

IMPLICATIONS PALEOENVIRONNEMENTALES ET PALEOALIMENTAIRES

DE L'ETUDE ISOTOPIQUE

DU NEANDERTALIEN DE LA COUCHE 4

Hervé BOCHERENS et Daniel BILLIOU¹

Le régime alimentaire des Hominidés fossiles est toujours délicat à reconstituer avec précision. Sauf cas exceptionnels, seuls des fragments squelettiques et des artefacts lithiques sont préservés dans les sites archéologiques, ce qui limite grandement la vision que l'on peut avoir de la variété des ressources alimentaires potentielles et des proportions dans lesquelles elles ont été éventuellement consommées. Pour le cas qui nous intéresse dans cette étude, l'humain fossile de la couche 4 de la grotte Scladina attribué à un Néandertalien (Otte *et al.*, 1993 ; Toussaint *et al.*, sous presse), une difficulté supplémentaire tient au fait que les restes squelettiques ont été trouvés dans une couche non anthropique (Otte *et al.*, 1993 ; Patou-Mathis, ce volume). Aucun indice du régime alimentaire de cet individu ne peut donc être fourni par l'étude archéologique de la couche 4. Seule une liste d'espèces de mammifères contemporaines de cet hominidé peut être dressée, ce qui permet d'établir un éventail de proies potentielles et le type d'environnement aux alentours du site. Dans un tel contexte, une approche basée sur la biogéochimie isotopique des restes osseux a été envisagée pour tenter d'apporter des informations sur le régime alimentaire de cet individu.

BIOGEOCHIMIE ISOTOPIQUE DU COLLAGENE

ET RECONSTITUTION DU REGIME ALIMENTAIRE D'HUMAINS ANCIENS

La composition isotopique en carbone et en azote du collagène osseux et dentaire des mammifères est directement liée à celle de la composante protéique de leur alimentation (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Ambrose et Norr, 1993 ; Tieszen et Fagre, 1993). Ainsi, des individus ayant consommé une alimentation dont la composante protéique présentait une différence sensible dans sa composition isotopique en carbone et/ou en azote présenteront une différence similaire dans leur collagène. Pour des os extraits de fouilles archéologiques, il sera possible d'établir l'existence de telles différences alimentaires si le collagène est encore suffisamment bien conservé. Deux conditions sont donc nécessaires pour pouvoir appliquer l'approche biogéochimique à des restes osseux anciens : conservation du collagène et existence de ressources alimentaires à compositions isotopiques contrastées. Une étude préalable de la faune permet de vérifier ces deux points. La présence de collagène dans les restes squelettiques

¹ Laboratoire de Biogéochimie Isotopique, Université P. et M. Curie, CNRS-INRA, UMR 7618, 4 Place Jussieu, 75 252 Paris cedex 05, France.

fossiles est testée par une analyse de la quantité d'azote présente dans les ossements. En effet, cette quantité d'azote reflète la quantité de collagène encore présent dans les os anciens (Bocherens *et al.*, 1997a, 1997b). La vérification de l'état de conservation des caractéristiques isotopiques de ce collagène résiduel se fait en vérifiant que les teneurs isotopiques obtenues sur des échantillons d'espèces animales aux régimes alimentaires connus, sont cohérentes avec les résultats obtenus sur des représentants actuels ou fossiles des mêmes espèces (Bocherens, sous presse). Cette étape permet également d'établir des groupes isotopiquement différents au sein de la faune, et donc d'estimer les sources alimentaires isotopiquement discernables, potentiellement accessibles aux hominidés du site.

Les différences de teneurs isotopiques qui vont nous intéresser concernent les couples d'isotopes suivants : $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Comme les variations de teneurs isotopiques mesurées dans la nature sont toujours faibles, ces variations sont exprimées sous forme de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ². Dans un contexte environnemental du type de la grotte Scladina, milieu continental d'Europe occidentale, les contrastes isotopiques que l'on peut escompter à partir d'autres études du même type sont une différenciation entre végétation forestière "fermée" et de prairie "ouverte", avec des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sensiblement plus basses pour les plantes de milieu fermé que pour celles de milieu ouvert en raison de l'effet canopée (van der Merwe et Medina, 1991 ; Rodière *et al.*, 1996). Comme les animaux reflètent dans leurs tissus les $\delta^{13}\text{C}$ de leur nourriture, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du collagène des individus dont l'alimentation provient d'un sous-bois forestier seront sensiblement plus basses que celles d'individus dont l'alimentation provient d'une prairie ouverte. Pour ce qui est des teneurs en ^{15}N , des différences existent entre les plantes en fonction de certaines caractéristiques des sols (Nadelhofer et Fry, 1994). Comme les animaux s'enrichissent en ^{15}N par rapport à leur nourriture (leurs $\delta^{15}\text{N}$ sont de 3 à 4 ‰ plus élevés que ceux de leur nourriture : Minagawa et Wada, 1984), le collagène d'herbivores présente des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ supérieures de 3 à 4 ‰ par rapport à celui des plantes qu'ils consomment, tandis que celui de carnivores présente des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ supérieures de 3 à 4 ‰ par rapport à celui des herbivores dont ils se nourrissent. Cet enrichissement peut être plus marqué en milieu aride (Heaton *et al.*, 1986 ; Ambrose, 1991 ; Gröcke *et al.*, 1997). Pour ce qui est des humains, leur collagène présentera un $\delta^{13}\text{C}$ similaire à celui de la moyenne des protéines de leur alimentation, tandis que le $\delta^{15}\text{N}$ de leur collagène sera plus élevé de 3 à 4 ‰ par rapport à la moyenne des protéines de leur nourriture, d'où provient leur azote. Pour résumer, il est théoriquement possible de distinguer dans un milieu continental du type de celui de la grotte Scladina par les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène les origines suivantes pour les protéines alimentaires : végétaux de sous-bois forestier, végétaux de prairie, viande d'herbivores forestiers, viande d'herbivores de prairie (figure 1), à partir du moment où une calibration a été effectuée par rapport aux herbivores et carnivores du site étudié. La présence de protéines provenant de poissons d'eau douce est

² la notation "delta" est la suivante : $\delta^{\text{EX}} = (\text{R}_{\text{échantillon}}/\text{R}_{\text{référence}} - 1) \cdot 1000$ (‰), où X désigne N ou C, E désigne 15 ou 13 respectivement, et R correspond aux rapports isotopiques $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ et $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ respectivement. Les références internationales sont le carbonate PDB pour $\delta^{13}\text{C}$ et l'azote atmosphérique pour $\delta^{15}\text{N}$. 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.

également repérable, car ces poissons présentent généralement des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus basses que celles des animaux terrestres et des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées (Dufour *et al.*, sous presse). Chez les très jeunes individus de mammifères, y compris d'humains, les $\delta^{15}\text{N}$ sont sensiblement plus élevés que ceux des adultes de la même population en raison de la consommation de lait, enrichi en ^{15}N par rapport à la nourriture des adultes (Fogel *et al.*, 1989). Cependant, cet effet s'estompe avec l'âge et le collagène osseux d'individus d'une dizaine d'années, âge à la mort, estimé pour le Néandertalien (Otte *et al.*, 1993), ne reflètent plus cet effet (Katzenberg et Pfeiffer, 1995).

C'est à partir de ces bases théoriques qu'a été engagée l'étude biogéochimique des restes osseux de la grotte Scladina. Une première étape a consisté à étudier par cette approche les restes fauniques de la couche la moins ancienne présentant un matériel abondant et homogène, la couche 1A. Les résultats de cette première étude ont montré que le matériel examiné était tout à fait favorable à une telle étude et ont fait l'objet d'une publication (Bocherens *et al.*, 1997a).

MATERIEL DE LA COUCHE 4 ETUDIE

Un échantillonnage de départ de 57 fragments osseux ou dentaires a été effectué à partir de l'ensemble du matériel ostéologique récolté dans la couche 4 de Sclayn. La teneur en azote de l'os total a été mesurée par un analyseur élémentaire carbone-azote Carlo Erba NA1500 sur 5 mg de poudre d'échantillon. Des études précédentes ont montré que la quantité de collagène préservée dans un os fossile pouvait être estimée grâce à cette teneur en azote (Bocherens *et al.*, 1997a, 1997b). Parmi ces échantillons, seuls ceux présentant une teneur en azote supérieure à 0,4 % (c'est à dire environ le dixième du contenu en azote d'un os frais) ont été retenus pour l'extraction du collagène. Les résultats des analyses effectuées sur de tels échantillons appartenant à des espèces sélectionnées pour l'interprétation paléalimentaire, c'est à dire des espèces herbivores ou carnivores, sont présentés dans le tableau 1, ainsi que les résultats obtenus sur un fragment d'os de 50 mg prélevé dans la cavité dentaire de la première molaire supérieure droite dans le fragment de maxillaire supérieur (SCLA 4A - 2).

METHODE D'EXTRACTION ET D'ANALYSE ISOTOPIQUE DU COLLAGENE

En raison de la faible quantité de matériel osseux humain disponible pour l'extraction de collagène, une optimisation de la technique d'extraction était nécessaire. Le protocole standard utilisé pour l'extraction du collagène d'os pléistocène est basé sur les propriétés de solubilisation sélective des différentes fractions d'un os fossile dans des solutions chimiques (Longin, 1971). 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. Comme le collagène natif est une molécule relativement insoluble à froid, l'élimination de ces phases contaminantes se fait par passage dans une solution d'acide chlorhydrique (HCl) molaire, suivi du passage dans une solution de

soude (NaOH à 0,125 M) pour éliminer les acides humiques, puis gélatinisation (Bocherens *et al.*, 1991, 1997a). Cette technique est rapide et n'apporte pas de contamination organique, mais elle peut détruire le collagène fragilisé. Il a été remarqué que le passage dans une solution de soude provoque une solubilisation d'une partie du collagène et une baisse du rendement d'extraction (Chisholm *et al.*, 1983 ; Boutton *et al.*, 1984 ; Katzenberg, 1989). Sur un certain nombre d'échantillons osseux de la couche 4, ainsi que des couches 2 et 3, une comparaison a été effectuée entre les résultats d'extractions utilisant la soude ou ne l'utilisant pas. Il est apparu que le rendement d'extraction sans utiliser la soude est au moins égal, mais le plus souvent deux à trois fois plus élevé qu'en utilisant la soude (figure 2). Il est cependant nécessaire de vérifier que le collagène extrait sans NaOH n'est pas resté contaminé par les éventuels acides humiques qui n'auraient pas été éliminés par le traitement simplifié. Une comparaison des teneurs en carbone et en azote de collagènes extraits de fossiles de Sclayn avec et sans soude, avec celles de collagènes extraits d'os actuels, est présentée sur la figure 3. Il apparaît clairement que les pourcentages d'azote et de carbone de tous les échantillons varient dans la même gamme (N>13%, C>35%) et que leurs C/N atomiques sont compris entre 2,9 et 3,6, valeurs considérées comme représentant du collagène non altéré (DeNiro, 1985). Une comparaison des $\delta^{13}\text{C}$ et des $\delta^{15}\text{N}$ de collagènes extraits avec ou sans soude à partir des mêmes échantillons (figure 4) montre que la différence entre les deux valeurs reste comprise dans l'erreur analytique ($\pm 0,1 \text{ ‰}$ pour $\delta^{13}\text{C}$ et $\pm 0,2 \text{ ‰}$ pour $\delta^{15}\text{N}$). Il est donc clair que la suppression du traitement par NaOH augmente significativement le rendement d'extraction sans modifier sensiblement la qualité biochimique et isotopique du collagène extrait. La plupart des échantillons, y compris le Néandertalien, ont donc été extraits sans utiliser le traitement à la soude. L'analyse isotopique a été réalisée par combustion d'un milligramme de collagène dans un analyseur élémentaire carbone-azote Carlo Erba NA1500 connecté à un spectromètre de masse isotopique VG Sira 10 (Bocherens *et al.*, sous presse). L'analyseur élémentaire permet la mesure précise des teneurs en carbone et azote de l'échantillon. Les abondances isotopiques sont exprimées sous forme de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ et l'erreur analytique est respectivement de $\pm 0,1 \text{ ‰}$ et $\pm 0,2 \text{ ‰}$.

QUALITE DU COLLAGENE

La qualité chimique du collagène extrait des échantillons fossiles est estimée par ses teneurs en carbone et en azote (Ambrose, 1990) et par le rapport C/N (DeNiro, 1985). Tous les échantillons analysés ont fourni un collagène dont les rapports C/N sont compris entre 2,9 et 3,6 (figure 5). Dans certains cas, les teneurs en carbone et azote sont inférieures à celles mesurées sur du collagène extrait d'os actuels, mais même dans ces cas, les teneurs sont supérieures aux valeurs limites proposées par Ambrose (1990) pour des échantillons de bonne qualité isotopique : 5,5 %N et 15,3 % C. Seul un échantillon (SC13200) présente des teneurs légèrement inférieures, mais le C/N est égal à 3,2, et les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de cet échantillon sont compris dans la gamme de l'espèce (Tableau 1).

La vérification de la qualité isotopique du collagène extrait peut être faite en considérant les éventuelles dérives de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ au sein d'une espèce en fonction de la quantité de collagène conservée (Fizet *et al.*, 1995). Comme le nombre d'individus, par espèces

analysées, est relativement limité pour la couche 4 de Sclayn, les variations de la différence entre le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène d'un individu par rapport à la moyenne de son espèce ont été considérées (figure 6). Il apparaît clairement qu'aucune tendance significative n'est présente pour les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la quantité de collagène perdue.

Au vu de ces données, les signatures isotopiques des collagènes extraits des ossements fossiles sont considérées comme n'étant pas significativement différentes de celles enregistrées par les individus vivants.

REGIME ALIMENTAIRE DU NEANDERTALIEN

Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène extrait des fragments squelettiques de différentes espèces de la couche 4 de Sclayn sont présentés sur la figure 7. Les individus apparaissent relativement groupés selon leur espèce ou leur groupe trophique. Les $\delta^{13}\text{C}$ sont plus bas pour les herbivores et les ours des cavernes que pour les carnivores et le Néandertalien, seuls les $\delta^{13}\text{C}$ des carnivores et des chevaux ne sont pas significativement différents (test-t de Student, Tableau 2). Les ours des cavernes, les chevaux, les daims et les carnivores présentent des $\delta^{15}\text{N}$ significativement différents entre eux (Tableau 2), bien qu'il y ait un recouvrement des gammes de valeurs pour les daims et les carnivores (figure 7). Le Néandertalien présente le $\delta^{15}\text{N}$ le plus élevé (tableau 1, figure 7). L'environnement végétal à l'époque du dépôt de la couche 4 est considéré comme forestier (Cordy et Bastin, 1992). Les $\delta^{13}\text{C}$ de la faune reflètent cet environnement forestier, notamment par comparaison avec les $\delta^{13}\text{C}$ des mêmes groupes trophiques pour la couche 1A (Bocherens *et al.*, 1997a), où l'environnement est une steppe ouverte (Cordy et Bastin, 1992). La figure 8 présente les moyennes et écarts-types des collagènes d'herbivores, d'ours des cavernes et de carnivores pour les couches 1A et 4 de Sclayn, les $\delta^{13}\text{C}$ des carnivores présentant une différence moins marquée entre les deux couches que celles des herbivores et des ours des cavernes. Les $\delta^{15}\text{N}$ des carnivores sont plus élevés que ceux des herbivores ($8,9 \pm 1,0$ ‰ contre $7,2 \pm 1,3$ ‰) mais la différence est moins grande que celles habituellement mesurées entre deux niveaux trophiques (3 à 4 ‰). Cette constatation, associée au fait que les $\delta^{13}\text{C}$ des herbivores sont nettement plus bas que ceux des carnivores, suggère que les carnivores analysés n'ont pas consommé uniquement de la viande des herbivores analysés. D'après leurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, il semblerait que les carnivores ont consommé également de la viande d'herbivores de milieu plus ouvert, aux $\delta^{13}\text{C}$ de l'ordre de -21 ‰ et aux $\delta^{15}\text{N}$ de l'ordre de 5 à 6 ‰, similaires à celles des chevaux SC14300 et SC14500, ou des herbivores de la couche 1A, en milieu ouvert. Une interprétation possible est que les ossements d'herbivores de la couche 4 proviennent de populations d'un milieu forestier proche du site, tandis que les carnivores ont, au cours de leur vie, consommé des proies de milieux plus éloignés de la grotte et plus ouverts, d'où leurs signatures isotopiques particulières.

Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène du Néandertalien sont assez proches de ceux des carnivores (figure 7). Ceci suggère une source de protéines isotopiquement similaire à celle des carnivores, et donc probablement constituée de la viande d'herbivores de milieu plutôt ouvert.

Une source de protéines végétales de milieu fermé aurait entraîné des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ nettement plus bas, similaires à ceux des ours des cavernes (Bocherens *et al.*, 1994). Deux Néandertaliens du site de Marillac (Charentes, France), datés de 40 000 à 45 000 ans BP, présentaient également des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ similaires à ceux des carnivores du site (figure 8, Fizet *et al.*, 1995). Or, ces individus vivaient dans un environnement plus froid et plus steppique que celui de la couche 4 de Sclayn. Pourtant, il semble que malgré les nettes différences d'environnements, et donc de ressources alimentaires disponibles, les Néandertaliens de Marillac et celui de Sclayn ont favorisé la consommation de protéines animales de milieu ouvert.

Analyse	espèce	pièce	N° fouille	% N os	rend. mg.g ⁻¹	% C	% N	C/N	δ ¹³ C ‰	δ ¹⁵ N ‰	
SC14303	<i>Equus (caballus)</i>	dent sup	SC83 57	1,0	15,7	35,0	12,6	3,2	-20,5	5,3	s
SC14400	<i>Equus (caballus)</i>	dent sup	SC83 125	0,5	12,4	28,8	10,8	3,1	-23,1	7,9	
SC14500	<i>Equus (caballus)</i>	dP2 sup	SC89 101	1,6	61,2	40,0	14,4	3,2	-21,1	4,9	
SC14600	<i>Equus (caballus)</i>	phalange I	SC83 123	1,8	33,2	40,9	14,9	3,2	-25,1	5,6	
					chevaux :			moyenne	-22,4	5,9	
								écart-type	1,8	1,2	
SC13100	<i>Dama dama</i>	phalange III	SC86 62	1,1	72,3	40,0	14,3	3,2	-23,3	8,2	
SC13200	<i>Dama dama</i>	phalange III	SC86 117	0,4	n.d.	12,0	4,3	3,2	-22,3	7,3	
SC13503	<i>Dama dama</i>	dent sup	S83 137	0,8	15,1	26,1	9,7	3,1	-24,6	8,6	s
SC18900	<i>Dama dama</i>	radius	SC85 185	1,9	20,9	40,2	14,9	3,2	-22,6	9,7	s
SC19000	<i>Dama dama</i>	radius	SC83 123	1,7	12,0	41,1	15,1	3,2	-22,8	7,2	s
SC19100	<i>Dama dama</i>	radius	SC83 69	0,9	17,6	42,6	15,6	3,2	-23,9	8,2	s
SC19200	<i>Dama dama</i>	phalange	SC86 87	1,4	9,6	41,0	14,9	3,2	-21,8	7,0	s
SC19300	<i>Dama dama</i>	phalange	SC F15 2	1,1	9,9	38,5	14,2	3,2	-23,1	7,2	s
SC19400	<i>Dama dama</i>	phalange	SC83 62	1,8	12,3	42,2	15,4	3,2	-22,9	6,8	s
SC19600	<i>Dama dama</i>	phalange	SC86 97	1,8	13,3	35,8	13,3	3,1	-22,4	6,4	s
					daims :			moyenne	-23,0	7,7	
								écart-type	0,8	0,9	
					herbivores :			moyenne	-22,8	7,2	
								écart-type	1,2	1,3	
SC11603	<i>Ursus spelaeus</i>	phalange I	SC83 65	2,1	76,8	42,6	15,3	3,2	-23,3	3,7	s
SC11903	<i>Ursus spelaeus</i>	phalange I	SC86 113	1,2	38,3	40,5	15,0	3,2	-23,1	3,0	s
SC13700	<i>Ursus spelaeus</i>	phalange	SC86 87	0,9	16,0	29,4	11,0	3,1	-23,0	3,3	
SC14003	<i>Ursus spelaeus</i>	phalange II	SC86 113	1,7	39,6	35,6	13,2	3,1	-23,6	4,5	s
					ours des cavernes :			moyenne	-23,2	3,6	
								écart-type	0,2	0,6	
SC12603	<i>Panthera (Leo) spelaea</i>	phalange	SC83 (F122)	0,8	15,0	24,0	8,8	3,2	-19,2	10,3	s
SC21300	<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	métatarse	SC83 125	1,2	10,4	37,0	13,6	3,2	-20,3	8,9	s
SC21500	<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	métacarpe	SC86 58 3	1,2	n.d.	39,5	14,6	3,2	-21,1	7,9	s
SC21600	<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	canine	SC82 9	1,1	n.d.	33,5	12,3	3,2	-20,1	9,6	s
SC20200	<i>Canis lupus</i>	métacarpe	SC F10 8419	0,8	1,7	38,7	14,2	3,2	-20,2	7,6	s
					carnivores :			moyenne	-20,2	8,9	
								écart-type	0,6	1,0	
SC18800	<i>Homo neandertalensis</i>	maxillaire	SCLA 4A-2	n.d.	62,0	38,7	14,1	3,2	-19,9	10,9	s

Tableau 1 : liste des échantillons et des résultats obtenus pour la couche 4 de Sclayn. Les rendements sont exprimés en milligrammes de collagène par gramme d'os (mg.g⁻¹). Dans la dernière colonne, « s » désigne les échantillons dont le collagène a été extrait sans soude.

$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N}$	cheval	daim	ours des cavernes	carnivores
cheval		NS, S	NS, S	NS, S
daim	NS, S		NS, S	S, S
ours des cavernes	NS, S	NS, S		S, S
carnivores	NS, S	S, S	S, S	

Tableau 2 : résultats des tests-t de Student. S désigne les cas où $p > \sigma_{0.05}$; NS désigne les cas où la différence entre les valeurs n'est pas statistiquement significative.

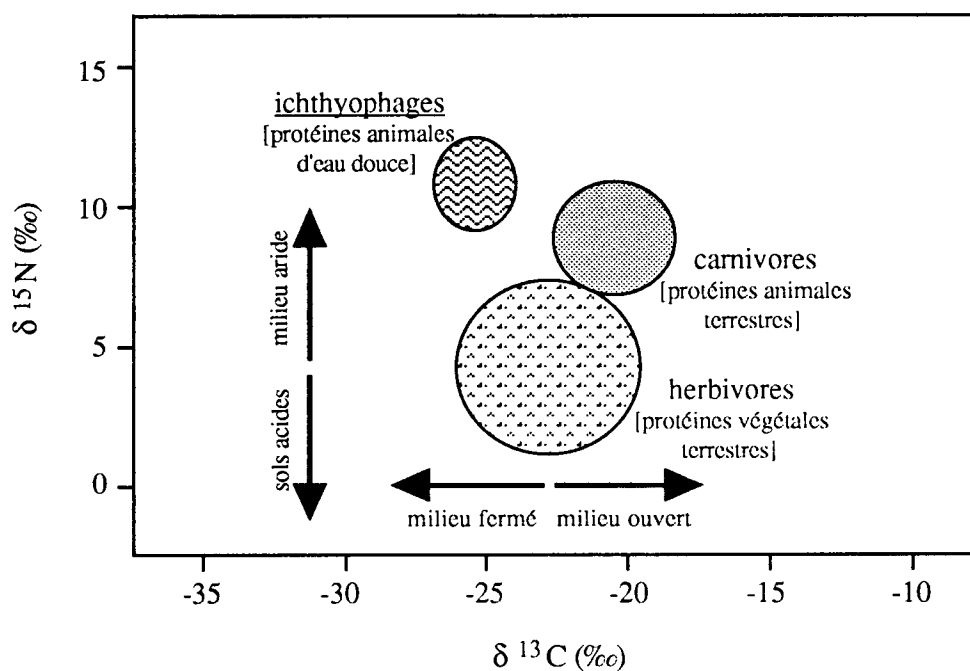


Figure 1 : teneurs isotopiques en carbone et azote indicatives du collagène osseux de mammifères consommant différents types de protéines disponibles en milieux tempérés et froids.

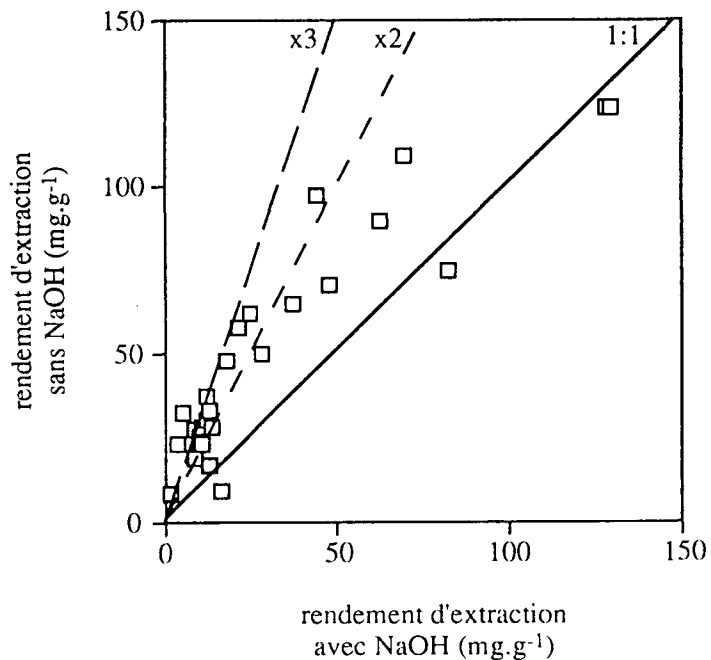


Figure 2 : comparaison des rendements d'extraction de collagène sur des ossements fossiles de Sclayn avec ou sans NaOH dans le protocole d'extraction.

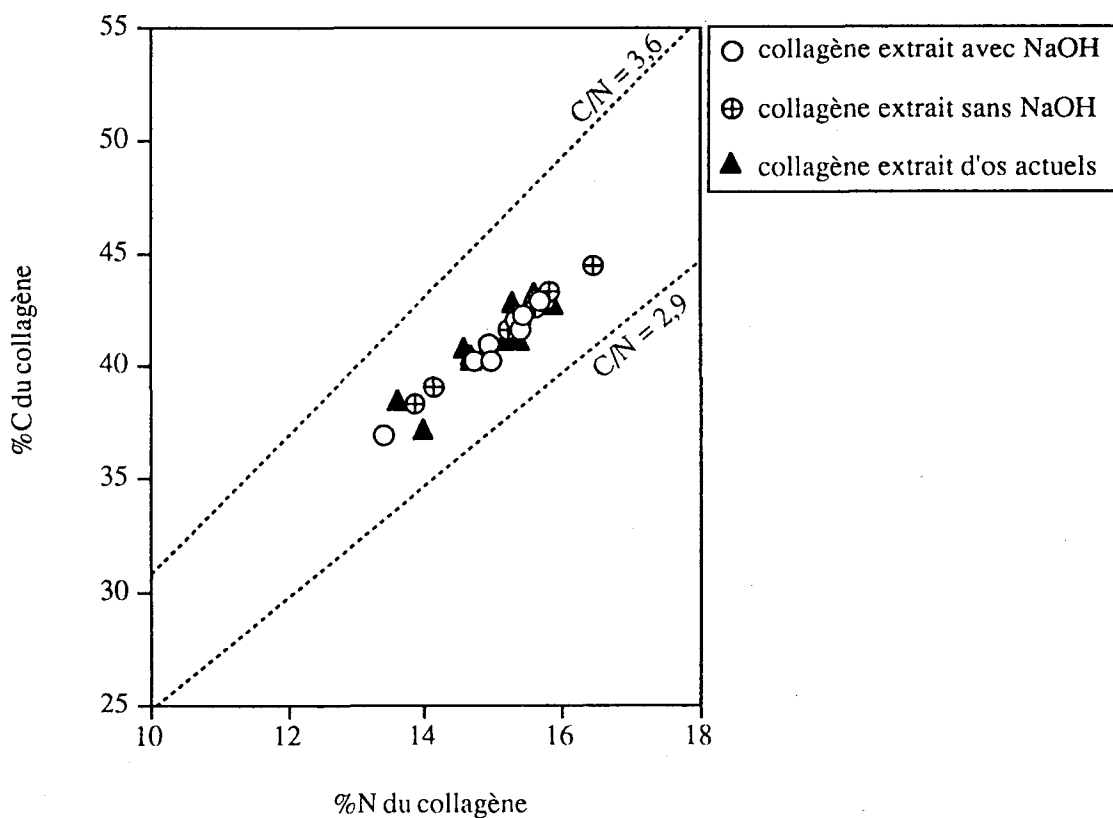


Figure 3 : comparaison des teneurs en C et N des collagènes extraits d'os actuels, d'échantillons de Sclayn avec ou sans NaOH. Les C/N sont exprimés en rapports atomiques. Les valeurs des collagènes d'os actuels sont tirées de Bocherens *et al.* (1996).

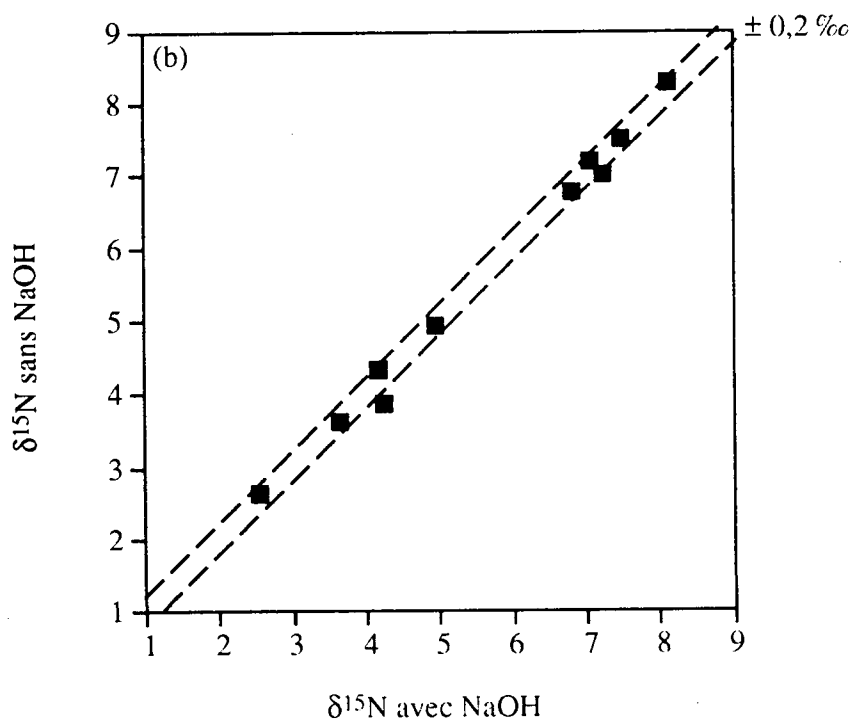
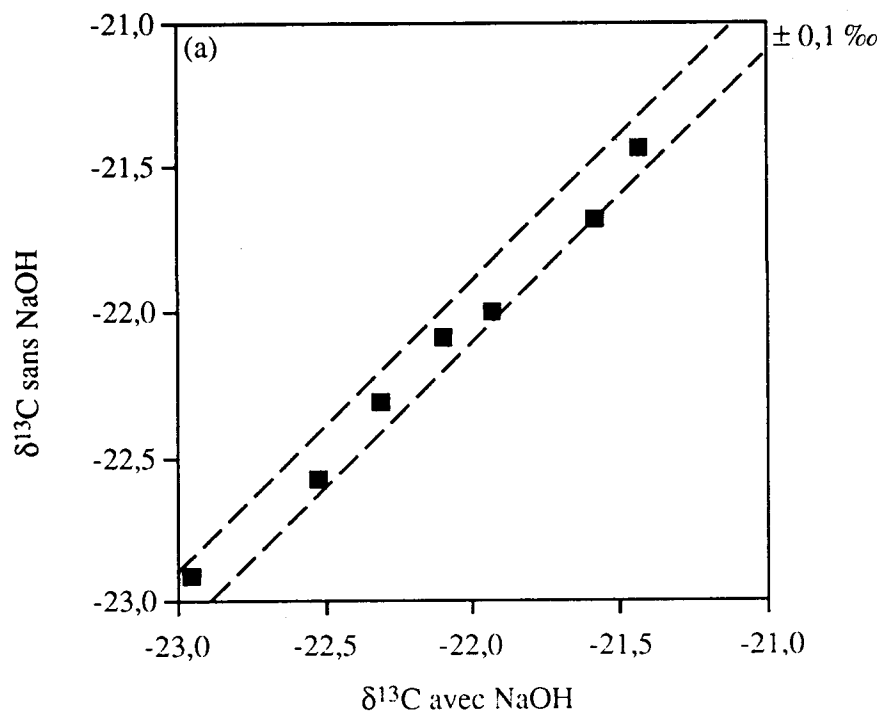


Figure 4: comparaison des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de collagènes extraits d'ossements de Sclayn avec ou sans NaOH.

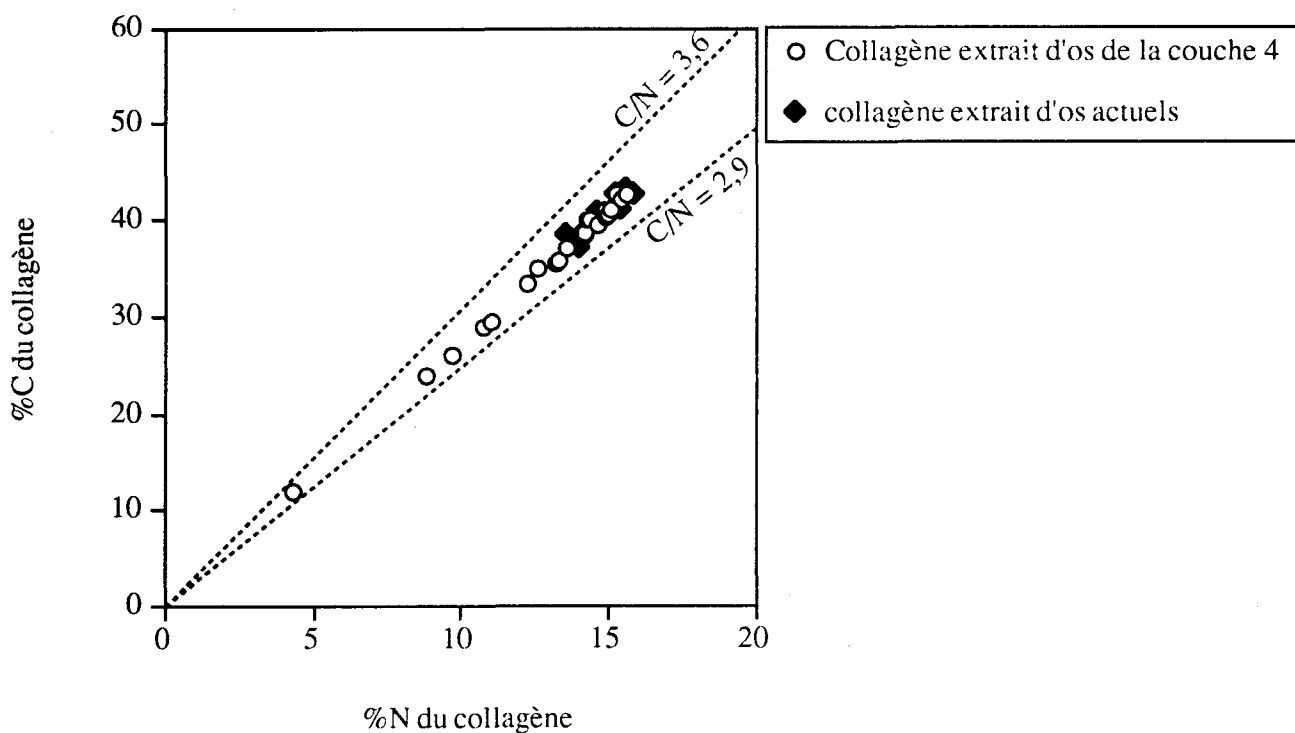


Figure 5 : teneurs en C et N de collagènes extraits d'échantillons de la couche 4. Les C/N sont exprimés en rapports atomiques. Les valeurs des collagènes d'os actuels sont tirées de Bocherens *et al.* (1996).

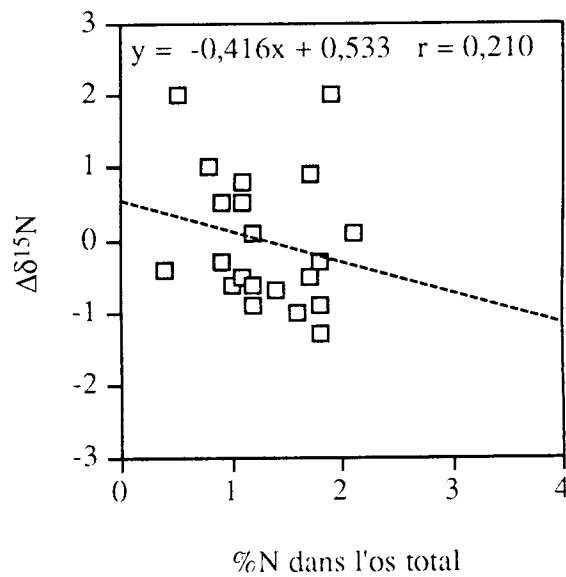
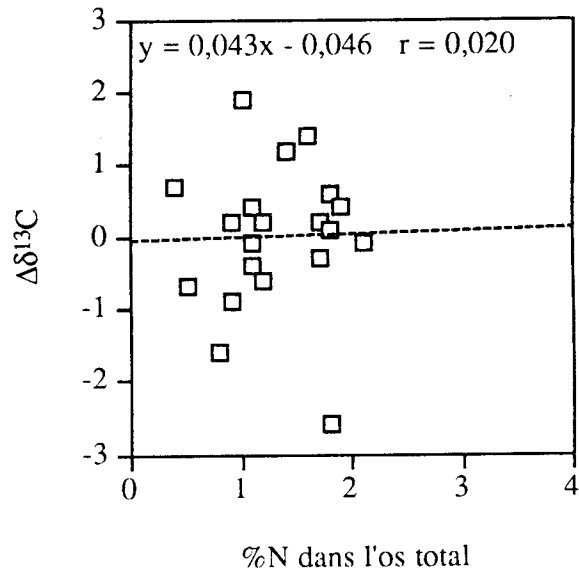
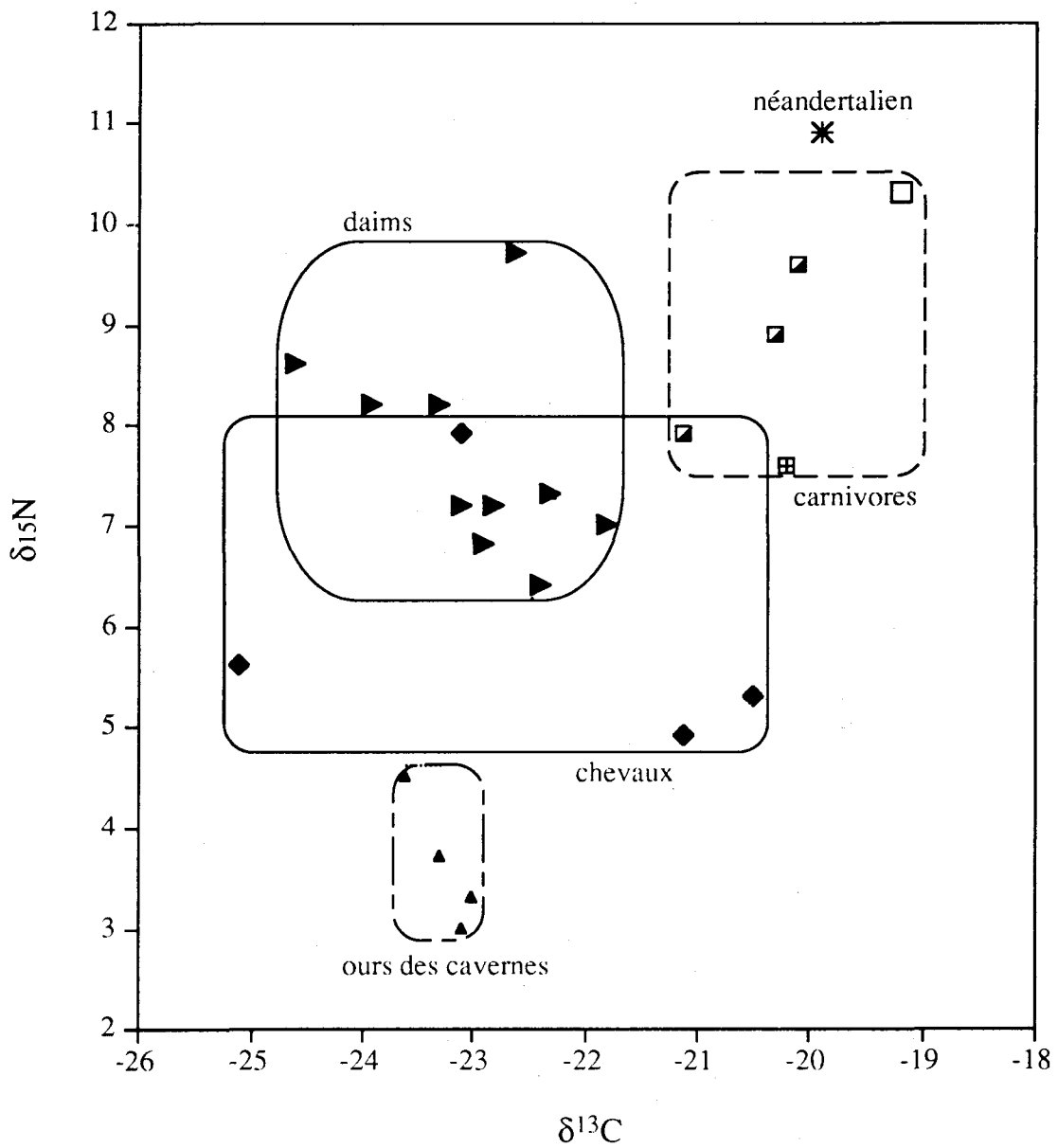


Figure 6 : variations des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de collagènes extraits d'échantillons de la couche 4 par rapport aux valeurs moyennes de l'espèce ($\Delta\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{échantillon}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{espèce}}$ et $\Delta\delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{échantillon}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{espèce}}$).



<i>Equus</i>	◆	□	<i>Panthera leo</i>
<i>Dama dama</i>	▶	◼	<i>Crocuta crocuta</i>
<i>Ursus spelaeus</i>	▲	▣	<i>Canis lupus</i>
*			<i>Homo sapiens neandertalensis</i>

Figure 7 : $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des collagènes extraits des échantillons de la couche 4.

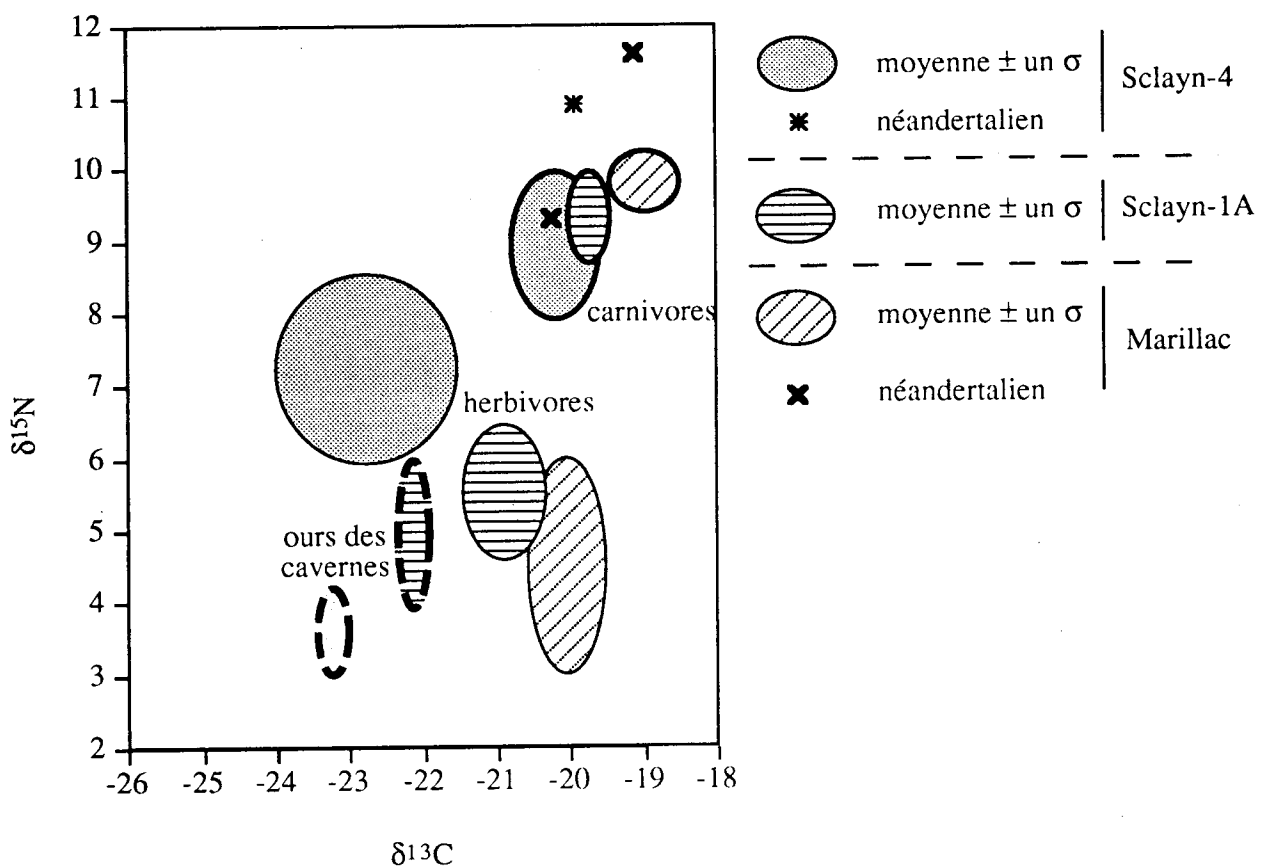


Figure 8 : comparaison des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (moyenne \pm écart-type) dans la couche 4 de Sclayn, dans la couche 1A de Sclayn et à Marillac. Les valeurs pour la couche 1A sont tirées de Bocherens *et al.* (1997a). Les valeurs pour Marillac sont calculées d'après Fizet *et al.* (1995), sans compter les échantillons de la couche 7.

BIBLIOGRAPHIE

- AMBROSE S.H., 1990,
Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *J. Archaeol. Sci.*, 17 : 431-451.
- AMBROSE S.H., 1991,
Effects of diet, climate and physiology on nitrogen isotope abundances in terrestrial foodwebs. *J. Archaeol. Sci.*, 18 : 293-317.
- AMBROSE S.H., NORR L., 1993,
Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate. In : Lambert J. et Grupe G. (Eds) *Prehistoric Human Bone, Archaeology at the Molecular Level*, Springer, Berlin : 1-37.
- BOCHERENS H., sous presse,
Preservation of isotopic signals (^{13}C , ^{15}N) in Pleistocene mammals. In : Ambrose S.H. et Katzenberg M.A. (Eds) *Close to the bone : Advances in chemical and isotopic approaches to paleodietary analysis*, New York, Plenum Press.
- BOCHERENS H., FIZET M., MARIOTTI A., LANGE-BADRE B., VANDERMEERSCH B., BOREL J.P., BELLON G., 1991,
Isotopic Biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) of fossil vertebrate collagen: implications for the study of fossil food web including Neandertal Man. *J. Hum. Evol.*, 20 : 481-492.
- BOCHERENS H., FIZET M., 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., PACAUD G., LAZAREY P., 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 : 31-44.
- BOCHERENS H., BILLIOU D., PATOU-MATHIS M., BONJEAN D., OTTE M., MARIOTTI A., 1997 a,
Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) of fossil mammal collagen from Scladina cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research*, 48 : 370-380.

BOCHERENS H., TRESSET A., WIEDEMANN F., GILIGNY F., LAFAGE F., LANCHON Y., MARIOTTI A., 1997 b,

Bone diagenetic evolution in two French Neolithic sites. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 168(5) : 555-564.

BOUTTON T.W., KLEIN P.D., LYNOTT M.J., PRICE J.E., TIESZEN L.L., 1984,

Stable carbon isotope ratios as indicators of prehistoric human diet. In : Turnlund J.R. et Johnson P.E. (Eds) *Stable Isotopes in Nutrition*, ACS Symposium Series, 258 : 191-204.

CHISHOLM B.S., NELSON D.E., HOBSON K.A., SCHWARCZ H.P., KNYF M., 1983,

Carbon isotope measurement techniques for bone collagen : notes for the archaeologist. *J. Archaeol. Sci.*, 10 : 355-360.

CORDY J.-M., BASTIN B., 1992,

Synthèse des études paléontologiques réalisées dans les dépôts de la grotte Scladina (Sclayn, Province de Namur). *Recherches aux grottes de Sclayn*, vol. 1, *Le contexte*. *E.R.A.U.L.*, 27, Liège : 153-156.

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., EPSTEIN S., 1978,

Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 42 : 495-506.

DeNIRO M.J., EPSTEIN S., 1981,

Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 45 : 341-351.

DUFOUR E., BOCHERENS H., GERDEAUX D., RUHLE C., MARIOTTI A. sous presse,

Stable carbon and nitrogen isotope approach to the distinction of Blaufelchen and Gangfisch (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance. *Archives für Hydrobiologie*.

FIZET M., MARIOTTI A., BOCHERENS H., LANGE-BADRE B., VANDERMEERSCH B., BOREL J.-P., 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). *J. Archaeol. Sci.*, 22 : 67-79.

FOGEL M. L., TUROSS N., OWSLEY D.W., 1989,

Nitrogen isotope tracers of human lactation in modern and archeological populations. *Annual Report of the Director of the Geophysical Laboratory*, Carnegie Instn. Washington, 1988-1989 : 111-117.

- GRÖCKE D.R., BOCHERENS H., MARIOTTI A., 1997,
Annual rainfall and nitrogen-isotope correlation in Macropod collagen: Application as a paleoprecipitation indicator. *Earth and Planetary Science Letters*, 153 : 279-285.
- HEATON T.H.E., VOGEL J.C., CHEVALLERIE G.v.l., COLLETT G., 1986,
Climatic influence on the isotopic composition of bone nitrogen. *Nature*, 322 : 822-824.
- KATZENBERG M.A., 1989,
Stable isotope analysis of archaeological faunal remains from Southern Ontario. *J. Archaeol. Sci.*, 16 : 319-329.
- KATZENBERG M.A., PFEIFFER S., 1995,
Nitrogen isotope evidence for weaning age in a nineteenth century canadian skeletal sample. In : Grauer A.L. (Ed.) *Bodies of Evidence*, John Wiley & Sons, Inc, 221-235.
- LONGIN R., 1971,
New method of collagen extraction for radiocarbon dating. *Nature*, 230 : 241-242.
- MINAGAWA M., WADA E., 1984,
Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains : further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48 : 1135-1140.
- NADELHOFFER K.J., FRY B., 1994,
Nitrogen isotope studies in forest ecosystems. In : Lajtha K. et Michener R.H. (Eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science*, Blackwell Scientific Publications : 22-44.
- OTTE M., TOUSSAINT M., BONJEAN D., 1993,
Découverte de restes humains immatures dans les niveaux moustériens de la grotte Scladina à Andenne (Belgique). *Bull. et Mém. de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 5 : 327-332.
- PATOU-MATHIS M., ce volume,
Origine et histoire de l'assemblage osseux de la couche 5 : comparaison avec la couche sus-jacente, non anthropique, 4.
- RODIERE E., BOCHERENS H., ANGIBAULT J.-M., MARIOTTI A., 1996,
Particularités isotopiques chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) : Implications pour les reconstitutions paléoenvironnementales. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 323 : 179-185.
- TIESZEN L. L., FAGRE T., 1993,
Effect of diet quality and composition on the isotopic composition of respiratory CO_2 , bone collagen, bioapatite, and soft tissues. In : Lambert J. et Grupe G. (Eds) *Prehistoric Human Bone, Archaeology at the Molecular Level*, Springer, Berlin, pp. 121-155.

TOUSSAINT M., OTTE M., BONJEAN D., BOCHERENS H., FALGUERES C. et YOKOYAMA Y., 1998,

Les restes humains néandertaliens immatures de la couche 4A de la grotte Scladina (Andenne, Belgique). *Académie des Sciences de Paris*, 326 : 737-742.

VAN DER MERWE N.J., MEDINA E., 1991,

The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia. *J. Archaeol. Sci.*, 18 : 249-259.