molécules contenant l'un ou l'autre des isotopes d'un même élément provoque la réaction préférentiellement avec un type d'isotope, il en résulte un fractionnement isotopique. Le produit de la réaction n'a donc pas la même teneur dans l'isotope étudié que le substrat de départ. La spectrométrie de masse permet de mesurer des enrichissements ou des appauvrissements isotopiques de très faible amplitude, grâce à la comparaison avec des références définies internationalement, permettant ainsi de distinguer des échantillons par leur origine ou leurs mécanismes de formation. La notation isotopique "delta" (δ) suivante est utilisée pour exprimer les teneurs isotopiques mesurées :

$$\delta^{EX} = (R_{\text{échantillon}}/R_{\text{référence}} - 1) \cdot 1000 (\%)$$
 où X désigne C ou N, E désigne ^{13}C ou ^{15}N respectivement, et R correspond aux rapports isotopiques $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ respectivement. Une valeur positive de δ^{EX} correspond au cas où l'échantillon est enrichi en isotope lourd par rapport à la référence, tandis qu'une valeur négative de δ^{EX} exprime au contraire le cas où l'échantillon est appauvri en isotope lourd par rapport à la référence.

$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique d'un animal pris dans son ensemble présentent un enrichissement faible (0-1 ‰) par rapport à celles de sa nourriture (DeNiro et Epstein, 1978). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des animaux présents dans un écosystème sont donc liées à celles des plantes à la base des réseaux

trophiques. On observe une grande variabilité dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes, cette variabilité est due à trois facteurs principaux : les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des sources de carbone inorganique, les voies métaboliques utilisées pour la fixation du carbone inorganique et les conditions environnementales. En milieu terrestre, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes montrent une répartition bimodale très nette (Deines, 1980). Ces deux modes correspondent aux 2 grands types de photosynthèses des plantes terrestres, la photosynthèse dite "en C3" et la photosynthèse dite "en C4". La valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes en C3 est de $-27,1 \text{ ‰} \pm 2,0 \text{ ‰}$ tandis que pour les plantes en C4, cette valeur moyenne est de $-13,1 \text{ ‰} \pm 1,2 \text{ ‰}$ (O'Leary, 1981). Les plantes en C3 correspondent à tous les arbres et à toutes les plantes de milieux tempérés et froids, dont la phase de croissance se situe pendant la saison fraîche ; les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces plantes varient de -34 à -20 ‰ . Les plantes en C4 sont des plantes herbacées de milieu tropical chaud et sec, où la saison de croissance est la saison chaude (on peut citer parmi les plantes en C4 d'utilisation alimentaire le maïs, la canne à sucre et le sorgho) et leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont peu variables autour de -13 ‰ . Il existe un troisième type de photosynthèse moins répandu, la photosynthèse de type CAM (Crassulacean Acid Metabolism). Ces plantes CAM couvrent tout le spectre de variation isotopique des plantes en C3 et des plantes en C4, mais sous forme d'une répartition bimodale centrée sur les valeurs modales des plantes en C3 et en C4, qui s'explique par le fait que les plantes CAM utilisent alternativement les 2 types de photosynthèses en fonction des circonstances (O'Leary, 1981). Ce type photosynthétique se retrouve chez certaines plantes épiphytes ou succulentes (un exemple de plante CAM alimentaire est l'ananas). Les plantes terrestres utilisent comme source de carbone inorganique le CO_2 atmosphérique, dont la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ moyenne est de $-7,8 \text{ ‰}$. Cette valeur subit des fluctuations dans le temps et dans l'espace. Elle ne cesse de diminuer depuis 1850 en raison des apports croissants de CO_2 d'origine industrielle et de la déforestation, dont la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ est d'environ -25 ‰ . Ainsi, la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 atmosphérique est passée d'environ $-6,5 \text{ ‰}$ en 1850 à $-6,7 \text{ ‰}$ en 1956, et $-7,8 \text{ ‰}$ en 1989 (Marino et McElroy, 1991). Sous une canopée fermée, le CO_2 provenant de la respiration et de la dégradation des matières organiques provoque localement une baisse des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, et donc des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sensiblement plus basses pour les plantes de sous-bois, de l'ordre de -28 à -35 ‰ , que pour les plantes du haut de la canopée ou de milieu ouvert (Van der Merwe et Medina, 1991). Les plantes marines, qui utilisent essentiellement du bicarbonate dissous dont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont proches de 0 ‰ , présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de l'ordre -20 ‰ .

$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$

L'azote se trouve essentiellement dans les protéines des organismes. Contrairement au cas du carbone, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des organismes sont nettement plus élevées que celles de leur nourriture (DeNiro et Epstein, 1981). Elles augmentent donc à chaque niveau trophique, et ce, dans tous les écosystèmes (Minagawa et Wada, 1984; Schoeninger et DeNiro, 1984). L'augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ est d'environ 4 ‰ entre un niveau

trophique donné et le suivant. Ainsi, la différence observée entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de collagène de mammifères herbivores et carnivores dans un même écosystème varie de 3 ‰ (Schwarcz, 1991) à 5,7 ‰ (Ambrose et DeNiro, 1986). La gamme des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus fréquemment mesurées en milieu terrestre est de 2 à 7 ‰ pour les herbivores et de 7 à 12 ‰ pour les carnivores terrestres, et de 12 à 20 ‰ pour les vertébrés marins. L'influence de conditions écologiques locales sur les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ empêche de donner des gammes exactes de variations en fonction du niveau trophique d'un animal; en effet, des facteurs tels que l'aridité et l'acidité des sols, provoquent des changements localement importants des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des animaux et des humains. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène d'une espèce d'herbivore donnée sont significativement plus élevées pour des individus vivant en zone aride que pour ceux vivant en zone humide, sans que les plantes ne montrent de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ différentes (Ambrose et DeNiro, 1986; Heaton *et al.*, 1986; Sealy *et al.*, 1987). Cet effet est probablement dû à un stress hydrique et/ou nutritionnel qui entraîne un recyclage de l'azote dans l'organisme des herbivores, accompagné d'un enrichissement en ^{15}N d'autant plus élevé que le stress est important (Ambrose, 1991). Cet effet peut interférer avec la détermination du niveau trophique, mais peut également apporter une information supplémentaire sur les conditions environnementales. Par ailleurs, des conditions locales peuvent entraîner des variations importantes des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des plantes à la base des chaînes alimentaires, et donc un décalage de toute la chaîne alimentaire qui en dépend. Par exemple, les plantes de la forêt de Dourdan, au sud de Paris, présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ très négatives, probablement à cause de l'acidité des sols, et ces valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de plantes très basses se répercutent sur celles des chevreuils qui s'en nourrissent, et qui présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de collagène aussi basses que -3 ‰ (Rodière *et al.*, 1996).

Ainsi, différentes sources de nourriture peuvent être distinguées isotopiquement par leurs teneurs en ^{13}C et en ^{15}N (fig. 1). Cependant, une interprétation n'est possible que dans un cadre écologique bien déterminé.

ENREGISTREMENTS ISOTOPIQUES DANS LES TISSUS FOSSILISABLES

A l'intérieur d'un organisme, les différentes fractions biochimiques présentent des différences importantes les unes par rapport aux autres. Ainsi, les glucides présentent à peu près la même composition isotopique en carbone que la nourriture prise dans son ensemble, les lipides sont appauvris en ^{13}C d'environ 4 ‰ et les protéines sont enrichies en ^{13}C d'environ 2 ‰ par rapport à la nourriture globale (DeNiro et Epstein, 1978). La conservation de tissus mous est exceptionnelle; on peut cependant citer les cas d'études isotopiques sur des cheveux de momifications naturelles (Aufderheide *et al.*, 1994) et sur des tissus mous momifiés de mammifères pléistocènes d'Alaska (Bombin et Muhlenbachs, 1985) et de Sibérie (Bocherens *et al.*, 1996). Les études sur du matériel ancien portent donc essentiellement sur le collagène, qui est la protéine prépondérante dans l'os et la dentine, et sur la carbonate hydroxylapatite, qui constitue la phase

minérale de l'os, de la dentine et de l'émail. Le collagène présente un enrichissement systématique en ^{13}C d'environ 5 ‰ par rapport à la moyenne du corps chez les grands mammifères (fig. 2; Vogel, 1978; Van der Merwe et Vogel, 1983), et il a la même teneur en ^{15}N que le corps pris dans son ensemble (fig. 3). Quant au carbonate de la phase minérale, il est en équilibre avec le bicarbonate sanguin, lui-même issu de la respiration cellulaire. Sa teneur est donc liée au type de substrat du métabolisme énergétique de l'animal considéré, en général les glucides chez les herbivores, et les lipides chez les carnivores. Ceci entraîne donc des différences de fractionnement isotopique chez les herbivores et les carnivores dans une même chaîne alimentaire (fig. 2; Krueger et Sullivan, 1984; Lee-Thorp, 1989; Bocherens et Mariotti, 1992). Ainsi, la combinaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène osseux permet de replacer un animal dans sa chaîne alimentaire (terrestre ou marine) et de le placer à son niveau trophique. Un exemple est présenté pour le milieu arctique actuel (fig. 4).

Dans des tissus formés à différentes périodes de la vie d'un individu peuvent s'enregistrer des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ différentes si des changements de régime alimentaire ont eu lieu entre-temps. Un tel changement se produit systématiquement chez les mammifères au moment du sevrage, qui se traduit par le passage d'un régime alimentaire lacté (dont les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont plus élevées d'environ 3 ‰ par rapport à la nourriture de la mère), au régime alimentaire adulte, isotopiquement similaire à celui de la mère (Fogel *et al.*, 1989). Ce changement de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ peut se suivre sur les tissus d'individus d'âges différents d'une espèce de mammifère donnée. Ce phénomène se traduit par l'enrichissement en ^{15}N du collagène de dentine par rapport au collagène osseux chez les espèces de mammifères dont les dents ont commencé leur croissance avant la fin du sevrage (Bocherens *et al.*, 1994). Au contraire, les os, qui continuent leur croissance ou au moins renouvellent leur matière organique en permanence au cours de la suite de la vie de l'individu, reflètent dans leurs teneurs isotopiques la période la plus récente de la vie de l'individu. Cette différence entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la dentine et de l'os d'un même individu pourra être utilisée pour vérifier la conservation des signaux isotopiques dans les échantillons anciens (Bocherens, 1995a). Des différences isotopiques peuvent également s'enregistrer sur les teneurs isotopiques du collagène et de la phase minérale de différentes dents d'un animal qui a subi des changements d'environnement au cours de sa vie (Bocherens, travaux en cours).

CONSERVATION DES SIGNATURES ISOTOPIQUES AU COURS DE LA DIAGENÈSE

À la mort d'un animal, les éléments de son squelette échappent au contrôle physiologique pour se trouver en interaction avec les conditions physiques, chimiques et biologiques du milieu extérieur. Dans la plupart des cas, cette situation aboutit à une destruction totale du squelette au bout de quelques années, et au recyclage de ses éléments chimiques dans les cycles biogéochimiques de la matière. Dans quelques cas exceptionnels, certains éléments squelettiques voient leur destruction fortement ralentie, et peuvent

même se trouver stabilisés dans de nouvelles conditions physico-chimiques et donner naissance à un reste osseux archéologique ou à un fossile. Ce passage de l'os de la biosphère à la lithosphère s'accompagne de transformations de sa structure et de sa composition.

Ces changements peuvent provoquer des altérations des paramètres chimiques liés au régime alimentaire de l'animal, tels que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène de l'os ainsi que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la carbonate hydroxylapatite de l'os. La connaissance et la détection de ces éventuelles transformations sont cruciales pour savoir si les teneurs isotopiques mesurées sur un os fossile reflètent bien celles enregistrées par l'individu vivant. Deux approches complémentaires permettent de vérifier si le signal mesuré est bien d'origine biologique : (1) la purification d'une phase biologique au sein du fossile, (2) la vérification d'écart isotopiques similaires entre des individus actuels et fossiles des mêmes groupes.

PURIFICATION DE PHASES BIOLOGIQUES

Les techniques d'extraction du collagène permettent une purification du collagène par solubilisation différentielle des différentes fractions d'un os fossile dans différentes solutions chimiques. Le collagène natif est une molécule relativement insoluble à froid. Un os fossile contient en plus de l'éventuel collagène résiduel, souvent altéré, d'autres matières organiques telles que des acides humiques, et une phase minérale constituée de carbonate hydroxylapatite et d'éventuels minéraux transportés ou précipités dans la porosité de l'os, tels que des argiles ou de la calcite. L'élimination de ces phases se fait par traitement par une solution d'acide chlorhydrique (HCl) plus ou moins concentrée, suivi du passage dans une solution basique pour éliminer les acides humiques, puis gélatinisation (Longin, 1971; Bocherens *et al.*, 1991a), ou par action prolongée de l'EDTA, produit chélatant du calcium (Tuross *et al.*, 1988). La première technique est plus rapide et n'apporte pas de contamination organique, mais elle détruit parfois le collagène fragilisé. La seconde technique est plus douce (pH neutre), mais elle est nettement plus longue et nécessite des rinçages soigneux en raison de l'apport de carbone lors de l'extraction. Avec les techniques d'analyse les plus fines disponibles à l'heure actuelle, la masse de collagène nécessaire pour la mesure des teneurs isotopiques en carbone et en azote est inférieure à 1 mg, ce qui correspond en général à une quantité d'os fossile comprise entre 100 mg et 1 g. La vérification de l'intégrité biochimique du collagène peut se faire en vérifiant que la composition en acides aminés du "collagène" extrait correspond bien à celle de collagène frais. Si la composition en acides aminés est changée, il y a de grands risques de changement de la composition isotopique, car les abondances isotopiques des différents acides aminés individuels du collagène sont très variables (Hare *et al.*, 1991), et la contamination par des sources exogènes est également possible dans un tel cas. En routine, cette vérification est faite par la mesure des teneurs en carbone et azote du "collagène", et du rapport C/N. Ce rapport C/N varie peu dans le collagène (2,9 à 3,6) et une telle mesure a été proposée comme marqueur d'altération biochimique (DeNiro, 1985). Il est préférable de vérifier également les teneurs en C et N de l'échantillon, pour

vérifier qu'il n'est pas contaminé par des fractions minérales qui peuvent piéger de petites quantités de matières organiques dont les abondances isotopiques sont parfois très différentes de celles de l'échantillon.

Les techniques de purification de la carbonate hydroxylapatite consistent à éliminer les matières organiques et les éventuels carbonates diagénétiques éventuellement déposés dans les porosités du tissu osseux et dentaire. Différents prétraitements à base d'hypochlorite de sodium et d'acide acétique ont été proposés pour aboutir à ce résultat (Lee-Thorp, 1989; Bocherens *et al.*, 1991b). Une fois la carbonate hydroxylapatite purifiée, l'extraction et la purification du CO₂ se fait par une attaque à l'acide orthophosphorique à une température bien déterminée (en général, 50 °c) suivie d'un piégeage sélectif du CO₂ par distillation cryogénique.

VERIFICATIONS DE LA CONSERVATION DE SIGNAUX ISOTOPIQUES BIOLOGIQUES

Pour être sûr des teneurs isotopiques mesurées sur les fractions purifiées à partir des restes fossiles, il est nécessaire de vérifier sur des échantillons dont l'écologie et le régime alimentaire sont connus que les teneurs isotopiques n'ont pas été modifiées par rapport à des équivalents actuels. Un premier test possible est la comparaison des compositions isotopiques d'espèces herbivores et carnivores, par exemple dans des sites paléolithiques d'Eurasie. Des exemples pris sur les sites de Kent's Cavern (fig. 5a; Bocherens *et al.*, 1995b) et de Marillac (fig. 5b; Fizet *et al.*, 1995) illustrent cette approche. Une autre comparaison possible est celle des compositions isotopiques du collagène osseux et dentaire de mêmes individus, pour des espèces où le sevrage s'effectue au cours des périodes de croissance des dents et dont les dents ne sont pas à croissance prolongée (fig. 6; Bocherens *et al.*, 1994, 1995b). Dans le cas de la carbonate hydroxylapatite, en milieu tropical, la vérification de la conservation des teneurs isotopiques de la carbonate hydroxylapatite peut se faire en vérifiant que les différences entre mangeurs d'herbes (C4) et mangeurs de feuilles (C3), définies par leur morphologie dentaire, se retrouvent bien dans leurs teneurs isotopiques en carbone (Lee-Thorp *et al.*, 1989; Quade *et al.*, 1992). En milieu tempérés et froids, il est possible de vérifier que les différences entre herbivores et carnivores sont bien conservées (Bocherens *et al.*, 1994; Bocherens, soumis). Dans tous ces cas, il est nécessaire de disposer d'une faune assez complète pour pouvoir effectuer ces vérifications.

ETAT DE CONSERVATION DU COLLAGENE

En contexte tempéré et arctique, de nombreux cas d'excellente conservation du collagène sont connus. Les os de milieux arctiques et périarctiques (Sibérie, Alaska) sont très favorables (Bocherens *et al.*, 1995a, 1996), et on observe également de bons résultats en grottes tempérées, jusqu'à des âges d'environ 130 000 ans (grotte de Sclayn, Belgique : Bocherens, travaux en cours). L'âge des dépôts n'est pas le seul en cause, les conditions climatiques au moment

du dépôt semblent très importantes. En Afrique, des tentatives d'obtenir du collagène d'os de chasseurs-cueilleurs âgés de quelques milliers d'années du Kenya, de Tanzanie, et d'Afrique du Sud ont échoué, car le collagène y est mal conservé (Ambrose, 1986). Le milieu tropical et aride semble peu favorable à la conservation du collagène, et des difficultés ont été rencontrées même pour extraire du collagène d'os de momies vieilles seulement de quelques milliers d'années (Proefke *et al.*, 1992; Aufderheide *et al.*, 1994; Iacumin *et al.*, sous presse).

ETAT DE CONSERVATION DE LA CARBONATE HYDROXYLAPATITE

Pour ce qui est de la carbonate hydroxylapatite, l'os apparaît beaucoup moins stable que l'émail. Des traces d'altération des abondances isotopiques ont été notées sur des os âgés d'à peine 10 000 ans (Koch *et al.*, 1990) tandis que de l'émail vieille de 10 millions d'années semble avoir conservé des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ proches de celles biologiques (Quade *et al.*, 1992).

DETERMINATION DES STRATEGIES DE SUBSISTANCE DE CHASSEURS-CUEILLEURS ANCIENS

En contexte côtier

Dans un tel contexte, il est possible d'utiliser la différence de signature isotopique en carbone entre les aliments d'origine marine ($\delta^{13}\text{C}$ compris entre -12 et -20 ‰) et ceux d'origine terrestre ($\delta^{13}\text{C}$ compris entre -23 et -30 ‰), éventuellement complété par le fait que les teneurs isotopiques en azote sont plus élevées pour les nourritures d'origine marine ($\delta^{15}\text{N}$ compris entre 10 et 20 ‰) que pour les nourritures d'origine terrestre ($\delta^{15}\text{N}$ compris entre 2 et 7 ‰). De plus, la différence entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de collagène et de carbonate hydroxylapatite est plus faible pour les consommateurs de nourritures marines que pour les consommateurs de nourritures terrestres (Lee-Thorp *et al.*, 1989). Des applications ont été faites en Scandinavie et dans la zone baltique (Tauber, 1981, 1986; Johansen *et al.*, 1986; Noe-Nygaard, 1988; Clutton-Brock et Noe-Nygaard, 1990; Lidén et Nelson, 1994; Lougas *et al.*, sous presse), au Portugal (Lubell *et al.*, 1994), sur la côte occidentale d'Amérique du Nord (Chisholm *et al.*, 1982, 1983; Nelson *et al.*, 1986; Walker et DeNiro, 1986), aux Bahamas (Keegan et DeNiro, 1988), en Australie (Hobson et Collier, 1984; Pate, 1995), au Japon (Rocksandic *et al.*, 1988) et dans la province du Cap en Afrique du Sud (Sealy et Van der Merwe, 1985; Sealy et Van der Merwe, 1986, 1988; Parkington, 1991).

Ainsi, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de collagène osseux mesurées sur des spécimens de sites côtiers du Danemark ont montré que les nourritures d'origine marine étaient prépondérantes chez les populations du Mésolithique final, tandis que les populations néolithiques des mêmes zones consommaient essentiellement des nourritures d'origine terrestre (Tauber, 1981). Le changement de stratégie de subsistance de ces populations mésolithiques pour le mode de vie néolithique s'est effectué très rapidement, en l'espace de quelques générations, vers 4000 av.

J.-C. La soudaineté de ce changement ne pouvait être déduite des vestiges archéologiques, ce qui montre l'intérêt de l'approche isotopique dans ce cas (Tauber, 1986). Des sites du Mésolithique final du Danemark situés de 10 à 15 km de la côte sont connus et la question de la migration possible de ces populations entre la côte et l'intérieur pouvait être théoriquement résolue par l'analyse isotopique d'os de ces populations, puisque la signature isotopique est une moyenne des dernières années de la vie de l'individu. L'absence de restes humains dans les sites de l'intérieur a été compensée par l'analyse d'os de chiens de sites côtiers et de l'intérieur contemporains, les chiens ayant une alimentation similaire aux humains, et donc également des signatures isotopiques similaires (Noe-Nygaard, 1988). Les résultats de cette étude montrent une nette distinction alimentaire entre les populations mésolithiques côtières et de l'intérieur, les premières ayant une alimentation essentiellement d'origine marine tandis que les secondes se nourrissaient d'aliments d'origine terrestre. Un passage brutal d'une nourriture à dominante marine à une nourriture essentiellement terrestre à la transition Mésolithique-Néolithique a également été mis en évidence grâce à des études de géochimie isotopique en Suède et au Portugal (fig. 7; Lubell *et al.*, 1994; Lidén, sous presse). Les hommes du Mésolithique de la côte portugaise présentent des valeurs isotopiques qui dénotent une alimentation variée avec une forte proportion de nourriture d'origine marine, tandis qu'au Néolithique, les valeurs isotopiques sont beaucoup plus homogènes et reflètent une alimentation d'origine terrestre, sauf pour un des spécimens analysés. Par contre, l'analyse isotopique du collagène extrait d'ossements humains de Suède d'âge mésolithique et néolithique a montré que, dans ce cas, la transition entre les deux périodes s'est faite sans changements majeurs dans la contribution relative des nourritures d'origines marine et terrestre (Lidén, sous presse).

Des études isotopiques ont été menées sur des populations préhistoriques de la côte occidentale d'Amérique du Nord, en Californie et en Colombie-Britannique (Chisholm *et al.*, 1983; Walker et DeNiro, 1986). Ces études indiquent qu'en Californie, la proportion de nourriture d'origine marine dans l'alimentation est la plus forte pour les individus des populations insulaires, et qu'elle diminue pour les populations de la côte du continent, et devient nettement plus faible pour les populations de l'intérieur. Ces résultats invalident l'hypothèse d'une importation de nourritures d'origine terrestre provenant du continent pour les populations insulaires (Walker et DeNiro, 1986). En ce qui concerne les populations de Colombie-Britannique, les abondances isotopiques mesurées sur les Indiens de la côte indiquent une proportion de 90 % de nourriture d'origine marine, contre 50 % estimée par les données ethnologiques et archéologiques (Chisholm *et al.*, 1983).

Au Japon, une étude basée sur les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du collagène et de la carbonate hydroxylapatite de populations côtières de la culture Jomon a montré que ces populations dépendaient moins des ressources marines que ne le suggéraient les données archéologiques (Roksandic *et al.*, 1988).

Dans certains contextes côtiers, la distinction isotopique entre nourritures d'origine terrestre et marine peut être compliquée par des particularités locales, ou par l'interférence d'autres sources de nourriture aux signatures isotopiques

particulières. Ainsi, dans la mer Baltique au cours de l'Holocène, la salinité a changé en fonction des épisodes de déglaciation et a pu à certains moments rendre les teneurs isotopiques des organismes marins proches de celles des organismes terrestres (Lidén *et al.*, 1994). Près des récifs des Bahamas, la présence de cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique entraîne des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ proches de celles des organismes terrestres pour les organismes marins, ce qui complique la distinction par ces teneurs isotopiques entre nourritures terrestres et marines (Keegan et DeNiro, 1988). En présence de plantes en C3 et de plantes en C4 sur le continent, les teneurs en ^{13}C sont de peu d'utilité pour distinguer nourritures terrestres et marines. Ce type de problème a été mis en évidence par Parkington (1991) pour l'étude de la part de nourritures d'origines marines et terrestres pour les populations anciennes de la côte de la province du Cap en Afrique du Sud (Sealy et van der Merwe, 1985, 1986).

CONSOMMATION DE VIANDE ET DETERMINATION DU NIVEAU TROPHIQUE

En contexte purement terrestre, avec un environnement végétal de plantes en C3, il est possible d'utiliser les abondances isotopiques en azote du collagène osseux pour déterminer les parts respectives de protéines animales et végétales dans l'alimentation de populations de chasseurs-cueilleurs. La comparaison des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées sur des échantillons humains avec celles des espèces herbivores et carnivores du site permet de replacer les humains dans leur réseau trophique. Une telle application a été menée sur des restes de Néandertaliens de Charente (Marillac) et a permis d'établir que les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de leur collagène étaient similaires à celles des carnivores du même site, loups et hyènes (fig. 9; Bocherens *et al.*, 1991a; Fizet *et al.*, 1995). Ceci indique-t-il que les Néandertaliens de Marillac avaient un régime alimentaire similaire à celui des loups et des hyènes ? Probablement pas, car un régime alimentaire exclusivement carné conduit à des troubles métaboliques graves chez les humains (Delluc *et al.*, 1995). Il faut tenir compte du fait que la viande est plus riche en protéines que les végétaux, et que le collagène enregistre préférentiellement les teneurs isotopiques de la fraction protéique de la nourriture (Parkington, 1991). Ainsi, dans une alimentation à 60 % d'origine animale, plus de 70 % des protéines sont d'origine animale (calcul d'après les données de Delluc *et al.*, 1995). De plus, il faut envisager les possibles effets de «turn-over» saisonniers rapides, qui favorisent le renouvellement du collagène osseux en cas d'apport abondant de viande dans l'alimentation (Parkington, 1991; Ambrose, 1993). De telles difficultés pourraient être contournées par l'analyse de tissus minéralisés non remaniés et d'âge de formation bien connus, tels que la dentine.

L'utilisation des teneurs isotopiques en azote a également permis de comparer l'âge du sevrage chez les chasseurs-cueilleurs par rapport à des populations qui pratiquaient l'agriculture en Amérique du Nord, et les résultats obtenus ne suggèrent pas de différence significative entre ces deux types de populations (Fogel *et al.*, 1989).

DETERMINATION DE L'ORIGINE DES PROIES CONSOMMEES

Un problème qui peut être rencontré dans l'étude des stratégies de subsistance des chasseurs-cueilleurs anciens est de déterminer l'origine des proies consommées et notamment leurs éventuelles migrations, qui entraînent une saisonnalité dans les ressources alimentaires disponibles. Un exemple est le cas des chasseurs de bisons des grandes plaines d'Amérique du Nord, pour lesquels les teneurs isotopiques en carbone de bisons du Canada âgés d'environ 6000 ans suggèrent une migration saisonnière entre des zones à plantes en C4 et des zones à plantes en C3 pour certaines populations, tandis que d'autres étaient sédentaires (Chisholm *et al.*, 1986).

L'absence de plantes en C4 dans les environnements péri-glaciaires d'Eurasie au Pléistocène supérieur est un facteur a priori défavorable pour distinguer différentes espèces de proies. Cependant, la multiplication des études isotopiques sur des faunes actuelles et pléistocènes de ces régions a permis de mettre en évidence des différences entre certaines espèces herbivores, soit dues à des écologies particulières ou à des physiologies digestives différentes. Ainsi, les mammouths de Sibérie et d'Alaska montrent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ nettement plus élevées que celles des autres herbivores, tels que chevaux et rennes, et qui les rapprochent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de carnivores (fig. 8; Bocherens *et al.*, 1996). Cependant, leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les distinguent nettement des carnivores. Cette particularité isotopique des mammouths est peut-être due à leur alimentation composée de plantes très pauvres en azote (Bocherens *et al.*, 1996). Les résultats de cette étude montrent que les carnivores analysés (lion, loup et ours à face courte *Arctodus simus*) ne consommaient pas de viande de mammouth de façon régulière, mais les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ d'un chien de Sibérie ne sont pas en contradiction avec une telle source de nourriture (fig. 8). Ainsi, les compositions isotopiques mesurées sur les ossements de la faune consommée peuvent fournir une information sur la variété de provenance des ressources animales utilisées par les chasseurs-cueilleurs du Paléolithique.

DETERMINATION DU REGIME ALIMENTAIRE D'HOMINIDES ANCIENS

Dans le cas où le collagène n'est pas conservé dans les os fossiles, par exemple pour les échantillons âgés de plus de 150 000 ans, l'utilisation des teneurs isotopiques de la phase minérale a été tentée pour apporter des informations sur la stratégie de subsistance des anciens hominidés. Ainsi, une étude a porté sur les teneurs isotopiques en carbone de la carbonate hydroxylapatite d'émail d'australopithèques robustes du site de Swarkrans en comparaison avec d'autres espèces de mammifères dont la nourriture est connue (Lee-Thorp *et al.*, 1994). Les résultats de cette étude montrent que les échantillons fossiles d'espèces connues présentent les teneurs isotopiques attendues, ce qui suggère une conservation des teneurs isotopiques dans ces fossiles. En ce qui concerne les australopithèques robustes, les résultats isotopiques indiquent une prédominance de nourriture provenant de plantes en C3, mais avec une proportion non négligeable de plantes en C4. Or, la dentition de cet Hominidé

n'est pas en accord avec la consommation de graminées (plantes en C4), ce qui suggère que l'apport de nourriture en C4 proviendrait plus vraisemblablement de consommateurs de graminées, tels que des petits vertébrés et des insectes. A la lumière de ces résultats, *Australopithecus robustus* n'apparaît pas comme un végétarien spécialisé.

CONCLUSION

Une fois testée la préservation des signatures isotopiques et bien délimitée l'"écologie isotopique" d'un site, une utilisation prudente des mesures effectuées peut apporter des informations complémentaires des autres approches plus traditionnelles. Pour l'Eurasie paléolithique, on observe une bonne conservation du collagène, mais le contexte de l'"écologie isotopique" est encore mal connu pour cette zone. Cependant, les résultats préliminaires permettent d'entrevoir des applications très fructueuses.

La vérification de la conservation des compositions isotopiques dans les tissus fossiles et l'interprétation correcte de ces mesures nécessite de pouvoir travailler sur une faune relativement complète dans chaque site. Il est possible de compléter les données obtenues sur le collagène par les abondances isotopiques de la phase minérale, surtout dans les cas où les conditions de diagenèse n'ont pas permis une conservation adéquate de la phase organique.

Une approche en cours de développement est la possibilité d'étudier des variations de régime alimentaire au cours de la vie des individus, par l'analyse des variations des compositions isotopiques entre les tissus minéralisés d'un même individu qui se sont formés à différents moments de son existence, notamment les dents. Une telle approche appliquée aux chasseurs-cueilleurs anciens permettrait une avancée spectaculaire dans notre connaissance de leurs stratégies de subsistance.

BIBLIOGRAPHIE

- AMBROSE S. H., 1986,
Stable carbon and nitrogen isotope analysis of human and animal diet in Africa. *Journal of Human Evolution*, 15, 707-731.
- AMBROSE S.H., 1991,
Effects of diet, climate and physiology on nitrogen isotope abundances in terrestrial foodwebs. *Journal of Archaeological Science*, 18, 293-317.
- AMBROSE S. H., 1993,
Isotopic analysis of paleodiets : Methodological and interpretive considerations. In M. K. Stanford (Ed.) *Investigations of ancient human tissue, Chemical analyses in Anthropology*, Gordon and Breach Science Publishers, Langhorne, Pennsylvania, USA, 59-130.
- AMBROSE S. H. et DeNIRO M. J., 1986,
The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia*, 69, 395-406.
- AUFDERHEIDE A. C., KELLEY M. A., RIVERA M., GRAY L., TIESZEN L. L., IVERSEN E., KROUSE H. R. et CAREVIC A., 1994,
Contributions of chemical dietary reconstruction to the assessment of adaptation by ancient Highland immigrants (Alto Ramirez) to coastal conditions at Pisagua, North Chile. *Journal of Archaeological Science*, 21, 515-524.
- BOCHERENS H., 1992,
Biogéochimie isotopique (^{13}C , ^{15}N , ^{18}O) et Paléontologie des Vertébrés : Applications à l'étude des réseaux trophiques révolus et des paléoenvironnements. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6, *Mémoire des Sciences de la Terre*, 92-6, 317 p.
- BOCHERENS H., 1995,
Assessment of the preservation of isotopic signals (^{13}C , ^{15}N) in Pleistocene bones and teeth from Western European localities. *Terra Nova*, (Abstr. suppl. n1), 7, 237.
- BOCHERENS H., soumis,
Preservation of isotopic signals (^{13}C , ^{15}N) in Pleistocene mammals. *Advances in Archaeological and Museum Science*.
- BOCHERENS H. et MARIOTTI A., 1992,
Biogéochimie isotopique du carbone dans les os et les dents de mammifères actuels et fossiles de zones froides et tempérées. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 315, 1147-1153.

- BOCHERENS H., FIZET M., MARIOTTI A., LANGE-BADRE B., VANDERMEERSCH B., BOREL J. P. et BELLON G., 1991a,
Isotopic Biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) of fossil vertebrate collagen: implications for the study of fossil food web including Neandertal Man. *Journal of Human Evolution*, 20, 481-492.
- BOCHERENS H., FIZET M., MARIOTTI A., BILLIOU D., BELLON G., BOREL J. P. et SIMONE S., 1991b,
Biogéochimie isotopique (^{13}C , ^{15}N , ^{18}O) et paléoécologie des ours pléistocènes de la grotte d'Aldène. *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 34, 29-49.
- BOCHERENS H., FIZET M. et MARIOTTI A., 1994,
Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: Implications for Pleistocene bears. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 107, 213-225.
- BOCHERENS H., EMSLIE S. D., BILLIOU D. et MARIOTTI A., 1995a,
Stable isotopes (^{13}C , ^{15}N) and paleodiet of the giant short-faced bear (*Arctodus simus*). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 320, 779-784.
- BOCHERENS H., FOGEL M. L., TUROSS N. et ZEDER M., 1995b,
Trophic structure and climatic information from isotopic signatures in a Pleistocene cave fauna of Southern England. *Journal of Archaeological Science*, 22, 237-340.
- BOCHERENS H., PACAUD G., LAZAREV P. et MARIOTTI A., 1996,
Stable isotope abundances (^{13}C , ^{15}N) in collagen and soft tissues from Pleistocene mammals from Yakutia. Implications for the paleobiology of the mammoth steppe. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 126 (1/2), 31-44.
- BOMBIN M. et MUEHLENBACHS K., 1985,
 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of Pleistocene mummified remains from Beringia. *Quat. Res.*, 23, 123-129
- CHISHOLM B. S., NELSON D. E. et SCHWARCZ H. P., 1982,
Stable-carbon isotope ratios as a measure of marine versus terrestrial protein in ancient diets. *Science*, 216, 1131-1132.
- CHISHOLM B. S., NELSON D. E. et SCHWARCZ H. P., 1983,
Marine and terrestrial protein in Prehistoric diets on the British Columbia Coast. *Current Anthropology*, 24(3), 396-398.
- CHISHOLM B., DRIVER J., DUBE S. et SCHWARCZ H. P., 1986,
Assessment of prehistoric bison foraging and movement patterns via stable-carbon isotopic analysis. *Plains Anthropologist, Journal of the Plains Anthropological Society*, 31-113, 193-205.

- CLUTTON-BROCK J. et NOE-NYGAARD N., 1990,
New osteological and C-isotope evidence on Mesolithic dogs : companions
to hunters and fishers at Star Carr, Seamer Carr and Kongemose. *Journal
of Archaeological Science*, 17, 643-653.
- DEINES P., 1980,
The isotopic composition of reduced organic carbon. In : *Handbook of
environmental isotope geochemistry* P. Fritz et J. Ch. Fontes Eds Vol.1 :
The terrestrial environment, A. Elsevier, 329-406.
- DELLUC G., DELLUC B. et ROQUES M., 1995,
La nutrition préhistorique. Pilote 24, 223p.
- DeNIRO M. J., 1985,
Postmortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope
ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature*, 317, 806-809.
- DeNIRO M. J., 1987,
Stable isotopy and archaeology. *American Scientist*, 75, 182-191.
- DeNIRO M. J. et EPSTEIN S., 1978,
Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals.
Geochimica et Cosmochimica Acta, 42, 495-506.
- DeNIRO M. J. et EPSTEIN S., 1981,
Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals.
Geochimica et Cosmochimica Acta, 45, 341-351.
- FIZET M., MARIOTTI A., BOCHERENS H., LANGE-BADRE B.,
VANDERMEERSCH B., BOREL J. P. et BELLON G., 1995,
Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen stable
isotopes of collagen in a late Pleistocene anthropic paleoecosystem (France,
Charente, Marillac). *Journal of Archaeological Science*, 22, 67-79.
- FOGEL M. L., TUROSS N. et OWSLEY D. W., 1989,
Nitrogen isotope tracers of human lactation in modern and archaeological
populations. *Annual Report of the Director of the Geophysical Laboratory*,
Carnegie Instn. Washington, 1988-1989, 111-117.
- HARE P. E., FOGEL M. L., STAFFORD T. W. Jr., MITCHELL A. D. et HOERING T.
C., 1991,
The isotopic composition of carbon and nitrogen in individual amino
acids isolated from modern and fossil proteins. *Journal of Archaeological
Science*, 18, 277-292.
- HEATON T. H. E., VOGEL J. C., CHEVALLERIE G. et COLLETT G., 1986,
Climatic influence on the isotopic composition of bone nitrogen, *Nature*,
322, 822-824.

- HOBSON K. A. et COLLIER S., 1984,
Marine and terrestrial protein in Australian aboriginal diets. *Current Anthropology*, 25(2), 238-240.
- IACUMIN P., BOCHERENS H., MARIOTTI A. et LONGINELLI A., 1996,
An isotopic palaeoenvironmental study of human skeletal remains from the Nile Valley. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126 (1/2), 13-30.
- JOHANSEN O. S., GULLIKSEN S. et NYDAL R., 1986,
 $\delta^{13}\text{C}$ and diet : analysis of Norwegian human skeletons. *Radiocarbon*, 28(2A), 754-761.
- KEEGAN W. F., 1989,
Stable isotope analysis of Prehistoric diet. In : *Reconstruction of life from the skeleton*, M. Y. Iscan & K. A. R. Kennedy, Eds, Alan R. Liss, Inc., New York, 223-236.
- KEEGAN W. F. et DeNIRO M. J., 1988,
Stable carbon- and nitrogen-isotope ratios of bone collagen used to study coral-reef and terrestrial components of prehistoric Bahamian diet. *American Antiquity*, 53(2), 320-336.
- KOCH P. L., FOGEL M. L. et TUROSS N., 1994,
Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes. In : *Methods in Ecology*, K. Lajtha et B. Michener, Eds., Blackwell Scientific Press, Oxford, p. 63-92.
- KOCH P. L., BEHRENSMEYER A. K., TUROSS N. et FOGEL M. L., 1990,
Isotopic fidelity during bone weathering and burial. *Annual Report of the Director of the Geophysical Laboratory, Carnegie Instn. Washington*, 1989-1990, 105-110.
- KRUEGER H. W. et SULLIVAN C. H., 1984,
Models for carbon isotope fractionation between diet and bone. In : *Stable Isotopes in Nutrition*, Ed. par J. R. Turnlund & P. E. Johnson, ACS Symposium Series, 258, 205-220.
- LEE-THORP J. A., 1989,
Stable carbon isotopes in deep time. The diets of fossil fauna and hominids. *Ph. D. Thesis, University of Cape Town*, 174 p. (non publié).
- LEE-THORP J. A., SEALY J. C. et VAN DER MERWE N. J., 1989,
Stable carbon isotope ratio differences between bone collagen and bone apatite, and their relationship to diet. *Journal of Archaeological Science*, 16, 585-599.
- LEE-THORP J. A., VAN DER MERWE N. J. et BRAIN C. K., 1994,
Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis. *Journal of Human Evolution*, 27, 361-372.

- LETOLLE R., MARIOTTI A. et BARIAC T., 1991,
Isotopes stables : Applications. *Mémoire interne du Laboratoire de Biogéochimie Isotopique*, Université P. et M. Curie, p. 293.
- LIDEN K., sous presse,
A dietary perspective on Swedish hunter-gatherer and Neolithic populations: An analysis of stable isotopes and trace elements. *Laboratoriv Arkeologi*.
- LIDEN K. et NELSON E. D., 1994,
Stable carbon isotopes as dietary indicator, in the Baltic area. *Fornvännen*, 89, 99-120.
- LONGIN R., 1971,
New method of collagen extraction for radiocarbon dating. *Nature*, 230, 241-242.
- LOUGAS L., LIDEN K. et NELSON D. E., sous presse,
Resource utilization along the Estonian coast during the Stone Age. *PACT Estonia II*.
- LUBELL D., JACKES M., SCHWARCZ H., KNYF M. et MEIKLEJOHN C., 1994,
The Mesolithic-Neolithic transition in Portugal: Isotopic and dental evidence of diet. *Journal of Archaeological Science*, 21, 201-216.
- MARINO B. D. et McELROY M. B., 1991,
Isotopic composition of atmospheric CO₂ inferred from carbon in C₄ plant cellulose. *Nature*, 349, 127-131.
- MINAGAWA M. et WADA E., 1984,
Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains : further evidence and the relation between ¹⁵N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1135-1140.
- NELSON B. K., DeNIRO M. J., SCHOENINGER M. J., DE PAOLO D. J. et HARE P. E., 1986,
Effects of diagenesis on strontium, carbon, nitrogen and oxygen concentration on isotopic composition of bone. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 50, 1941-1949.
- NOE-NYGAARD N., 1988,
^δ¹³C-values of dog bones reveal the nature of changes in man's food resources at the Mesolithic-Neolithic transition, Denmark. *Chem. Geol. (Isot. Geosci. Sect.)*, 73, 87-96.
- O'LEARY M. H., 1981,
Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 20(4), 553-567.

- PARKINGTON J., 1991,
Approaches to dietary reconstruction in the Western Cape : Are you what you have eaten ? *Journal of Archaeological Science*, 18, 331-342.
- PATE F. D., 1995,
Stable carbon isotope assessment of hunter-gatherer mobility in prehistoric South Australia. *Journal of Archaeological Science*, 22, 81-87.
- PROEFKE M. L., RINEHART K. L., RAHEEL M., AMBROSE S. H. et WISSEMAN S. U., 1992,
Probing the mysteries of ancient Egypt: Chemical analysis of a Roman period Egyptian mummy. *Analytical Chemistry*, 64(2), 105A-111A
- QUADE J., CERLING T. E., BARRY J. C., MORGAN M. E., PILBEAM D. R., CHIVAS A. R., LEE-THORP J. A. et VAN DER MERWE N. J., 1992,
A 16-Ma record of paleodiet using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan. *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section)*, 94, 183-192.
- ROCKSANDIC Z., MINAGAWA M. et ADAZAWA T., 1988,
Comparative analysis of dietary habits between Jomon and Ainu hunter-gatherers from stable carbon isotopes of human bone. *J. Anthropol. Soc. Nippon*, 96(4), 391-404.
- RODIERE E., BOCHERENS H., ANGIBAULT J.-M. et MARIOTTI A., 1996,
Particularités isotopiques chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) : Implications pour les reconstitutions paléoenvironnementales. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 323, 197-185.
- SCHOENINGER M. J. & DeNIRO, M. J., 1984,
Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 625-639.
- SCHWARCZ H. P., 1991,
Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. *Journal of Archaeological Science*, 18, 261-275.
- SEALY J. C. et VAN DER MERWE N. J., 1985,
Isotope assessment of Holocene human diets in the southwestern Cape, South Africa. *Nature*, 315, 138-140.
- SEALY J. C. et VAN DER MERWE N. J., 1986,
Isotope assessment and the seasonal-mobility hypothesis in the southwestern Cape, South Africa. *Current Anthropology*, 27(2), 135-150.
- SEALY J. C. et VAN DER MERWE N. J., 1988,
Social, spatial and chronological patterning in marine food use as determined by $\delta^{13}\text{C}$ measurements of Holocene human skeletons from the south-western Cape, South Africa. *World Archaeology*, 20(1), 87-102.

- SEALY J. C., VAN DER MERWE N. J., LEE-THORP J. A. et LANHAM J. L., 1987,
Nitrogen isotopic ecology in southern Africa: Implications for
environmental and dietary tracing, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51,
2707-2717.
- TAUBER H., 1981,
¹³C evidence for dietary habits of prehistoric man in Denmark. *Nature*,
292, 332-333.
- TAUBER H., 1986,
Analysis of stable isotopes in prehistoric populations. *Mitt. Brel. Ges.
Anthrop. Ethn. Urgesch.*, 7, 31-38.
- TUROSS N., FOGEL M. L. F. et HARE P. E., 1988,
Variability in the preservation of the isotopic composition of collagen
from fossil bone. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 52, 929-935.
- VAN DER MERWE N. J., 1982,
Carbon isotopes, photosynthesis, and archaeology. *American Scientist*, 70,
596-606.
- VAN DER MERWE N. J. et MEDINA E., 1991,
The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia.
Journal of Archaeological Science, 18, 249-259.
- VAN DER MERWE N. J. et VOGEL J. C., 1983,
Recent carbon isotope research and its implications for African
archaeology. *African Archaeology Review*, 1, 33-56.
- VOGEL J. C., 1978,
Isotopic assessment of the dietary habits of ungulates. *S. Afr. J. Sci.*, 74, 298-
301
- WALKER P. L. et DeNIRO M. J., 1986,
Stable nitrogen and carbon isotope ratios in bone collagen as indices of
prehistoric dietary dependence on marine and terrestrial resources in
Southern California. *American Journal of Physical Anthropology*, 71, 51-
61.

Elément	Masse atomique	Limites d'abondances isotopiques terrestres observées (%)		
Carbone	12	98,99	-	98,86
	13	1,15	-	1,01
Référence : <u>carbonate marin PDB</u> $^{13}\text{C}/^{12}\text{C} = 11\,237,20 \pm 2,9$ ppm				
Azote	14	99,651	-	99,622
	15	0,378	-	0,349
Référence : <u>azote atmosphérique</u> $^{15}\text{N}/^{14}\text{N} = 3676,50 \pm 8,1$ ppm				

Tab. 1 : Variations naturelles des teneurs en isotopes stables du carbone et de l'azote (Valeurs d'après Létolle *et al.*, 1991).

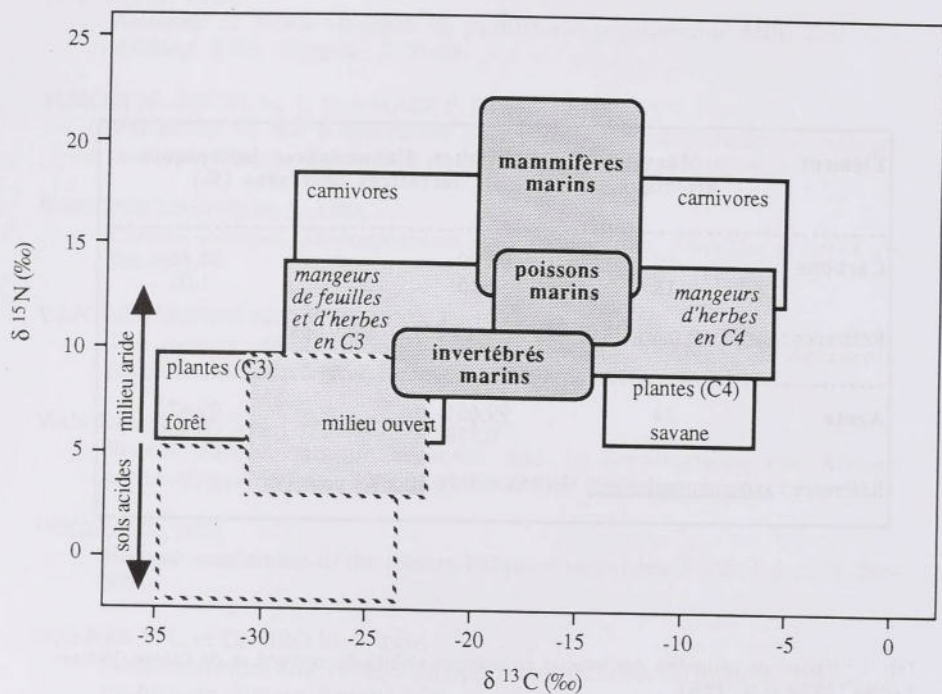


Fig. 1 : Principales sources de nourriture distinguables par leurs teneurs isotopiques en carbone et en azote. Les valeurs indiquées sont indicatives et peuvent subir des variations liées aux conditions locales.

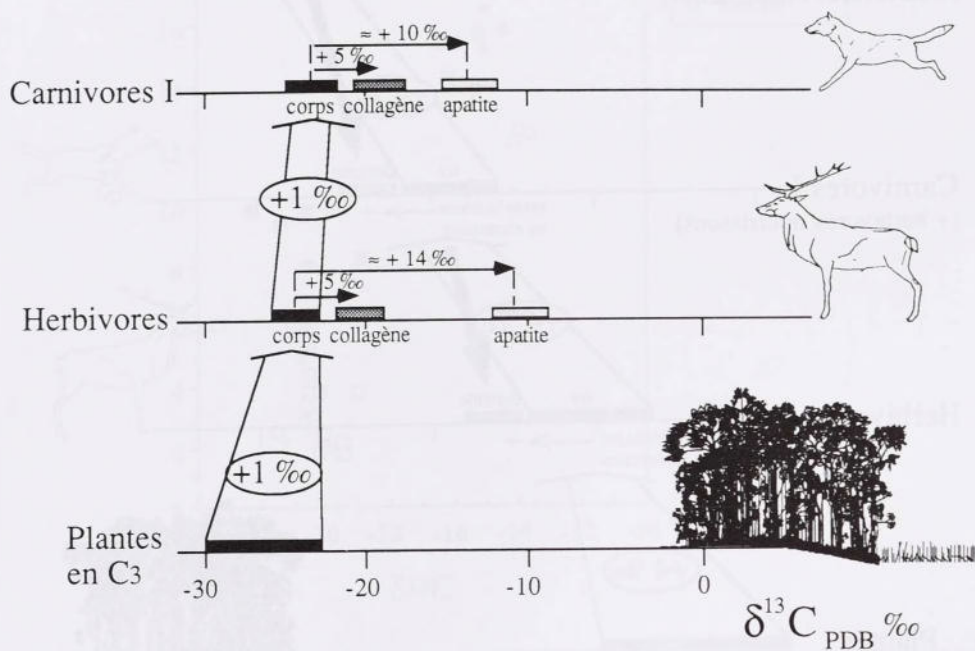


Fig. 2 : Enregistrement des teneurs isotopiques en carbone dans le collagène et la carbonate hydroxylapatite de l'os et des dents (cas d'un écosystème à plantes en C₃).

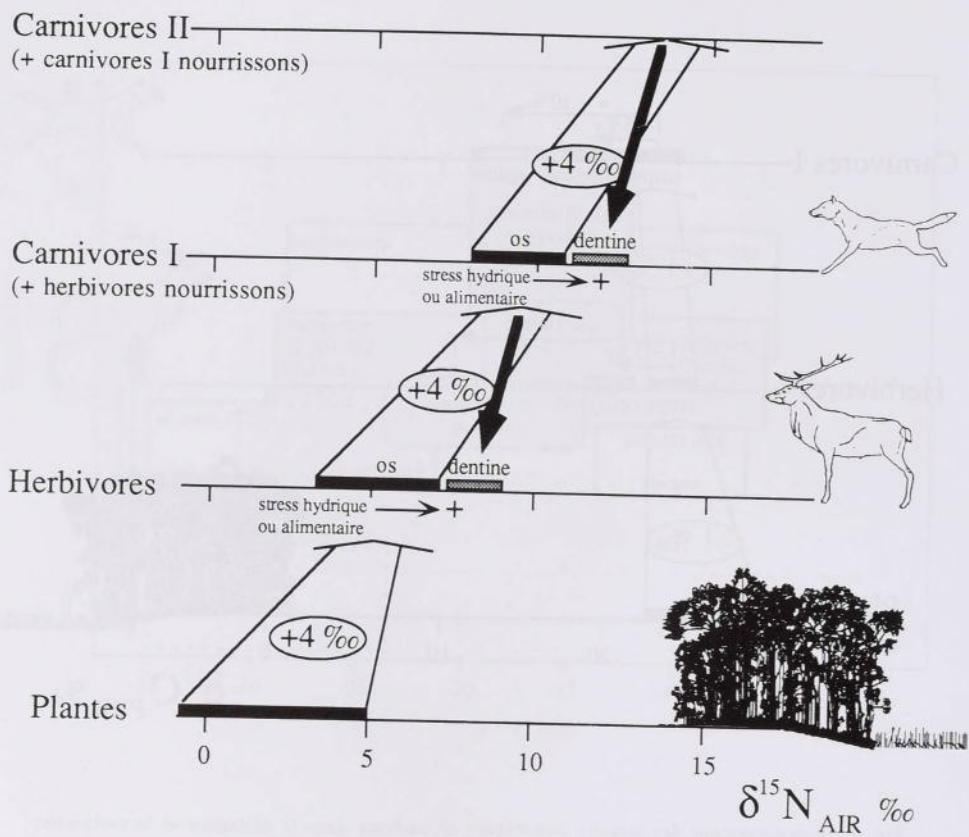


Fig. 3 : Enregistrement des teneurs isotopiques en azote dans le collagène des os et des dents de mammifères.

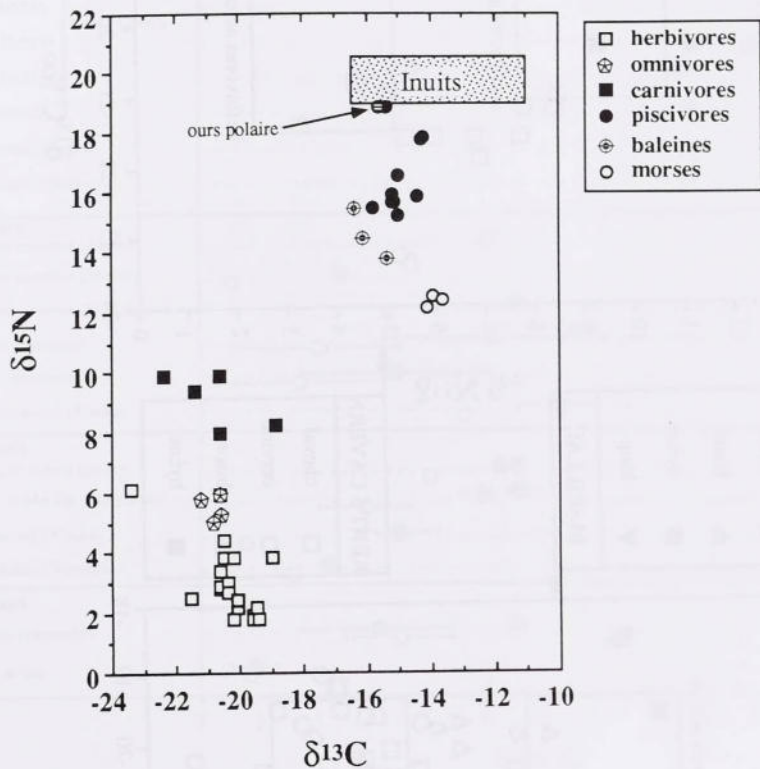


Fig. 4 : Distinction des catégories trophiques en milieu arctique par les teneurs isotopiques en carbone et en azote de mammifères arctiques actuels (valeurs d'après Chisholm *et al.*, 1983; Schoeninger et DeNiro, 1984; Nelson *et al.*, 1986; Bocherens, 1992; Bocherens *et al.*, 1996).

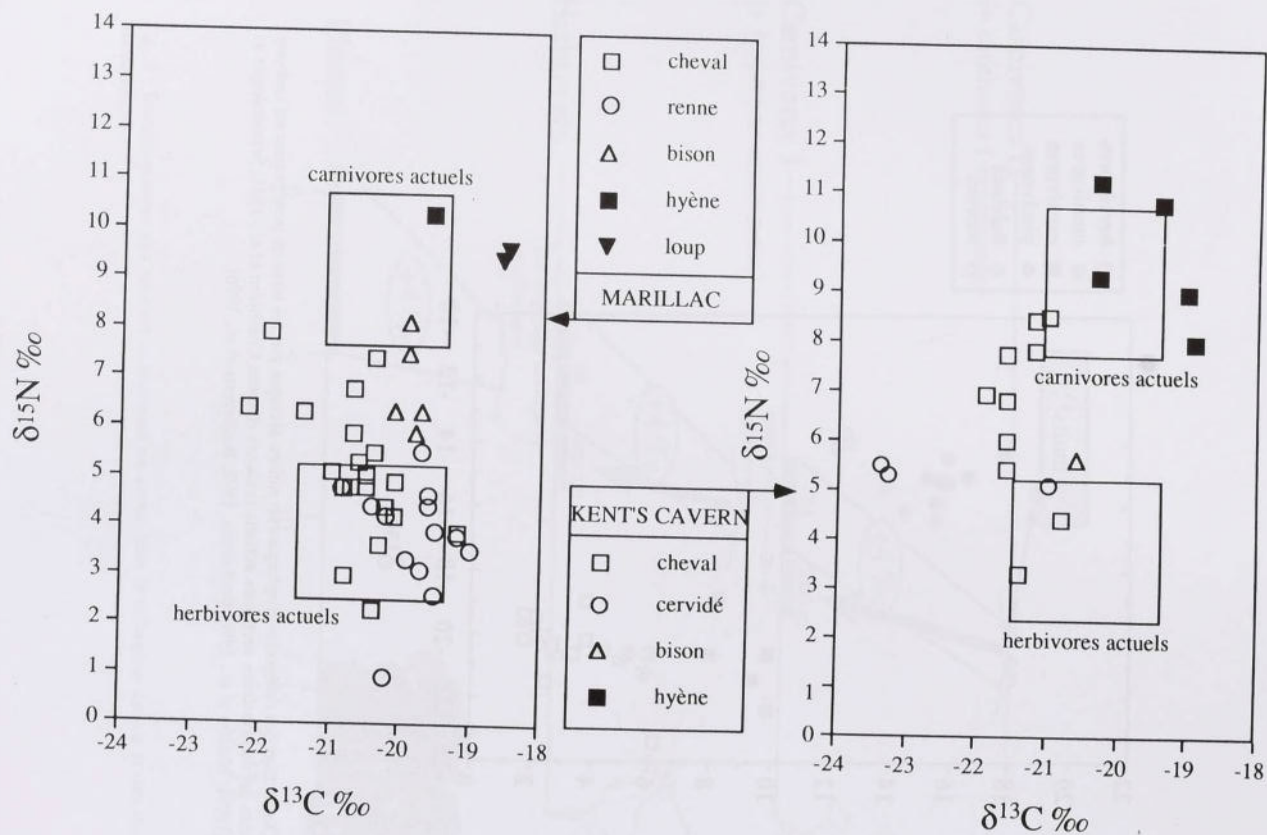


Fig. 5 : Comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène osseux d'espèces herbivores et carnivores dans les sites pléistocènes de Marillac et Kent's Cavern (valeurs d'après Bocherens *et al.*, 1995b; Fizet *et al.*, 1995).

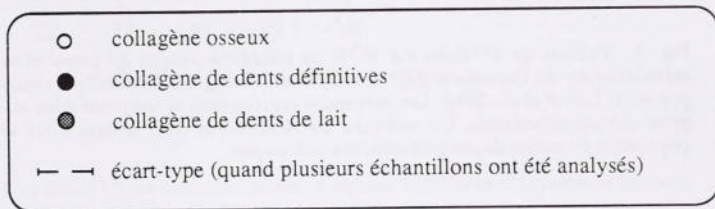
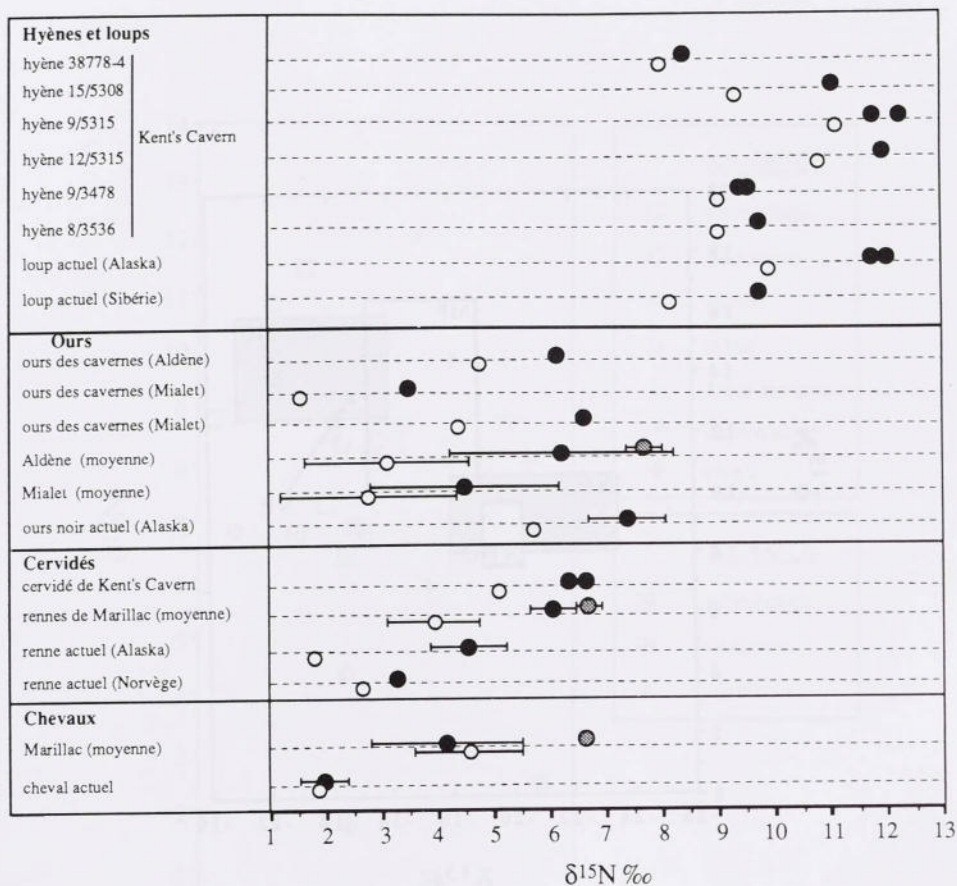


Fig. 6 : Comparaison des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène osseux et dentaire de mêmes individus actuels et fossiles de différentes espèces (valeurs d'après Bocherens *et al.*, 1994, 1995b).

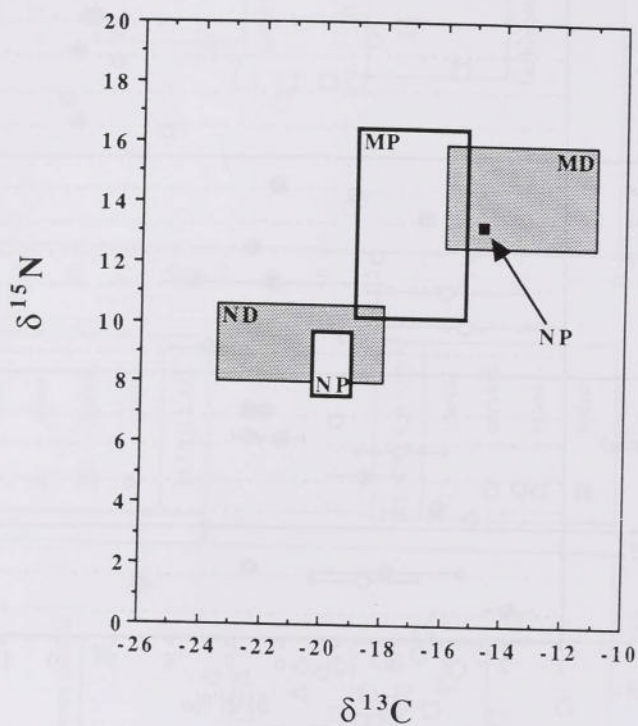


Fig. 7 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ de collagène osseux de populations humaines côtières mésolithiques du Danemark (MD et ND) et du Portugal (MP et NP) (valeurs d'après Lidén, sous presse, et Lubell *et al.*, 1994). Les rectangles représentent la moyenne plus ou moins un écart-type pour chaque population. Un individu du Néolithique du Portugal a été séparé du reste de la population en raison de ses particularités isotopiques.

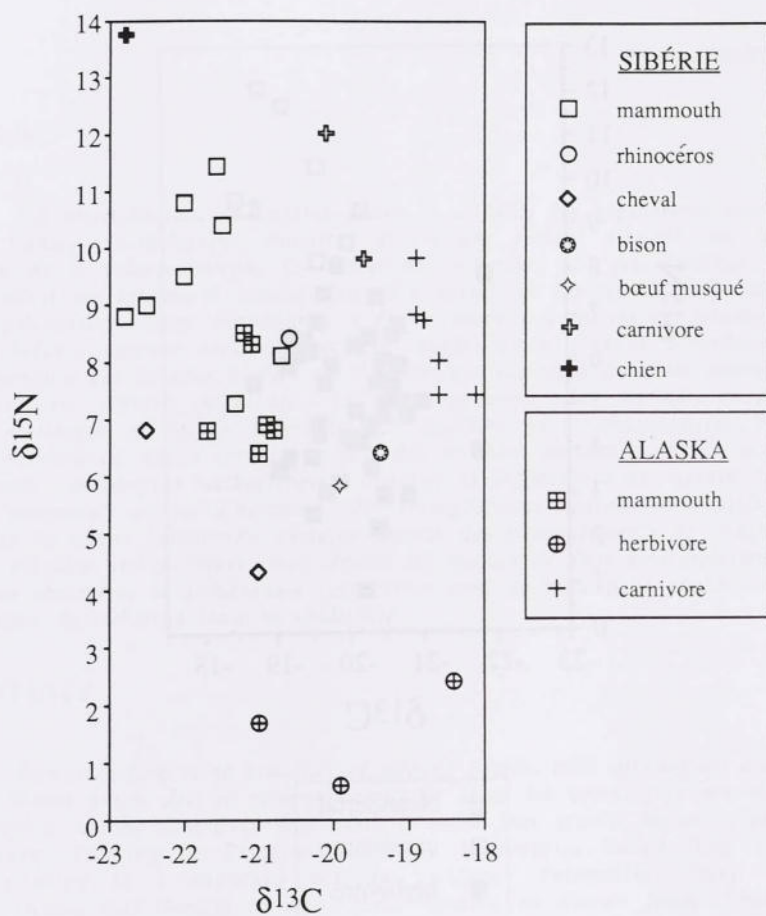


Fig. 8 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ de collagène osseux d'espèces herbivores et carnivores de sites pléistocènes de Béhringie (valeurs d'après Bocherens *et al.*, 1996).

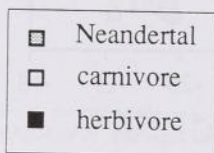
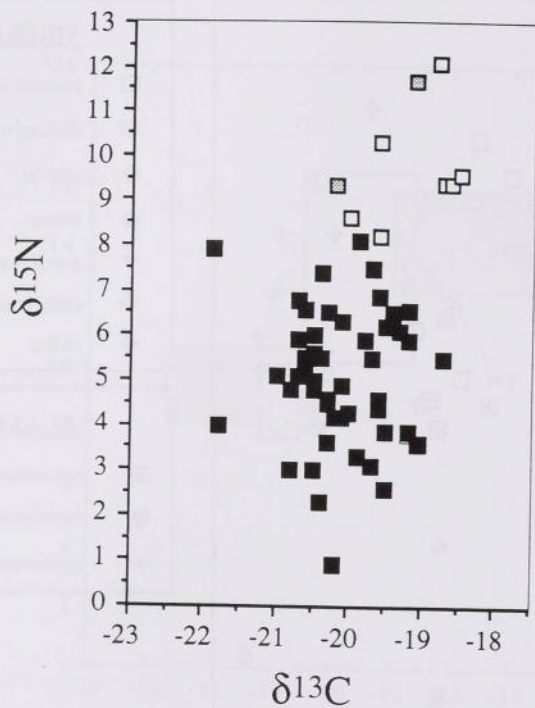


Fig. 9 : Comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène osseux d'espèces herbivores et carnivores avec celles mesurées sur des Hommes de Neandertal dans le site pléistocène de Marillac (valeurs d'après Fizet *et al.*, 1995).