

Doctorat de l'Université de Toulouse

délivré en co-tutelle avec **Universita degli studi di Genova**
préparé à l'**Université Toulouse - Jean Jaurès**

Les insectes subfossiles des archives du sol : un nouveau proxy pour caractériser la paléobiodiversité et l'histoire Holocène des espaces montagnards d'Europe occidentale (Pyrénées, Alpes et Apennins)

Thèse présentée et soutenue, le 17 décembre 2025 par

Sarah PARRILLA

École doctorale

TESC - Temps, Espaces, Sociétés, Cultures

Spécialité

Archéologie

Unité de recherche

TRACES - Travaux et Recherches Archéologiques sur les Cultures, les Espaces et les Sociétés

Thèse dirigée par

Pierre MORET et Anna Maria STAGNO

Composition du jury

Mme Marie-Pierre RUAS, Présidente, MNHN Paris

M. Christophe BOUGET, Rapporteur, INRAE Val-de-Loire

M. Jean-Bernard HUCHET, Rapporteur, MNHN Paris

M. Philippe PONEL, Examineur, Aix-Marseille Université

M. Pierre MORET, Directeur de thèse, Université Toulouse - Jean Jaurès

Mme Anna Maria STAGNO, Co-directrice de thèse, Università degli studi di Genova

Membres invités

Mme Vanessa PY-SARAGAGLIA, CNRS Alpes

Mme Mélanie SAULNIER, Université Toulouse - Jean Jaurès

SOMMAIRE	
LISTE DES FIGURES	IV
LISTE DES TABLES	VII
RESUME	IX
ABSTRACT	XI
REMERCIEMENTS	XIII
TERMINOLOGIE	XVI
NOMENCLATURE	XVII
CHAPITRE I – INTRODUCTION	18
1. LES INSECTES AU SERVICE DES RECONSTRUCTIONS DES SOCIO-ECOSYSTEMES	19
1.1. <i>État de l'art</i>	19
1.2. <i>Limites, enjeux et méthodes pour une utilisation raisonnée des insectes anciens enfouis</i>	22
1.2.1. Conservation et taphonomie des insectes	23
1.2.2. Biais et limites de l'interprétation des assemblages paléoécologiques	25
2. CADRES SPATIO-TEMPORELS ET CONCEPTUELS	27
2.1. <i>Milieus, sociétés et trajectoires dans les socio-écosystèmes montagnards d'Europe occidentale</i>	27
2.2. <i>Reconstruire les trajectoires paléoécologiques des espaces montagnards : archives, proxies et échelles de reconstruction</i>	30
3. OBJECTIF DE L'ETUDE	34
CHAPITRE II – MATERIELS ET METHODES	37
1. LES PERIMETRES D'ETUDES	37
1.1. <i>L'ancien secteur minier des Argentières</i>	39
1.2. <i>Les vieilles forêts</i>	40
1.3. <i>Les forêts anciennes</i>	45
1.4. <i>Les prairies ouvertes d'altitude</i>	49
1.5. <i>Orthophotographies anciennes et photographies aériennes actuelles</i>	50
2. ÉCHANTILLONNAGE DE L'ENTOMOFAUNE ACTUELLE : LES CARABIDAE	51
2.1. <i>Stratégie d'échantillonnage</i>	52
2.1.1. Les piégeages de la vieille forêt de Burat	54
2.1.2. Les piégeages et échantillonnage à vue de Bernadouze	57
2.2. <i>Traitement taxonomique des insectes</i>	57
2.3. <i>Analyses statistiques du corpus</i>	58
2.3.1. Composition des assemblages	58
2.3.2. Identification des espèces indicatrices	59
3. L'ENTOMOFAUNE ARCHIVEE DANS LES SOLS	60
3.1. <i>Stratégie d'échantillonnage</i>	61
3.1.1. Échantillonnage archéologique	61
3.1.2. Échantillonnage pédo-entomologique	62
3.1.2.1. Modalités d'échantillonnage	62
3.1.2.2. Méthode d'échantillonnage	62
3.2. <i>Extraction et identification des sclérites anciens</i>	66
3.2.1. Extraction des téguments	66
3.2.2. Identification des sclérites anciens	67
3.3. <i>Dégradation des sclérites et datation absolue</i>	68
3.3.1. L'indice de dégradation <i>post-mortem</i> (DPM) (ou <i>TSD index</i> , in: Parrilla et al., 2026)	68
3.3.2. La datation des sclérites d'insectes par le radiocarbone	76
3.4. <i>Classement écologique du corpus</i>	77
4. ANALYSES DES SOLS ET TESTS TAPHONOMIQUES	78
4.1. <i>L'analyse des sols</i>	78
4.2. <i>Analyses statistiques</i>	79
4.2.1. Modélisation des relations entre paramètres du sol et concentration de sclérite	80
4.2.2. Analyse statistique des profils de conservation des fosses pédologiques	80
4.2.3. Test de variabilité de la grille de dégradation <i>post-mortem</i> (DPM)	81

CHAPITRE III – RESULTATS	84
1. ÉVOLUTION RECENTE DU PAYSAGE	84
2. L'ENTOMOFAUNE ACTUELLE	91
2.1. <i>Les Carabidae de la vieille forêt de Burat (planche 1 et 2)</i>	91
2.2. <i>Le corpus de Carabidae de Bernadouze</i>	97
3. L'ENTOMOFAUNE PASSEE	99
3.1. <i>Profils des fosses</i>	99
3.1.1. Le site archéologique des Argentières	99
3.1.2. Les vieilles forêts	101
3.1.3. Les forêts anciennes	104
3.1.4. Les prairies d'altitudes	106
3.2. <i>Identification et distribution des téguments dans les fosses</i>	109
3.2.1. Le technosol des Argentières	109
3.2.2. Les vieilles forêts	112
3.2.3. Les forêts anciennes	117
3.2.4. Les prairies d'altitudes	123
3.3. <i>Éléments de chronologie : l'indice de dégradation post-mortem et la datation radiocarbone</i>	127
3.3.1. L'indice de dégradation <i>post-mortem</i>	127
3.3.1.1. Résultats pour le site archéologique des Argentières	127
3.3.1.2. Résultats pour les vieilles forêts	128
3.3.1.3. Les forêts anciennes	132
3.3.1.4. Les prairies d'altitudes	137
3.3.2. La datation radiocarbone	139
3.4. <i>Classement écologique du corpus ancien</i>	143
4. ANALYSES STATISTIQUES DES ACCUMULATIONS COMPOSITES ET ASSEMBLAGES ANCIENS	154
4.1. <i>Propriétés physico-chimiques des sols et enregistrement du signal insecte</i>	154
4.2. <i>Profils de dégradation des sols en fonction de l'histoire biotique du site</i>	159
4.3. <i>Dégradation de la chitine dans les accumulations composites et assemblages anciens</i>	161
CHAPITRE IV – DISCUSSION	168
1. STRUCTURE DES COMMUNAUTES ET VALEURS BIOINDICATRICES DES CARABIDAE	168
1.1. <i>Représentativité des piégeages et limites des données entomologiques collectées</i>	169
1.2. <i>Les communautés de Carabidae dans les différents milieux de Burat</i>	171
1.3. <i>Des espèces bioindicatrices ?</i>	173
2. QUALITE D'ARCHIVAGE DES SOLS ET RESISTANCE A LA DECOMPOSITION DES SCLERITES	178
2.1. <i>Les conditions de conservation, un facteur déterminant mais multifactoriel</i>	179
2.2. <i>L'état de fragmentation des insectes, un outil taphonomique ?</i>	184
2.3. <i>Conservation différentielle des taxons : biais de représentation</i>	185
3. PEUT-ON DETERMINER L'ANCIENNETE DES SCLERITES D'INSECTES RETROUVES DANS LES SOLS ?	187
3.1. <i>L'indice de dégradation post-mortem, un outil fiable pour estimer l'ancienneté ?</i>	188
3.1.1. Le DPM comme indicateur d'ancienneté relative et outil taphonomique	188
3.1.2. Limite d'interprétation : facteurs contextuels et taxonomiques	190
3.2. <i>La datation radiocarbone</i>	191
3.2.1. Hétérochronie des datations sur les sclérites d'insectes et les macro-restes végétaux	192
3.2.2. La chitine face à la datation radiocarbone	194
3.2.2.1. Sensibilité de la chitine face à la contamination	194
3.2.2.2. La faible quantité de carbone datable	196
3.2.3. Bioturbation et mélanges stratigraphiques	197
4. PEUT-ON UTILISER LES SCLERITES D'INSECTES POUR LA RECONSTRUCTION DES TRAJECTOIRES PALEOECOLOGIQUES DES ESPACES MONTAGNARDS ?	199
4.1. <i>Stratégies de sélection des fosses pour la reconstruction paléocéologique des environnements montagnards</i>	199
4.2. <i>Comment reconstruire des trajectoires paléocéologiques grâce à la thanatocénose entomologique des sols ?</i>	201
4.3. <i>Reconstruire les paysages passés</i>	202
4.3.1. Surreprésentation et absence de certaines classes écologiques	203
4.3.2. Perception des perturbations et des activités des sociétés passées	204
4.4. <i>Exemple de reconstructions paléocéologiques dans les Pyrénées</i>	205
4.4.1. La vieille forêt de Burat	206
4.4.2. La vieille forêt de Bois-Neuf	210

4.4.3. Le bassin versant des Argentières-Lacore	212
4.4.3.1. La prairie des Argentières (soulane)	213
4.4.3.2. La forêt ancienne de Lacore (ombrée)	215
CHAPITRE V – CONCLUSION	218
1. DYNAMIQUES DE CONSERVATION DU SIGNAL INSECTE : QUELS SOLS SONT FAVORABLES A LEUR UTILISATION POUR LA RECONSTRUCTION PALEOECOLOGIQUE ?	218
2. LES INSECTES ISSUS DES SOLS SONT-ILS ANCIENS ?	221
3. LES INSECTES DU SOL AU SERVICE DES RECONSTRUCTIONS PALEOECOLOGIQUES, BILAN DE LA DEMARCHE	222
3.1. <i>L'apport du piégeage de la famille des Carabidae</i>	222
3.2. <i>Les reconstructions paléoécologiques</i>	223
4. PERSPECTIVES DE DEVELOPPEMENT FUTURS	224
4.1. <i>Comprendre l'absence des Coléoptères arboricoles et saproxyliques dans les corpus des forêts anciennes et vieilles forêts</i>	225
4.2. <i>Comparer l'enregistrement de l'archive sol à celui de l'archive tourbière</i>	226
BIBLIOGRAPHIE	227
ANNEXES	268
TABLEAUX	269
<i>Prélèvements sols</i>	269
<i>Datations radiocarbones</i>	271
<i>Analyses du corpus ancien</i>	272
FIGURES	276
<i>Occupation actuelle des sols</i>	276
<i>Occupation passée des sols</i>	279
<i>Données paléoécologiques (charbons et pollens)</i>	280
PLANCHES	285
CARABIDAE ISSUS DES PIEGEAGES	286
SCLERITES ANCIENS	288

Liste des figures

Figure 1 : Schéma illustrant les principaux processus affectant le pré-enfouissement des vestiges d'insectes ainsi que les conditions et les différents agents de leur préservation ou remobilisation à court et long terme	24
Figure 2 : Localisation des périmètres d'étude	38
Figure 3 : Sondage pédo-entomologique des Argentières (ARGF2), situé dans la halde minière	39
Figure 4 : Localisation des zones d'étude et des fosses réalisées dans les vieilles forêts	41
Figure 5 : Cabane arasée, Bois-Neuf, à proximité de la fosse BOIF2	44
Figure 6 : Charbonnière retrouvée en surface, Barrada, à proximité de la fosse BARF1	44
Figure 7 : Exemple de pitfall traps mis en place dans la station S3-SB de Burat	53
Figure 8 : Transect altitudinal effectué dans le cadre des piégeages sur le site de Burat, avec photographie des lieux piégés	56
Figure 9 : Localisation des stations de piégeages sur le site de Burat	56
Figure 10 : Localisation des stations de piégeages sur le site de Bernadouze	57
Figure 11 : Localisation des fosses ARGF1 et ARGF2 dans le paysage de la mine des Argentières	61
Figure 12 : Localisation des fosses des Pyrénées centrales réalisées dans les vieilles forêts	64
Figure 13 : Localisation des fosses des Pyrénées centrales, Alpes et Apennins, réalisées dans les forêts anciennes	65
Figure 14 : Localisation des fosses des Pyrénées centrales, de Cerdagne et des Alpes italiennes, réalisées dans les prairies d'altitude	66
Figure 15 : Exemple sur <i>Pterostichus pumilio</i> , des divers états de fragmentation rencontrés dans le corpus	69
Figure 16 : Altérations de l'exosquelette des Coléoptères, visibles sur le corpus	71
Figure 17 : Altération pigmentaire des sclérites	74
Figure 18 : Spore de champignon adhérant à l'élytre d' <i>Anoplotrupes stercorosus</i>	75
Figure 19 : Perforations des sclérites	75
Figure 20 : Stries sur les sclérites	75
Figure 21 : Schéma montrant l'articulation sur le temps long des différentes archives mobilisées dans le cadre de cette thèse, dans le but de considérer les restes d'insectes issus des sols comme un <i>proxy</i> paléoécologique	83
Figure 22 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Barrada et Bois-Neuf	86
Figure 23 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Burat et des Argentières-Lacore	87
Figure 24 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Bernadouze et de Gerbonte	88
Figure 25 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Maggiorasca et Montieri	89
Figure 26 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Malniu et Pian Rosso	90
Figure 27 : Fréquence des observations des taxons dans les piégeages de Burat par milieu, basée sur l'abondance moyenne	92
Figure 28 : Courbe d'accumulation avec indice de Chao des insectes piégés de Burat sur les cinq stations de sous-bois	93
Figure 29 : Courbe d'accumulation avec indice de Chao des insectes piégés de Burat sur les trois stations « lisière forestière »	93
Figure 30 : Courbe d'accumulation avec indice de Chao des insectes piégés de Burat sur la modalité de prairie	94
Figure 31 : Dendrogramme de Bray-Curtis, réalisé sur les stations de Burat	95
Figure 32 : NMDS des stations de Burat (ordination Bray-Curtis)	96
Figure 33 : Fréquence des observations des taxons dans les piégeages de Bernadouze par milieu, voir tab. 25 pour le code espèce	98
Figure 34 : Profils stratigraphiques des coupes réalisées sur le site archéologique des Argentières	100

Figure 35 : Profils des fosses réalisées dans les vieilles forêts _____	103
Figure 36 : Profils des fosses réalisées dans les forêts anciennes italiennes _____	106
Figure 37 : Profils des fosses de prairies d'altitudes _____	108
Figure 38 : Nombre de sclérites d'insectes dans les fosses du site archéologique des Argentières (secteur minier) _____	110
Figure 39 : Nombre de sclérites d'insectes dans les fosses des vieilles forêts (Barrada, Bois-Neuf et Burat) _____	114
Figure 40 : Nombre de sclérites d'insectes dans les fosses des forêts anciennes (Bernadouze, Lacore, Gerbonte, Maggiorasca et Montieri) _____	118
Figure 41 : Nombre de sclérites d'insectes dans les fosses des prairies d'altitudes (Argentières, Bernadouze, Malniu et Pian Rosso) _____	123
Figure 42 : Répartition des degrés de fragmentation des sclérites identifiés dans les fosses archéologiques _____	127
Figure 43 : Résultats de l'application de la grille de dégradation <i>post-mortem</i> sur le site archéologique des Argentières (secteur minier) _____	128
Figure 44 : Résultats de l'application de la grille de dégradation <i>post-mortem</i> sur les fosses des vieilles forêts _____	131
Figure 45 : Répartition des degrés de fragmentation des sclérites identifiés dans les fosses pédologiques des vieilles forêts _____	132
Figure 46 : Répartition des degrés de fragmentation des sclérites identifiés dans les fosses pédologiques des forêts anciennes _____	135
Figure 47 : Résultats de l'application de la grille de dégradation <i>post-mortem</i> sur les fosses des forêts anciennes _____	136
Figure 48 : Répartition des degrés de fragmentation des sclérites identifiés dans les fosses pédologiques des prairies d'altitudes _____	138
Figure 49 : Résultats de l'application de la grille de dégradation <i>post-mortem</i> sur les fosses des prairies d'altitudes _____	139
Figure 50 : Calibration des dates obtenues sur <i>Otiorhynchus</i> sp. et <i>Pterostichus pumilio</i> , intervalle à 95,4 % de probabilité _____	140
Figure 51 : Dates radiocarbone calibrées des sclérites d'insectes, avec un intervalle à 95,4 % de probabilité _____	140
Figure 52 : Calibration des dates obtenues sur <i>Carabus convexus</i> et <i>Abies alba</i> , dans l'US 3 des ARGF1 en relation avec la coupe stratigraphique, intervalle à 95,4 % de probabilité _____	141
Figure 53 : Projection des datations radiocarbone sur la coupe de BURF1 _____	142
Figure 54 : Répartition des classes écologiques au sein des fosses du site minier des Argentières _____	151
Figure 55 : Répartition des classes écologiques au sein des fosses des vieilles forêts (Barrada, Bois-Neuf et Burat) _____	152
Figure 56 : Répartition des classes écologiques au sein des fosses des forêts anciennes (Bernadouze, Lacore, Gerbonte, Maggiorasca et Montieri) _____	153
Figure 57 : Répartition des classes écologiques au sein des fosses des prairies d'altitudes (Argentières, Bernadouze, Malniu et Pian Rosso) _____	153
Figure 58 : Exploration visuelle de la relation entre les variables du sol (rapport C/N, hydromorphie et pH) et le nombre de sclérites contenu dans les niveaux A _____	155
Figure 59 : Graphique montrant les comptages observés et les comptages théoriques _____	156
Figure 60 : Répartition des stades de dégradation tout niveau confondu par fosse _____	159
Figure 61 : Modélisation de la régression binomiale, entre les stades de dégradation et le nombre de sclérites dans les fosses pédologiques _____	160
Figure 62 : Composition relative des familles d'insectes selon les stades de dégradation (S0 à S3) _____	161
Figure 63 : Répartition des familles d'insectes selon les stades de dégradation (test du χ^2) _____	162
Figure 64 : Heatmap des résidus standardisés obtenus avec le test du χ^2 _____	164
Figure 65 : Résultats de l'ACP entre les stades de dégradation et l'indice IR _____	166

Liste des figures en annexe

Figure 66 : Occupation actuelle du sol sur le bassin des Argentières-Lacore (en 2025) _____	276
Figure 67 : Occupation actuelle du sol sur le site de Bernadouze (en 2025) _____	276

Figure 68 : Occupation actuelle du sol dans la forêt de Gerbonte (en 2025)	277
Figure 69 : Occupation actuelle du sol de la forêt de Maggiorasca (en 2025)	277
Figure 70 : Occupation du sol dans la forêt de Montieri (en 2019)	278
Figure 71 : Occupation du sol autour de la fosse MALF1 (en 2019)	278
Figure 72 : Occupation du sol au niveau de la fosse PIAF1 (en 2019)	279
Figure 73 : Carte ancienne de la zone de S. Stefano d'Aveto (MAGF1)	279
Figure 74 : Répartition des anthracomasses, par niveau dans les fosses des vieilles forêts	280
Figure 75 : Répartition des anthracomasses spécifiques par niveau et par taxon, dans les fosses des vieilles forêts des Pyrénées	280
Figure 76 : Diagramme pollinique du Lac Espingo, Haute Garonne (31)	281
Figure 77 : Anthracomasses spécifiques par niveaux de la fosse ARGF3	282
Figure 78 : Spectre anthracologique, exprimé en %, de ARGF1	282
Figure 79 : Diagramme palynologique de l'étang de Labant, aux Argentières-Lacore	283
Figure 80 : Anthracomasses spécifiques des fosses LACF1 et LACF2	284
Figure 81 : Photographies des Carabidae piégés à Burat	286
Figure 82 : Photographies des Carabidae piégés à Burat	287
Figure 83 : Photographies du corpus ancien	288
Figure 84 : Photographies du corpus ancien	289
Figure 85 : Photographies du corpus ancien	290

Liste des tables

Tableau 1 : Listes des études archéo-entomologiques et paléo-entomologiques, dont les données sont publiées et accessibles, réalisées dans les Pyrénées, les Alpes et les Apennins du Nord	33
Tableau 2 : Sites associés à leur code site, localisation et type de site	38
Tableau 3 : Données relatives au site archéologique des Argentières	39
Tableau 4 : Tableau de synthèse des données générales sur les sites des vieilles forêts	41
Tableau 5 : Tableau de synthèse des insectes indicateurs de maturité identifiés par le GEVFP sur les sites de Barrada, Bois-Neuf et Burat	42
Tableau 6 : Données sur la végétation (arbres et arbustes) des vieilles forêts pyrénéennes issues des prospections sur les parcelles d'étude de l'ANR BENDYS	43
Tableau 7 : Archéologie des vieilles forêts des Pyrénées centrales	45
Tableau 8 : Tableau de synthèse des données générales sur les forêts anciennes des Pyrénées orientales, Alpes maritimes et Apennins ligures et toscans	46
Tableau 9 : Données sur la végétation (arbres et arbustes) des forêts anciennes issues des différents travaux de recherche et des inventaires réalisés pendant la réalisation des fosses	48
Tableau 10 : Tableau de synthèse des données générales sur les sites de Malniu et Pian Rosso	49
Tableau 11 : Paramètres stationnels, des zones piégées sur les sites de Bernadouze et Burat	53
Tableau 12 : Tableau de synthèse des stations de piégeages sur le site de Burat	55
Tableau 13 : Tableau de synthèse sur les stations de piégeages sur le site de Bernadouze	57
Tableau 14 : Tableau récapitulatif des points d'échantillonnages réalisés dans chaque sites, associés au projet de recherche	60
Tableau 15 : Informations sur la localisation des sondages archéologiques	61
Tableau 16 : Informations sur la localisation des fosses pédo-anthracologiques	63
Tableau 17 : Critères d'évaluation de l'état de fragmentation des sclérites de la collection	69
Tableau 18 : Grille permettant d'évaluer l'ancienneté relative du sclérite dans les sols	72
Tableau 19 : Classification des informations paléoécologiques issues du corpus	77
Tableau 20 : Grille d'évaluation de la mélanisation chez les Coléoptères et Hyménoptères	81
Tableau 21 : Grille d'évaluation de la dureté chez les Coléoptères et les Hyménoptères	82
Tableau 22 : Listes des insectes piégés par stations sur le site de Burat	91
Tableau 23 : Résultats de l'indice de Shannon sur le corpus de Burat	94
Tableau 24 : Résultats de l'analyse de Bray-Curtis sur les stations de piégeages de Burat	95
Tableau 25 : Liste des taxons de Carabidae identifiés à Bernadouze	97
Tableau 26 : Données pédologiques sur les fosses archéologiques	100
Tableau 27 : Données pédologiques sur les sols des vieilles forêts pyrénéennes	101
Tableau 28 : Datation des charbons dans les fosses des vieilles forêts des Pyrénées	102
Tableau 29 : Données pédologiques sur les sols des forêts anciennes des Pyrénées ariégeoises	104
Tableau 30 : Datation des charbons des forêts anciennes des Pyrénées ariégeoises	105
Tableau 31 : Données pédologiques sur les sols des forêts anciennes italiennes	105
Tableau 32 : Données pédologiques sur les sols des prairies d'altitudes	107
Tableau 33 : Tableau des datations réalisées sur charbons, dans les prairies d'altitudes	109
Tableau 34 : Liste des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères identifiés dans les sondages archéologiques des Argentières (ARGF1 et ARGF2)	111
Tableau 35 : Liste des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères identifiés dans les fosses de Barrada (BARF1 et BARF2)	115
Tableau 36 : Liste des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères identifiés dans les fosses de Bois-Neuf (BOIF1 et BOIF2)	115
Tableau 37 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse BURF1	116
Tableau 38 : Liste des Coléoptères et Diptères identifiés dans la fosse BURF2	117
Tableau 39 : Liste des Coléoptères et Diptères Hyménoptères identifiés dans les fosses de Bernadouze (BERF2 et BERF3)	120
Tableau 40 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans les fosses de Lacore	121
Tableau 41 : Liste des Coléoptères identifiés dans la fosse GERF1	121
Tableau 42 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse MAGF1	122

Tableau 43 : Liste des Coléoptères et Diptères identifiés dans la fosse MONF1 _____	122
Tableau 44 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse ARGF3 _____	125
Tableau 45 : Liste des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse BERF1 ____	125
Tableau 46 : Liste des Coléoptères et Diptères identifiés dans la fosse MALF1 _____	126
Tableau 47 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse PIAF1 _____	126
Tableau 48 : Taux de carbone mesurable conservé dans les sclérites d'insectes _____	139
Tableau 49 : Différences de datations entre les insectes et les charbons issus des mêmes fosses	143
Tableau 50 : Paramètres mesurés du sol et nombres de restes retrouvés dans les niveaux A ____	154
Tableau 51 : Données brutes après mutation des données hydromorphie et pH _____	156
Tableau 52 : Coefficients du modèle généralisé (GLM, loi Poisson) _____	157
Tableau 53 : Coefficients du modèle généralisé (GLM, loi quasi-Poisson) _____	158
Tableau 54 : Coefficients du modèle généralisé (GLM à loi binomiale négative) _____	158
Tableau 55 : Données brutes utilisée dans la régression linéaire multiple _____	159
Tableau 56 : Résultats de l'évaluation de l'indice de résistance des sclérites d'insectes _____	165
Tableau 57 : Taxons communs au registre fossile et aux piégeages actuels, associés au milieu de leurs occurrences actuelles _____	178

Liste des tables en annexe

Tableau 58 : Poids des échantillons prélevés dans les US et niveaux de sols _____	269
Tableau 59 : Datations radiocarbone des insectes à 95.4 % de probabilité _____	271
Tableau 60 : Répartition des états de fragmentation, par niveaux, des sclérites identifiés _____	272
Tableau 61 : Tableau montrant le nombre de sclérites par fosses associé au NMI, stade de DPM et DPM moyen, tout niveau confondu _____	273
Tableau 62 : Tableau montrant la répartition des stades de dégradation des sclérites en fonction de la fosse et du groupe taxonomique, associé au DPM moyen _____	273

Résumé

L'étude des insectes subfossiles, pour documenter l'évolution holocène du couvert végétal en lien avec les pratiques humaines, s'est principalement concentrée sur des archives humides anaérobies. Les sols non saturés d'eau, largement mobilisés par la géoarchéologie et la pédo-anthracologie, l'ont très rarement été par la paléoentomologie, en raison de conditions de conservation jugées défavorables. L'objectif de cette thèse est de combler cette lacune en étendant l'étude des insectes subfossiles aux sols montagnards. Deux types de terrain sont pris en compte : (1) les forêts montagnardes anciennes et matures (Pyrénées, Apennins, Alpes), présentant divers degrés d'anthropisation ; (2) des prairies montagnardes et subalpines (Pyrénées et Alpes), impactées par le pastoralisme et par d'anciennes activités minières, d'où l'examen, à titre comparatif, d'un technosol minier.

Quatre stratégies ont été déployées pour apprécier la pertinence des reconstructions paléoécologiques fondées sur les insectes conservés dans les sols montagnards. Premièrement, une analyse de la composition actuelle des communautés de coléoptères Carabidae sur les sites pyrénéens, dans le but d'identifier des espèces indicatrices d'un couvert forestier dense ou d'un milieu ouvert. Les communautés actuelles ont ensuite été comparées aux taxons présents dans les sols étudiés. Deuxièmement, les modalités de conservation des insectes ont été étudiées dans les sols de 11 sites, présentant des caractéristiques biotiques différentes. Troisièmement, la question de l'ancienneté des sclérites a fait l'objet de deux approches : la datation par le radiocarbone de sclérites individuels, et l'estimation de leur ancienneté relative à partir de la création d'un outil de lecture taphonomique : l'indice de dégradation *post-mortem* (DPM). Quatrièmement, les indications paléoécologiques fournies par les insectes ont été mises en regard des données pédo-anthracologiques, archéologiques et historiques.

L'analyse des assemblages actuels, échantillonnés en forêt, en lisière et en prairie, montre que certaines espèces sont potentiellement des bioindicateurs fiables au sein des accumulations subfossiles. La conservation des insectes dépend à la fois des propriétés physico-chimiques du sol et des caractéristiques des taxons (taille, résistance à la dégradation et traits écologiques). Les sols forestiers, grâce au microclimat créé par la canopée et à un rapport C/N plus élevé qu'en prairie, favorisent l'archivage des insectes. Les datations radiocarbone sur sclérites individuels se sont avérées peu fiables, la faible masse de carbone (mgC) tendant à rajeunir artificiellement les âges. Faute de datation absolue robuste, l'indice de DPM a permis de distinguer les sclérites potentiellement anciens des sclérites récents

enfouis par bioturbation. À l'échelle du haut vallon des Argentières, la démarche valide la forte sensibilité des insectes et la très haute résolution spatiale des reconstructions. La présence de certains taxons permet de détecter efficacement les ouvertures de milieu et les activités pastorales anciennes. En revanche, les sclérites d'insectes n'ont pas permis d'apprécier la maturité des peuplements, les espèces saproxyliques ne semblant pas se conserver dans les horizons profonds. Les reconstructions entomologiques dévoilent des perturbations également enregistrées par les charbons ; cependant, l'absence de fiabilité des datations radiocarbone n'a pas permis d'en établir la synchronie. Malgré des limitations dues principalement à la non-fiabilité des datations absolues, cette recherche a permis d'identifier les facteurs qui favorisent la conservation sur le long terme des sclérites d'insectes dans les sols forestiers, ouvrant ainsi de nouvelles perspectives de déploiement à l'archéoentomologie et à la paléoentomologie.

Abstract

The study of subfossil insects as a means of documenting Holocene vegetation dynamics in relation to human practices has so far focused primarily on waterlogged, anoxic archives. In contrast, unsaturated soils, widely employed in geoarchaeology and pedo-anthracology, have rarely been explored in paleo-entomology, due to their perceived unfavorable preservation conditions. The aim of this dissertation is to fill this gap by extending the study of subfossil insects to mountain soils. Two main field contexts were considered: (1) ancient and mature montane forests (in the Pyrenees, Apennines, and Alps) exhibiting varying degrees of human impact; and (2) montane and subalpine grasslands (in the Pyrenees and Alps) influenced by pastoralism and past mining activities, the latter justifying the inclusion, for comparison, of a mining technosol.

Four strategies were implemented to evaluate the relevance of paleoecological reconstructions based on insects preserved in mountain soils. First, the present-day composition of ground beetle (Carabidae) communities was analyzed across the Pyrenean sites, with the aim of identifying species indicative of dense forest cover or open habitats. These current assemblages were then compared with the taxa present in the studied soils. Second, the preservation conditions of insect remains were examined in soils from eleven sites with distinct biotic characteristics. Third, the ancientness of insect remains was investigated using two complementary approaches: radiocarbon dating of individual specimens, and estimation of their relative age through the development of a taphonomic assessment tool: the Time since death index (TSD). Fourth, the paleoecological information provided by the insects was compared with pedo-anthracological, archaeological, and historical data.

Analysis of modern assemblages sampled in forest, ecotone, and grassland habitats shows that certain species may serve as reliable bioindicators within subfossil assemblages. Insect preservation depends both on the physicochemical properties of the soil and on taxon-specific characteristics such as size, resistance to degradation, and ecological traits. Forest soils, due to the microclimate created by the canopy and their higher C/N ratios relative to grasslands, are especially favorable to the long-term preservation of insect remains. Radiocarbon dating of individual sclerites proved unreliable, as their low carbon mass (mgC) tends to produce artificially young ages. In the absence of robust absolute dates, the TSD index allowed the distinction between potentially ancient remains and more recent ones buried by bioturbation.

At the scale of the upper Argentières valley, this approach confirms both the high sensitivity of insects and the very fine spatial resolution of the reconstructions. The presence of certain taxa effectively reveals episodes of landscape opening and ancient pastoral activities. However, insect remains did not provide information on forest stand maturity, as saproxylic species were not preserved in deeper horizons. Entomological reconstructions record environmental disturbances also detected through charcoal analysis, although the unreliability of radiocarbon dating prevented the establishment of chronological synchrony between the two archives.

Despite limitations mainly linked to the lack of reliable absolute dating, this research identifies key factors promoting the long-term preservation of insect remains in forest soils. It thereby opens new perspectives for the broader development of both archaeoentomology and paleoentomology.

Remerciements

À l'issue de cette thèse de doctorat, je tiens à exprimer ma profonde gratitude envers toutes les personnes ayant contribué, chacune à leur manière, à la réalisation de ce projet.

Ce projet a bénéficié du soutien financier du programme Vinci de l'Université Franco-Italienne, de l'ANR BENDYS sous la direction de Vanessa Py-Saragaglia, ainsi que d'un fond d'amorçage du laboratoire TRACES (Université Toulouse II) dans le cadre du projet « Entomosol », réalisé avec Pierre Moret. La thèse a également bénéficié du soutien financier du laboratoire GEODE (Université Toulouse II).

Je remercie tout particulièrement l'équipe de direction, composée de Pierre Moret, de Anna Stagno, ainsi que de Carlo Montanari, aujourd'hui retraité, pour leur accompagnement constant et la qualité de leurs conseils tout au long de ce travail doctoral. Je souhaite également exprimer ma reconnaissance à Vanessa Py-Saragaglia, Mélanie Saulnier et Valentina Pescini, toutes trois tutrices, qui m'ont accompagnée avec rigueur et disponibilité durant l'ensemble du développement de ce projet. Chacune d'elles m'a intégrée à ses programmes de recherche (ANR BENDYS, projet TRANSEANT), me permettant ainsi de confronter mes résultats à ceux d'autres disciplines et d'élargir considérablement mes perspectives de réflexion.

Je tiens à remercier les membres du jury, Jean-Bernard Huchet, Christophe Bouget, Marie-Pierre Ruas et Philippe Ponel, pour le temps qu'ils ont consacré à l'évaluation de ce manuscrit ainsi que pour la qualité de leurs retours. Je souhaite adresser un remerciement particulier à Philippe Ponel, qui a fait partie de mon premier CSI et dont les conseils avisés et bienveillants ont largement contribué à l'amélioration de ce projet. Mes remerciements s'adressent également à Nicolas Gouix, Sylvain Burri et Lionel Valladares pour les précieux échanges lors de mes CSI.

Je tiens également à exprimer ma reconnaissance envers les entomologistes ayant contribué à ce projet. J'adresse mes remerciements, une nouvelle fois, à Lionel Valladares pour ses retours sur l'identification des Curculionidae, ainsi qu'à Hervé Brustel pour ses commentaires sur l'écologie des assemblages issus des corpus de vieilles forêts. Je remercie également Erick Campan pour avoir mis à disposition les données de piégeage du projet CARAVIC de Bernadouze et m'avoir autorisée à les utiliser.

Je souhaite aussi exprimer ma gratitude à deux spécialistes impliqués dans une problématique essentielle de cette thèse : la datation par radiocarbone. Je remercie Tomasz

Goslar et Christine Oberlin pour leur disponibilité et la qualité de nos échanges, qui ont permis d'approfondir mes réflexions.

Enfin, il convient de mentionner l'apport de plusieurs personnes dont le travail, bien que moins visible, a été déterminant. Laurent Larrieu a contribué par ses descriptions pédologiques des sols analysés dans cette thèse, ainsi que par son expertise écologique, qui a permis d'orienter certaines réflexions lors des travaux sur le terrain. Diego Moreno a aidé dans le choix des terrains italiens et a fourni de précieuses informations lors des terrains. Magali Philippe a accompagné plusieurs sorties de terrain et prodigué des conseils concernant l'analyse physico-chimique des sédiments. Sandrine Buscaino a participé au tri des refus de tamis des fosses italiennes, une tâche ayant parfois nécessité plusieurs jours en raison du volume important de charbons.

Pour finir, je souhaite exprimer ma reconnaissance envers mon entourage, tant personnel que professionnel, dont le soutien constant et l'attitude bienveillante m'ont permis de surmonter des difficultés personnelles et d'achever cette thèse.



© ANR BENDYS



© Py-Saragaglia

Merci !



© GEODE



© GEODE



© Santeramo



© Pascini



© ANR BENDYS

Terminologie

Dans cette thèse, la terminologie et les concepts ont été définis de manière à intégrer à la fois le contexte archéologique et le contexte pédologique.

Le concept de sol :

Le terme « sol » est utilisé ici pour désigner l'archive pédologique, par opposition au contexte archéologique qualifié de technosol, lequel est, par nature, modifié, influencé ou créé par les sociétés humaines du passé. Dans cette thèse, la halde minière est définie comme un technosol puisqu'elle résulte de dépôts de déblais issus de l'activité d'extraction minière ; néanmoins, sa stratigraphie reflète des épisodes successifs d'abandon et de reprise.

Niveau/horizons et unité stratigraphique :

Le terme « niveau » désigne une couche ou surface du terrain identifiée lors du prélèvement par sa position et ses caractéristiques visibles (texture, couleur, éléments inclus). Il est préféré, ici, au mot « horizon », réservé à une typologie précise des sols. L'emploi du terme « unité stratigraphique » (US) concerne uniquement le contexte archéologique (halde minière) pour désigner un « niveau » circonscrit dans le temps.

Assemblage d'insectes et accumulation composite d'insectes :

Le terme « assemblage » est réservé aux contextes archéologiques, tandis que pour les sols, on utilise l'expression « accumulation composite d'insectes ». Cette distinction permet de différencier les assemblages caractérisés par une synchronie et un enfouissement rapide, des accumulations issues d'une intégration par vague et plus longue au dépôt, probablement liées à plusieurs formations paysagères successives.

Nomenclature

Lors de leur première mention, les noms d'espèces sont toujours accompagnés du nom de l'auteur ainsi que de l'année de publication.

Les Coléoptères

La majorité des identifications ayant été effectuées sur des sites situés en France, il a été décidé d'utiliser une nomenclature adoptée par des entomologistes français. L'organisation taxinomique des Coléoptères présentée dans cette thèse se fonde donc sur le « Catalogue des Coléoptères de France », coordonné par M. Tronquet entre 2014 et 2020. Ce catalogue s'appuie lui-même sur les travaux de Löbl & Smetana et leur « Catalogue of Palaearctic Coleoptera » réalisé entre 2003 et 2013 à l'échelle pan-européenne.

Toutefois, contrairement à l'organisation proposée par Tronquet *et al.*, les Carabidae ont été considérés ici comme une seule famille, conformément à l'approche retenue par Löbl & Smetana.

Les Diptères

Les Diptères n'ont pas été étudiés dans cette thèse, mais sont mentionnés en cas de découverte de pupes.

Les Fourmis

La plupart des identifications ont été réalisées sur des sites situés en France, ce qui explique l'adoption de la taxinomie proposée par J. Casevitz-Weulersse et C. Galkowski (2009).

Chapitre I – Introduction

Les paysages sont aujourd'hui considérés comme des artefacts archéologiques. L'évolution de leur nature et de leur configuration fait l'objet de nombreux travaux de recherche et suscite d'importants débats au sein de la communauté scientifique. Ces réflexions revêtent une importance particulière aujourd'hui, où la préservation de la biodiversité devient centrale, que ce soit par le maintien des pratiques traditionnelles dans les paysages culturels, ou par des processus de ré-ensauvagement progressif (Fuller *et al.*, 2017), en réponse aux transformations engendrées par la déprise agricole du XX^e siècle. L'archéologie des paysages, combinée à des approches paléoécologiques, paléoenvironnementales et historiques, offre un regard privilégié sur les dynamiques paysagères du passé et constitue une composante essentielle des études sur le temps long. En croisant de nombreux indicateurs (*proxies*) issus de différentes archives (archéologiques, naturelles, historiques ou encore pédologiques), elle permet d'étudier les interactions entre les communautés vivantes anciennes et leur milieu. Cette approche interdisciplinaire éclaire les processus de coévolution entre sociétés passées et milieux, tout en interrogeant la résilience des écosystèmes face aux pressions d'origine naturelle et/ou anthropique. Ces questionnements sont fondamentaux pour la période de l'Holocène, puisque le Néolithique marque un tournant considérable dans les relations entre les sociétés et leurs milieux. En reconstituant les dynamiques et les trajectoires des socio-écosystèmes pendant l'Holocène, ces approches interdisciplinaires et multi-*proxy* participent à une meilleure compréhension des paysages actuels.

L'entomologie du Quaternaire s'insère pleinement dans ces problématiques de recherche, en reconstituant notamment les événements passés et les conditions écologiques (climat, végétation) (Kenward, 1978). Elle permet en outre de documenter, à une échelle spatiale fine, des aspects originaux, comme les pratiques humaines, auxquels on ne peut généralement accéder qu'au travers des écrits pour les périodes historiques.

Au-delà de leur valeur paléoécologique, les insectes constituent également une source importante d'informations en archéologie, notamment lorsqu'on analyse le paysage comme un artefact archéologique issu de millénaires d'interactions homme/milieu. Dans une perspective d'archéologie hors site, l'étude des assemblages entomologiques ne se limite pas à la documentation des dynamiques environnementales antérieures ; elle permet aussi d'identifier les processus d'anthropisation des milieux (comme les pratiques pastorales par exemple). Ainsi, cette démarche s'inscrit pleinement dans le champ de l'archéoentomologie.

1. Les insectes au service des reconstructions des socio-écosystèmes

1.1. État de l'art

L'entomologie du Quaternaire¹ s'est développée au XX^e siècle, à la suite des recherches menées par C. Lindroth sur des insectes provenant de séquences interglaciaires en Suède (Lindroth, 1948 *in* : Elias, 2010). Les fondements de la discipline moderne ont été établis grâce aux travaux de G. R. Coope sur le site d'Upton Warren en 1955, publié dans Coope *et al.*, 1961, lorsqu'il parvient à faire correspondre des spécimens actuels des collections du musée d'histoire naturelle de Birmingham avec des insectes issus des sédiments anciens (Elias, 2010). La prise de conscience de l'intérêt paléoécologique des insectes anciens s'effectue dans les années 1970, au Royaume-Uni (Elias, 1994). Aujourd'hui, le potentiel des insectes est pleinement démontré (Buckland *et al.*, 2005 ; Cubizolle, 2009 ; Zinovjev, 2006). Leur remarquable stabilité (morphologique et écologique) et leur présence continue durant tout le Quaternaire (Coope, 2004 ; Zinovjev, 2006) font d'eux des témoins privilégiés des grands changements climatiques, écologiques et environnementaux, en particulier pour l'Holocène (Panagiotakopulu & Buckland, 2017). Les insectes sont de bons candidats pour les reconstructions paléoécologiques grâce à leur omniprésence et à la solidité de leur exosquelette (Buckland & Coope, 1991). L'étude des insectes, en particulier des Coléoptères, présente plusieurs intérêts. En effet, ces derniers représentent une grande part de toutes les espèces connues et occupent pratiquement toutes les niches écologiques, depuis les milieux terrestres jusqu'aux environnements aquatiques (Elias, 2010). Leur grande diversité permet d'obtenir de nombreuses informations paléoécologiques (Buckland & Coope, 1991 ; Ponel, 2025 ; Whitehouse *et al.*, 2008). Par ailleurs, de nombreux insectes présentent un haut degré de spécialisation ainsi qu'une sensibilité accrue aux variations de leur environnement. Les insectes, et tout particulièrement les espèces aptères, jouent un rôle clé dans la reconstitution paléoécologique à l'échelle locale. Leur étude permet d'obtenir des analyses fines, complémentaires des approches régionales et paysagères, qui opèrent à des échelles allant du régional au paysager, et reposent sur des méthodes multi-*proxy* appliquées aux archives sédimentaires. Ainsi, les insectes constituent d'excellents bioindicateurs² pour les recherches paléoécologiques.

¹ Entomologie du Quaternaire : Étude des restes d'insectes issus des sédiments, pour des reconstructions paléoclimatiques et paléoenvironnementales (paléoentomologie) ou liés à des pratiques humaines (archéentomologie), ces deux branches englobent les mêmes principes et méthodes (Huchet, 2017).

² Bioindicateur : « *Un indicateur biologique (ou bioindicateur) est un organisme ou un ensemble d'organismes qui - par référence à des variables biochimiques, cytologiques, physiologiques, éthologiques ou écologiques - permet, de façon pratique et sûre, de caractériser l'état d'un écosystème ou d'un écosystème et de mettre en évidence aussi précocement que possible leurs modifications, naturelles ou provoquées.* » - Blandin, 1986. Définition impactée par une vision de « bio-surveillance », ici le terme est employé dans le sens de « témoin biologique ».

Leur pertinence en tant que bioindicateurs explique que les insectes soient souvent utilisés pour étudier l'impact des sociétés passées sur l'environnement durant l'Holocène (ex. : Buckland & Dinnin, 1993 ; Dinnin & Sadler, 1999 ; Olsson & Lemdahl, 2009 ; Ponel, 2025 ; Whitehouse, 2007 ; Whitehouse & Smith, 2004).

Les insectes subfossiles sont des *proxies* utiles pour la reconstruction des paysages forestiers (ex. : Buckland & Dinnin, 1993 ; Buckland & Kenward, 1973 ; Gustavsson *et al.*, 2009 ; Hill, 1993 ; Schafstall *et al.*, 2020). Une forêt est en constante évolution, que ce processus soit naturel ou influencé par les activités humaines. Un peuplement forestier subit des modifications structurelles et de composition, ainsi que diverses perturbations, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique. Il peut évoluer selon les cycles sylvigénétiques naturels ou, le cas échéant, être impacté par la gestion humaine, ce qui peut interrompre tout ou une partie de ces cycles. Cette dynamique évolutive permanente crée une mosaïque paysagère alternant trouées forestières et canopée fermée. Cela souligne l'importance d'étudier les mécanismes d'apparition, d'évolution et de régénération des forêts.

Caractériser la présence ou l'absence de boisement à partir des assemblages subfossiles peut s'avérer difficile. Dans son étude sur des dépôts actuels, Kenward (2006) met en avant l'absence de certains taxons liés aux arbres dans des dépôts pourtant situés à proximité. Ainsi, il souligne que leur absence dans les corpus ne permet pas de conclure à une absence de boisement. Ce phénomène bien identifié se retrouve aussi dans certains échantillons archéoentomologiques, où une différence notable est établie entre les indications paléoécologiques fournies par les *proxies* botaniques et les insectes (ex. : Hall *et al.*, 2001a, 2001b). Ces exemples démontrent la nécessité d'utiliser les assemblages entomologiques dans le cadre de recherches interdisciplinaires multi-*proxy* (Buckland & Coope, 1991 ; Buckland *et al.*, 2005).

L'impact des activités humaines sur la forêt dans le passé (défrichage, modification de sa composition, etc.) est bien documenté par les insectes (ex. : Andrieu-Ponel *et al.*, 2000 ; Buckland, 1979 ; Buckland & Dinnin, 1993 ; Dinnin, 1997 ; Smith & Howard, 2004). Le changement de composition de l'entomofaune face aux perturbations humaines est également bien étudié, en particulier la disparition de certaines espèces saproxyliques³ en Angleterre (ex. : Buckland & Kenward, 1973 ; Dinnin & Sadler, 1999 ; Smith & Whitehouse, 2005 ; Whitehouse, 2006). Les assemblages d'insectes morts fournissent des informations sur le degré d'ouverture de la canopée (ex. : Whitehouse & Smith, 2004 ; Smith & Whitehouse, 2005). Ainsi, la discipline s'est aussi emparée du débat autour de l'hypothèse de Vera (2000) aujourd'hui

³ Saproxylique : espèce qui dépend, au moins à un moment de son cycle de vie, du bois mort ou en décomposition (d'arbres vivants ou morts), ou encore d'autres organismes saproxyliques. Speight (1989).

révisée par l'auteur et fortement débattue au sein de la communauté scientifique. Vera (2000) suggère que le paysage forestier naturel de l'Holocène au moment de l'optimum forestier était constitué d'une mosaïque d'espaces ouverts, façonnée notamment par le broutage des grands herbivores, plutôt qu'une canopée dense et fermée. Cette hypothèse contredit la théorie dominante des forêts à structure fermée avec une canopée de feuillus (Birks, 2005). Mitchell (2005) a évalué ces perspectives à partir de données paléoécologiques (analyses polliniques à différentes échelles spatiales). Ses résultats indiquent que les forêts européennes présentaient des canopées fermées avant l'intervention humaine, et que le maintien des chênes et des noisetiers ne dépendait pas de la présence des grands herbivores. Ces observations remettent en cause la pertinence de l'hypothèse du pré-boisé. Par ailleurs, l'étude des insectes a contribué à réfuter partiellement cette hypothèse : la détection précise des zones ouvertes atteste de leur existence, les insectes s'avérant particulièrement efficaces pour percevoir ces dernières en forêt (ex. : Buckland *et al.*, 2005 ; Kenward, 2006, 2009 ; Smith *et al.*, 2010 ; Whitehouse, 2006 ; Whitehouse & Smith, 2004, 2010). Les insectes ont aussi contribué à pondérer le rôle donné aux grands herbivores dans ces ouvertures. Les Coléoptères associés aux déjections animales deviennent significatifs uniquement à partir du Néolithique, coïncidant avec l'apparition des premiers troupeaux domestiques (Whitehouse & Smith, 2010). Ceci suggère que les grands herbivores n'ont pas joué un rôle décisif dans la création des zones ouvertes. Néanmoins, cette hypothèse a favorisé le développement des recherches sur les coléoptères coprophages et sur l'impact des grands herbivores dans la structuration des paysages (Smith *et al.*, 2014).

La mise en place de systèmes agro-pastoraux est un autre bouleversement majeur de l'Holocène, bien étudié par la discipline. En effet, les bousiers s'avèrent être un *proxy* important dans l'identification des pratiques agro-pastorales anciennes. Établir la présence d'un troupeau et sa composition (domestique ou sauvage) n'est pas aisé (Buckland *et al.*, 2016 ; Ponel *et al.*, 2013 ; Whitehouse & Smith, 2010). L'évaluation de la présence passée d'un troupeau repose sur la proportion relative des bousiers au sein de l'assemblage entomologique. Toutefois, cette analyse est complexifiée par la forte mobilité des espèces coprophages. Lorsque cette proportion varie entre 5 et 10 %, l'interprétation demeure incertaine (Smith *et al.*, 2010), car les individus peuvent être dispersés dans le paysage (Smith *et al.*, 2014). Une présence de troupeau est généralement retenue lorsque l'abondance atteint 10 à 15 % de l'assemblage (Robinson, 2000), voire 20 % selon Smith *et al.* (2010). Pour Girling (1990), c'est la récurrence des indicateurs qui fonde l'interprétation de la présence d'un troupeau. Les études de Robinson (1983, *in*: Smith *et al.*, 2014) montrent que les pâturages comportent une forte proportion de *Geotrupes* spp., *Aphodius* sp. et *Onthophagus* spp., tandis que les prairies sont caractérisées par des proportions importantes de charançons

phytophages de type *Apion* et *Sitona*. Elle établit ainsi que les corpus d'insectes anciens discriminent les différents types de milieux ouverts. Plusieurs études ont également mis en avant des systèmes sylvo-pastoraux (ex. : Buckland *et al.*, 2016), grâce à l'abondance relative des sclérites de bousiers dans les échantillons (ex. : Girling, 1990 ; Robinson, 2000 ; Smith *et al.*, 2010 ; Whitehouse & Smith, 2010). L'identification de la nature des herbivores ayant produit les déjections et le corpus de bousiers est difficile (ex. : Andrieu-Ponel *et al.*, 2000) car beaucoup de ces derniers sont opportunistes (Smith *et al.*, 2014). Cependant, il semble que les bouses de bovins et crottins de chevaux soient plus attractifs que celles de cervidés et de sangliers, car elles sont notamment plus denses et plus humides (Barbero *et al.*, 1999 ; Smith *et al.*, 2014).

L'étude des milieux ouverts s'est beaucoup faite au prisme des déforestations conduites par les sociétés passées dans le cadre des pratiques agro-pastorales (ex. : Smith *et al.*, 2010). Plusieurs études font état, en Angleterre, du remplacement de l'entomofaune forestière par une entomofaune agraire, en insistant sur la succession rapide entre ces deux communautés (Smith *et al.*, 2019). Cette entomofaune agraire dérive, pour certains chercheurs, en grande partie des taxons de steppe, présents dans les clairières forestières naturelles de l'Holocène, et qui auraient colonisé les nouveaux milieux ouverts créés par les pratiques humaines à partir du Néolithique (Smith *et al.*, 2019). La reconnaissance des milieux ouverts au travers des insectes se fait par l'identification de taxons xérophiles et des taxons qui vivent dans des milieux ouverts ensoleillés (ex. : Gustavsson *et al.*, 2009 ; Hellqvist, 1999). Les insectes, notamment les phytophages monophages, renseignent sur la nature de la végétation, permettant ainsi de qualifier le milieu ouvert (landes, terres arables, etc.) et le degré de perturbation du milieu, voire des activités humaines (agriculture, pastoralisme, etc.) (ex. : Kenward & Hall, 1995 ; Osborne, 1978, 1988 ; Ponel & Rocq, 2007 ; Ponel *et al.*, 2000b, 2014, 2018). L'association de Coléoptères avec des plantes rudérales permet d'identifier des clairières d'origine anthropique (ex. : Olsson & Lemdahl, 2009).

1.2.Limites, enjeux et méthodes pour une utilisation raisonnée des insectes anciens enfouis

Si les insectes sont de bons *proxies* pour les reconstructions paléoécologiques, leur utilisation s'avère complexe et nécessite rigueur et prudence quant à l'interprétation des

données. L'exploitation des insectes en paléoécologie repose sur la présence de chitine⁴ dans leur exosquelette (Elias, 2010 ; Kenward, 2009 ; Huchet, 2017). La proportion de chitine présente dans l'exosquelette des insectes varie selon les taxons, ce qui conditionne la résistance des sclérites aux processus taphonomiques. Les Coléoptères représentent l'ordre le plus étudié (Buckland & Coope, 1991 ; Kenward, 2009), mais d'autres ordres tels que les Hyménoptères (principalement les fourmis) et les Diptères, ces derniers retrouvés principalement sous forme de *puparia*, sont également documentés (Buckland & Coope, 1991 ; Huchet, 2017).

La capacité des archives sédimentaires à préserver les sclérites d'insectes est une question centrale. Des modèles théoriques de dépôts (ex. : Kenward & Hall, 2006, *in*: Kenward, 2009) ont été créés dans l'objectif de prédire la qualité de conservation du *proxy* dans les contextes urbains. Cependant, on ne peut créer de vrai modèle théorique car trop de paramètres différents entrent en compte : matrice, inclusions, dépôts environnants, etc. (Kenward, 2009). Pourtant, des pistes de réflexion existent, même si la discipline n'est toujours pas en mesure de prédire la conservation ou non des sclérites d'insectes, du moins en quantité suffisante pour permettre une étude robuste. La matière organique présente dans le dépôt constitue un élément clé pour la conservation, associée à un pH acide et un engorgement en eau permanent ou une anoxie (Buckland *et al.*, 2004 ; Coope, 2004 ; Elias, 2010 ; McCobb *et al.*, 2004 ; Kenward, 2009). Les insectes peuvent aussi se conserver dans des climats extrêmes ; arides ou perpétuellement gelés (Coope, 2004 ; Elias, 2010). En revanche, les substrats calcaires sont peu favorables à leur conservation (Kenward, 2009).

1.2.1. Conservation et taphonomie des insectes

Les insectes subfossiles sont fréquemment retrouvés avec des macrorestes végétaux permettant leur étude à partir des mêmes échantillons (Buckland & Coope, 1991, ex. : Hall *et al.*, 2001a, 2001b). Le principal défi est d'obtenir une quantité suffisante de sclérites d'insectes pour une analyse paléoécologique fiable (Buckland & Coope, 1991 ; Kenward, 2009). Les insectes sont soumis à de nombreux processus pré-enfouissement, qui peuvent empêcher leur intégration au dépôt (*fig. 1*). La préservation des sclérites d'insectes constitue un processus dynamique, évolutif, que l'on peut scinder en deux grandes étapes nécessitant un équilibre entre les facteurs biotiques et abiotiques (Kenward, 2009) (*fig. 1*). Tout d'abord, le

⁴ Chitine : La chitine est un biopolymère, stable, que l'on retrouve notamment dans les champignons et la cuticule des arthropodes. Son agencement la rend résistante et stable, elle est complexée à d'autres composants comme les protéines dans l'exosquelette des insectes.

reste s'intègre au dépôt et survit durant la phase de formation du dépôt, influencée par divers paramètres tels que, la vitesse de sédimentation, la chimie de la matrice sédimentaire et son activité biologique. Ensuite, la préservation sur le long terme dépend principalement des propriétés du dépôt, comme sa teneur en eau, sa perméabilité et la quantité de matière organique, auxquelles s'ajoute la nécessité d'un maintien constant des conditions environnementales (Hall & Kenward, 2004 ; Kenward, 2009 ; Kenward & Hall, 2000). Ces aspects essentiels demeurent peu étudiés, tout comme l'impact des différents mécanismes de bioturbation (Kenward, 2009).

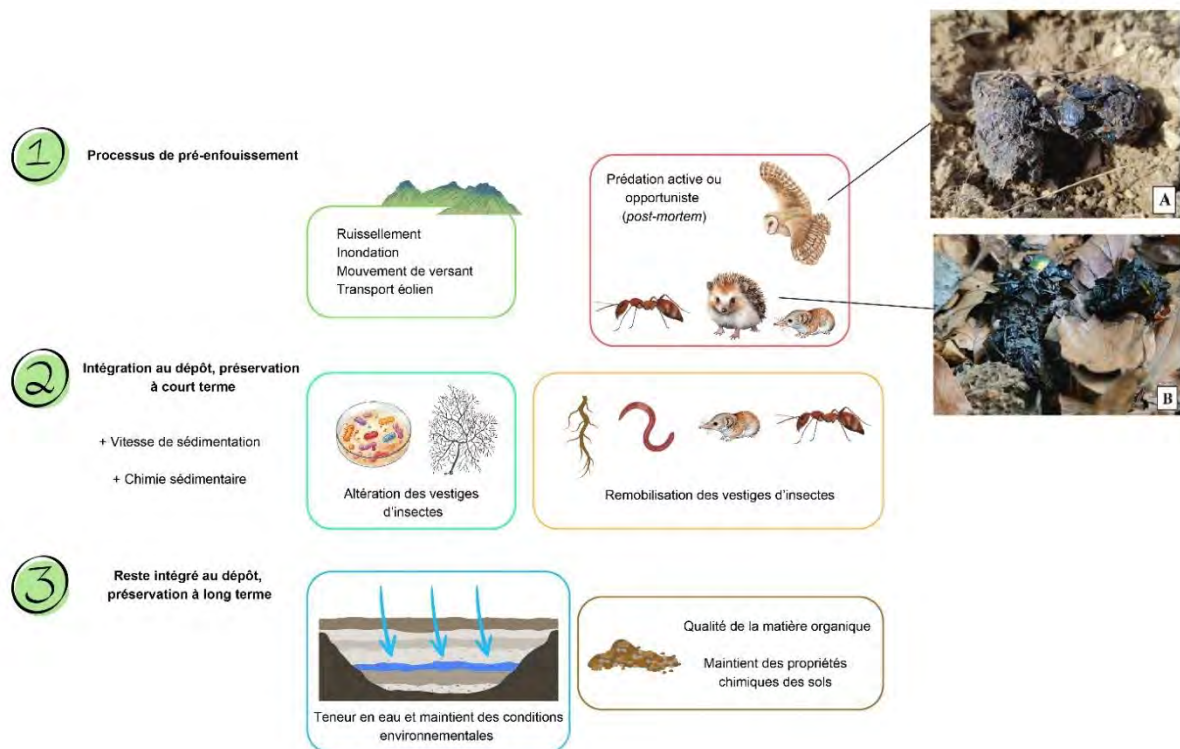


Figure 1 : Schéma illustrant les principaux processus affectant le pré-enfouissement des vestiges d'insectes ainsi que les conditions et les différents agents de leur préservation ou remobilisation à court et long terme © Parrilla

Les insectes morts font l'objet de perturbations pré- et post-enfouissement, telles que la prédation (des vertébrés comme des invertébrés), le déplacement éolien, le ruissellement et le piétinement, etc. (Elias, 1990 ; Kenward, 1976, 2009 ; Kenward & Hall, 1995) (fig. 1). Différents processus, notamment la nécrolyse, interviennent dès la mort de l'insecte et contribuent à la décomposition des tissus mous ainsi qu'à la fragmentation de leur exosquelette (Elias, 2010 ; Kenward, 2009). Leur exosquelette est également exposé à l'action des agents décomposeurs, tels que les bactéries et les champignons (Coope, 2004 ; Hall & Kenward, 2004 ; Plotnick, 1986) (fig. 1). Il est important de souligner que la dégradation des sclérites par les bactéries et les champignons peut ne pas être uniforme, dans certains types

de dépôts (ex. : tas de compost, Hall *et al.*, 1980 ; Kenward & Hall, 1995). Après l'enfouissement, les sclérites subissent différents phénomènes de bioturbation, puis de diagenèse. La bioturbation affecte directement la préservation des vestiges d'arthropodes (Plotnick, 1986). Ces processus affectent la conservation des protéines, lipides et cires qui se retrouvent éliminés de l'exosquelette (Buckland & Coope, 1991). Cependant, les structures morphologiques se préservent avec une grande précision (Buckland & Coope, 1991).

La conservation des sclérites d'insectes dans les dépôts est marquée par une hétérogénéité importante, intra- et inter-dépôt (Carrott *et al.*, 1994), reflétant des histoires taphonomiques différentes (Hall & Kenward, 2004). Ceci est lié à la fois à l'évolution du dépôt, mais aussi au moment de la dégradation du sclérite concerné (avant le dépôt, immédiatement après, pendant la phase de stabilisation ou encore pendant les phases de perturbation) (Hall & Kenward, 2004). Une bonne compréhension de la taphonomie et de l'histoire de la formation du dépôt est nécessaire à l'interprétation des corpus (Kenward & Large, 1998).

1.2.2. Biais et limites de l'interprétation des assemblages paléoécologiques

Les insectes subfossiles issus des sédiments ne constituent qu'un reflet partiel des populations anciennes, leur spectre étant modifié par les effets du temps et de la taphonomie. Ainsi, les assemblages d'insectes morts sont des thanatocénoses entomologiques construites par une accumulation de sclérites qui se distinguent par définition des communautés vivantes actuelles (biocénose entomologique) mais aussi des communautés vivantes du passé (paléobiocénose entomologique) (Hill, 1993 ; Kenward, 2009). De ce fait, la reconstruction des conditions paléoécologiques, impactées ou non par l'activité humaine, peut être fortement biaisée si aucune précaution n'est prise lors de l'analyse paléoécologique de la thanatocénose entomologique. En effet, une thanatocénose peut être modifiée, créant un assemblage incomplet et rendant complexe l'interprétation paléoécologique (ex. : Poneel & Richoux, 1997).

L'interprétation des corpus d'insectes subfossiles présente des difficultés largement évoquées dans la littérature scientifique (ex. : Kenward, 1975, 1978, 2009) ; la capacité des habitats à offrir un abri à l'entomofaune, les différences d'abondance entre les taxons et la qualification de l'autochtonie des corpus. Les deux premières difficultés sont propres à l'écologie des espèces, tandis que la seconde est propre au type de dépôt. La capacité d'accueil des habitats influence la biodiversité et la biomasse dans les reconstructions paléoécologiques : les milieux abritant plus d'espèces adaptées présentent une plus grande richesse spécifique (Uhler *et al.*, 2021), ce qui explique pourquoi certains habitats sont davantage représentés dans les assemblages que d'autres (Kenward, 1978). La rareté d'un

taxon peut impacter l'interprétation paléoécologique. Un taxon très commun peut être sur-représenté dans un assemblage et un taxon rare, sous-représenté, biaisant la représentation d'un type d'habitat dans le corpus, ce qui nécessite une pondération des résultats (Kenward, 1975, 1978). Ainsi, l'approche par l'abondance relative a été fortement critiquée dans plusieurs études (Kenward, 1975, 1978 ; Smith, 1998).

L'origine allochtone ou autochtone du corpus est un enjeu central dans les études archéontomologiques qui visent une reconstruction à l'échelle locale (Kenward, 1975, 1978, 2009). En effet, dans les corpus archéologiques on peut observer des transports passifs d'insectes, (1) par les activités humaines (ex. : apport de bois sur un site, ex. : Ponel *et al.*, 2014) ce qui peut modifier la composition de l'assemblage et conduire à une mauvaise interprétation (ex. : présence d'arbres) (Kenward, 2009) (2) par des phénomènes naturels (crues, inondations, ruissellement, etc.) qui peuvent déposer un volume important de matériel entomologique allochtone et (3) la prédation par les petits mammifères et les oiseaux entraînant des accumulations de matériel entomologique (*fig. 1*). De plus, certaines espèces, du fait de leur très grande mobilité, peuvent biaiser l'interprétation d'un site. Par exemple, le genre *Aphodius* (Scarabaeidae) peut aussi bien attester de la présence de troupeau à proximité que de manière plus lointaine. Par ailleurs, les bousiers ont tendance à être fortement déplacés de manière passive (Kenward, 1975, 1978). Cet aspect doit être pris en compte dans l'interprétation paléoécologique, qui nécessite une bonne connaissance à la fois des taxons et de leurs associations/exclusions spécifiques ainsi qu'une analyse taphonomique détaillée. Ces problématiques sont moins centrales dans les archives sédimentaires où cette faune fournit l'information recherchée pour une approche plus globale du site (Buckland & Coope, 1991).

La synchronie des assemblages représente une problématique complexe déjà soulignée dans l'étude de Kenward (1978). L'asynchronie des assemblages désigne une discordance chronologique entre les sclérites d'insectes et les sédiments dans lesquels ils sont retrouvés ou au sein de l'assemblage. Deux cas de figure peuvent se présenter : l'incorporation d'insectes plus anciens dans des sédiments récents, ou, inversement, la présence d'insectes contemporains dans des sédiments plus anciens. Ce phénomène, que l'on peut qualifier d'allochronie, reflète un décalage temporel notable. L'allochronie complexifie significativement l'interprétation des assemblages issus de sites archéologiques ou de contextes pédologiques, tout en demeurant difficile à détecter en raison de la diversité des processus taphonomiques impliqués. Ainsi, la remobilisation des sédiments par une activité anthropique peut conduire au re-dépôt d'assemblages entomologiques antérieurs dans des niveaux plus récents (Kenward, 1978), parfois discernable via des disparités dans l'état de conservation des sclérites (Kenward, 1978). Par ailleurs, des facteurs naturels tels que la

prédation, perceptibles grâce à la présence de galeries lors du prélèvement, ou encore l'action d'insectes fouisseurs attestée par des critères écologiques spécifiques, peuvent être à l'origine de ce phénomène. Par exemple, certains petits mammifères prédateurs peuvent provoquer l'enfouissement de matériel actuel dans des couches anciennes, tandis que les insectes fouisseurs (notamment les charançons radicales, carabes ou larves) peuvent périr dans une strate non contemporaine à leur période d'activité, générant ainsi des mélanges au sein des thanatocénoses. La reconnaissance et l'analyse de ces phénomènes représentent donc un enjeu fondamental pour les disciplines de l'archéontologie et de la paléontologie.

2. Cadres spatio-temporels et conceptuels

2.1. Milieux, sociétés et trajectoires dans les socio-écosystèmes montagnards d'Europe occidentale

Cette étude se concentre sur l'Europe occidentale, intégrant les chaînes montagneuses des Pyrénées, des Alpes et des Apennins. Cet ensemble forme une unité biogéographique, tout en présentant des spécificités permettant d'identifier à la fois des caractéristiques partagées et des variations.

Les sociétés passées ont impacté l'environnement montagnard dès le Néolithique en Europe, créant de nouveaux espaces semi-naturels et une mosaïque d'habitats. L'usage d'un territoire altère sa communauté vivante, ainsi que la structure et la composition chimique de son sol (Agnoletti *et al.*, 2022 ; Cortijos-López *et al.*, 2024). Ces changements n'ont pas suivi un développement linéaire et se sont produits par phases, caractérisées par une pression humaine variable et des trajectoires écologiques distinctes.

Les pratiques des sociétés passées ont influencé la structure et la composition des forêts montagnardes européennes (Savoie *et al.*, 2021). L'analyse de l'influence de ces pratiques permet de différencier la nature des écosystèmes forestiers et de distinguer les forêts récentes, les forêts anciennes et les vieilles forêts. Les forêts récentes, issues de la reconquête forestière et des reboisements, constituent une part importante du couvert forestier européen actuel (Agnoletti, 2014 ; Agnoletti & Santoro, 2015 ; Agnoletti *et al.*, 2022 ; Cateau *et al.*, 2015 ; Vadell *et al.*, 2016). Les forêts anciennes sont des espaces ayant conservé une continuité boisée, sans changement majeur d'occupation du sol lié à l'agriculture, depuis le minimum forestier du pays concerné, date utilisée comme état de référence (Benest *et al.*, 2021 ; Cateau *et al.*, 2015). En France, cette date située au milieu du XIX^e siècle se reflète dans les informations fournies par la carte dite d'état-major (1820-1866). Toutefois, le concept de

minimum forestier demeure principalement nord-européen et ne semble pas s'appliquer aux forêts italiennes et espagnoles, en raison de traditions de recherche différentes.

Les vieilles forêts sont des forêts généralement anciennes et matures (Cateau *et al.*, 2015) ; elles sont peu nombreuses et localisées principalement dans les montagnes (Colangelo *et al.*, 2021 ; Mikoláš *et al.*, 2019 ; Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025 ; Sabatini *et al.*, 2018, 2021). Ces forêts se caractérisent par des peuplements matures, une forte densité de bois mort au sol et sur pied, la présence de gros arbres vivants ainsi que de dendro-microhabitats favorisant la biodiversité saproxylique (Larrieu, 2014 ; Savoie *et al.*, 2021). Ces habitats hébergent plusieurs espèces saproxyliques (Savoie *et al.*, 2011), bien que ces forêts aient été modifiées par les activités passées (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025).

Les forêts des espaces montagnards européens ont connu des déforestations importantes, liées à diverses pratiques des sociétés passées (ex. : Benvenuti *et al.*, 2019 ; Clò *et al.*, 2024 ; Galop & Jalut, 1994 ; Rull & Vegas-Vilarrúbia, 2023). À partir du milieu de l'Holocène, les activités humaines ont favorisé l'expansion du hêtre (*Fagus sylvatica*, L.) au détriment sapin blanc (*Abies alba*, Mill.), notamment par le biais des défrichements et des pratiques agro-sylvo-pastorales en Europe méridionale (ex. : Branch, 2013 ; Branch *et al.*, 2014 ; Cruise, 1990 ; Guido *et al.*, 2013 ; Jalut, 1984 ; Galop & Jalut, 1994 ; Magri, 2007 ; Magri *et al.*, 2015 ; Pèlachs *et al.*, 2009 ; Py-Saragaglia *et al.*, 2019 ; Saulnier *et al.*, 2020 ; Vacchiano *et al.*, 2016 ; Vescovi *et al.*, 2010), ou l'expansion des Pins (*Pinus uncinata*, Ramond ex DC. et *Pinus sylvestris*, L.) au détriment du sapin blanc pour les Pyrénées espagnoles (ex. : Pèlachs *et al.*, 2007 ; Rull & Vegas-Vilarrúbia, 2023). Ce changement de domination des essences a pu s'opérer de façon indirecte, par l'utilisation du feu et l'ouverture cyclique des milieux, notamment à des fins agro-pastorales à partir de l'âge du Bronze et tout au long des périodes suivantes, notamment au Moyen Âge (Clò *et al.*, 2024 ; Galop & Jalut, 1994 ; Galop *et al.*, 2013 ; Pèlachs *et al.*, 2007 ; Saulnier *et al.*, 2020). Il a aussi pu se produire de façon directe par la sélection des essences pour (1) la culture de fruits, la production de fourrage ou la production de bois (Benvenuti *et al.*, 2014 ; Buonincontri *et al.*, 2015 ; Molinari & Cevasco, 2009 ; Moreno, 2013) ou (2) pour la production de combustibles (bois, charbons de bois) qui s'est intensifiée dans le versant nord des Pyrénées et en Italie à la fin du Moyen Âge (Agnoletti, 2013 ; Benvenuti *et al.*, 2014 ; Pescini, 2019 ; Py-Saragaglia *et al.*, 2017). L'intensification du charbonnage est souvent en lien avec les besoins des activités minières et métallurgiques, bien développées dans les espaces montagnards (ex. : Benvenuti *et al.*, 2014 ; Galop & Jalut, 1994 ; Fouédjeu *et al.*, 2021 ; Pescini *et al.*, 2023 ; Py-Saragaglia *et al.*, 2017) et en particulier dans les zones d'étude de ce projet : aux Argentières-Lacore (Ariège) et à Montieri (Toscane) (ex. : Bianchi *et al.*, 2011 ; Benvenuti *et al.*, 2014 ; Dallai *et al.*, 2012 ; Pescini *et al.*, 2023 ; Py-Saragaglia *et al.*, 2017). Dans le versant nord des Pyrénées, à partir du Moyen Âge, et plus

encore aux périodes suivantes, d'autres pratiques, notamment la production de bois d'œuvre, ont favorisé le retour et la sylviculture du sapin au détriment du hêtre.

Le pâturage boisé, considéré comme un paysage semi-naturel, est une forêt semi-ouverte entretenue par des pratiques traditionnelles de pâturage et de sylviculture (Garbarino *et al.*, 2011 ; Harding & Rose, 1986). Le pâturage boisé est un système bien développé dans les Apennins ligures et les Pyrénées centrales, particulièrement entre le Moyen Âge et le XIX^e siècle, notamment dans les bois de hêtre ou de chêne et dans les Alpes maritimes italiennes dans les forêts de mélèze (Agnoletti, 2013 ; Cevasco, 2007 ; Garbarino *et al.*, 2011 ; Métailié, 1984, 2001 ; Moreno, 1996 ; Molinari & Montanari, 2018 ; Moreno *et al.*, 2019 ; Vannière *et al.*, 2001). Ce mode de gestion a un impact direct sur la chimie du sol, en réduisant son acidité et en augmentant son azote, impactant de ce fait la dégradation de la matière organique (Moreno *et al.*, 2019). Aux XVIII^e et XIX^e siècles, en parallèle des pâturages boisés, les sociétés des Apennins ligures développent le système agro-sylvo-pastoral unique de l'« *alnocultura*⁵ » (Cevasco, 2004 ; Molinari & Montanari, 2016 ; Pescini, 2019), déjà adopté dans le Val d'Aveto au XI^e siècle (Cevasco & Moreno, 2015). La pratique du pâturage boisé est souvent associée à des pratiques de feux contrôlés, pour entretenir cette mosaïque d'espaces (Moreno *et al.*, 2019).

La pratique de l'abattis-sur-brûlis est attestée depuis le Néolithique en Europe méridionale, mais son impact demeure faible en raison de son caractère localisé et itinérant (Galop *et al.*, 2013 ; Rius *et al.*, 2009, 2012). Dans les Apennins ligures la pratique du brûlis, utilisée dans une technique de culture appelée « *ronco*⁶ », est bien attestée pendant le Moyen Âge (Cevasco, 2004 ; Guido *et al.*, 2013 ; Moreno & Montanari, 2008 ; Pescini, 2019).

Le pastoralisme ainsi que la transhumance ont eu un impact durable sur les paysages montagnards en contribuant à l'émergence de prairies et de nouvelles communautés végétales (García-Ruiz *et al.*, 2020 ; Julián-Posada *et al.*, 2025). Les premières pratiques transhumantes et pastorales remontent au Néolithique (Lozny, 2013 ; Palet *et al.*, 2019 ; Rendu, 2003) et s'inscrivent sur le temps long (ex. : Colominas *et al.*, 2023 ; Pescini *et al.*, 2024, en relecture). Les troupeaux exercent une influence notable sur l'écologie des écosystèmes de montagne en modifiant les facteurs biotiques et abiotiques (Lefebvre & Gallet, 2017). Les herbivores domestiques jouent un rôle majeur en tant que modificateurs des

⁵ L'*alnocultura* est une pratique agricole traditionnelle documentée dans les Apennins liguriens orientaux. Elle repose sur un système de rotation des parcelles *Alnus incana*, alternant prairies, pâturage et cultures arables. Chaque cycle a un but ; 1) recépage de l'aulne pour favoriser la repousse, 2) récolte des repousses et feuilles utilisées comme combustibles et engrais, 3) brûlage des mottes pour enrichir le sol en nutriments, 4) semis de culture temporaire de blé ou de seigle principalement, 5) pâturage du bétail pour fertiliser le sol (Molinari & Montanari, 2016).

⁶ Le *ronco* est une technique agricole traditionnelle de Ligurie, qui implique le défrichage de petites parcelles par l'usage du feu pour des pratiques agricoles ou pastorales (Guido *et al.*, 2013).

conditions édaphiques locales ; en agissant sur les communautés végétales (Bilotta *et al.*, 2007 ; Olofsson & Oksanen, 2002 ; Parra *et al.*, 2025), en perturbant le cycle des nutriments et l'activité microbienne des sols (Augustine *et al.*, 2003 ; Stark *et al.*, 2000, 2015), impactant la vitesse de décomposition de la litière (Olofsson & Oksanen, 2002). La présence d'un troupeau a aussi un effet significatif sur la compaction du sol et sur ses communautés (Bilotta *et al.*, 2007).

Après la seconde guerre mondiale, au milieu du XX^e siècle, le dépeuplement des espaces montagnard et l'abandon des pratiques traditionnelles (Fiore *et al.*, 2024) ont entraîné des processus de ré-enfrichement qui se traduisent par une extension des forêts et des boisements, l'apparition de friches arbustives et la diminution des espaces ouverts et de prairies (Garbarino *et al.*, 2011, 2020 ; García-Ruiz *et al.*, 1996 ; Lasanta-Martínez *et al.*, 2005 ; Lasanta *et al.*, 2009 ; Malandra *et al.*, 2019 ; Vacchiano *et al.*, 2016).

2.2. Reconstruire les trajectoires paléoécologiques des espaces montagnards : archives, *proxies* et échelles de reconstruction

La recherche archéologique et paléoécologique sur les trajectoires holocènes montagnardes européennes a connu un essor notable ces dernières années (ex. : Bal *et al.*, 2023 ; Branch, 2013 ; Branch & Marini, 2014 ; Branch *et al.*, 2014 ; Colominas *et al.*, 2023 ; Compostella *et al.*, 2013 ; Ejarque *et al.*, 2010 ; Garcés Pastor, 2017 ; López-Sáez *et al.*, 2016 ; Miras *et al.*, 2010 ; Molinari & Montanari, 2016 ; Morales-Molino *et al.*, 2022 ; Pescini *et al.*, 2023, en relecture ; Py-Saragaglia *et al.*, 2017 ; Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025 ; Saulnier *et al.*, 2020 ; Schafstall *et al.*, 2020). Les campagnes de recherches, souvent fondées sur des approches multi-*proxy*, mettent en lumière l'intensité de l'occupation humaine en haute altitude dès le Néolithique ainsi que la genèse de paysages bio-culturels issus des interactions complexes entre les sociétés passées (et actuelles) et leur environnement, comme l'illustrent les projets de recherches : ANR BENDYS⁷ et TRANSEANT⁸ auxquels cette thèse est associée.

Ces nombreux travaux reposent principalement sur l'analyse des restes végétaux, tels que le pollen et le charbon de bois. Chacun de ces *proxies* utilise une archive différente (archive sédimentaire, archéologique ou pédologique) ; en fonction du choix de l'archive, ou

⁷ ANR JC JC – BENDYS (ANR-19-CE03-0010) : The last European old-growth ("subnatural") fir-BEech forests: a loNg-term and global stuDY for their better understanding, conServation and management - V. Py-Saragaglia (dir.), 2019-2024.

⁸ TRANSEANT (projet) : Landscape of transhumance: Environmental archaeology research between Eastern Pyrenees (Spain) and Maritime Alps (Italy) - V. Pescini (dir.), 2020-2025.

du *proxy*, la reconstruction peut être locale à paysagère ou régionale. Le pollen, qui nécessite le recours à des archives spécifiques (lacs, tourbières), offre un enregistrement théorique continu dont la qualité de résolution varie selon la surface de l'archive et le modèle utilisé. Le modèle REVEALS (*Regional estimates of vegetation abundance from large sites*) utilise les données polliniques de grands lacs ou tourbières ($\geq 100-500$ ha) pour estimer la composition et l'abondance de la végétation régionale sur une large zone (≥ 50 km), tout en minimisant l'influence locale. Il aide à étudier les variations de végétation liées au climat et à l'activité humaine sur de longues périodes (Mazier & Galliard, 2011). Tandis que le modèle LOVE (*Local vegetation estimate*) utilise les données polliniques de petits bassins sédimentaires ($\leq 50-100$ ha) pour estimer la végétation locale (≤ 2 km) tout en incluant l'apport pollinique lointain. Ce modèle tient compte des dynamiques locales à proximité des prélèvements, offrant une vision détaillée des interactions sociétés/milieus, en particulier pour les pratiques sylvo-pastorales à petite échelle (Mazier & Galliard, 2011). Par conséquent, dépendant de l'archive disponible (grand réservoir ou petit), la présence d'arbres isolés, de petits défrichements ou de boisements de faible étendue peut être mal perçue (Fyfe *et al.*, 2013 ; Githumbi *et al.*, 2022 ; Trondman *et al.*, 2015). À contrario, dans ces mêmes archives, les reconstructions paléoécologiques issues des insectes reflètent l'environnement local (ex. : Ponel *et al.*, 2001c, 2011).

L'archive pédologique, omniprésente, est de plus en plus mobilisée dans les études en raison de sa capacité à conserver une grande variété de *proxies* sur le long terme (malacofaune, charbon et insectes par exemple), dont la résolution est locale à paysagère. On distingue un sol dit « naturel » de l'anthroposol (ou sol archéologique). Les anthroposols, influencés, modifiés ou créés par les activités des sociétés passées (Howard, 2017), diffèrent par essence des sols formés par des processus pédogénétiques. Parmi les anthroposols étudiées dans une perspective paléoécologique, on retrouve notamment les technosols (ex. : halde minières, sols urbains) ainsi que les anthroposols modifiés par des pratiques humaines telles que l'agriculture ou l'occupation résidentielle. Ces derniers sont largement exploités dans les recherches pédo-anthracologiques de montagne portant sur le pastoralisme (ex. : Bal *et al.*, 2010) ou encore en archéoentomologie urbaine (ex. : Kenward & Hall, 2000), tandis que l'archéologie minière recourt fréquemment aux technosols (ex. : Py-Saragaglia *et al.*, 2017). La distinction majeure entre sol et anthroposol réside dans l'application du concept de stratigraphie : celui-ci ne peut être utilisé que sur les anthroposols, car les activités humaines ont généré des phases de formations de sols rapides avec des niveaux parfois scellés, contrastant avec les processus lents de la pédogénèse.

Les charbons issus des sols sont utilisés pour reconstituer la dynamique des essences d'arbre et des perturbations feux avec une résolution locale (Cunill *et al.*, 2013 ; Dutoit *et al.*,

2009 ; Robin *et al.*, 2013 ; Touflan & Talon, 2009), bien qu'ils ne fournissent pas d'enregistrement continu, leur présence étant conditionnée par l'occurrence d'incendie. Dans certaines régions, notamment en milieu tempéré montagnard, la survenue de feux naturels demeure peu fréquente, au contraire des milieux méditerranéens et boréaux. Cette rareté s'explique principalement par la présence d'une végétation peu inflammable et un climat humide (Rius *et al.*, 2012). L'intensification de l'usage du feu par les sociétés passées à partir du Néolithique permet d'accroître la récurrence du signal, de documenter davantage d'évènements et d'étendre la profondeur temporelle accessible au *proxy*. Néanmoins, dans les forêts européennes tempérées, le régime des feux a diminué depuis plus de quatre siècles (gestion forestière, abandon/exclusion des pratiques utilisant le feu dans certains peuplements, etc.), entraînant ainsi un hiatus dans l'histoire paléoécologique de ces milieux pour les périodes moderne et contemporaine (Rius *et al.*, 2009 ; Vannièrre *et al.*, 2016), même si cette tendance varie selon les régions et les altitudes, notamment via la pratique des brûlages dirigés. L'étude des archives historiques permet de documenter les périodes les plus récentes, notamment grâce aux textes relatifs aux usages des terrains et aux cartes anciennes, pouvant couvrir une période allant du Moyen Âge au XX^e siècle (ex. : Cevasco *et al.*, 2015 ; Moreno *et al.*, 2019 ; Stagno, 2016, 2019). En effet, contrairement aux Apennins et aux Alpes, les Pyrénées centrales et l'Ariège disposent de peu d'archives médiévales antérieures à la réforme des eaux et forêts de 1669.

Ces cartes anciennes sont également mobilisées pour caractériser l'ancienneté de certains espaces forestiers (Cateau *et al.*, 2015). Il convient toutefois d'employer ces sources avec prudence pour les milieux montagnards, car les forêts des zones à relief élevé y sont fréquemment sous-cartographiées. À titre d'exemple, les espaces forestiers d'altitude de la vallée du Vicdessos (Pyrénées ariégeoises) apparaissent déboisés sur les cartes anciennes (antérieure à la réformation des eaux et forêts), alors que des plans contemporains attestent de surface boisée ; par ailleurs, de nombreuses erreurs d'emplacement et de contours sont à signaler (Vallauri *et al.*, 2012).

Pour les périodes récentes, les premières orthophotographies permettent d'analyser les effets de la déprise agricole du XX^e siècle, une étape déterminante dans l'évolution rapide des paysages montagnards, marquée par une reprise du milieu forestier causé par une décroissance démographique et l'arrêt des pratiques traditionnelles (ex. : Pescini *et al.*, 2023 ; Sancho-Reinoso, 2013).

Les insectes subfossiles constituent un complément pertinent aux charbons et aux archives anciennes et récentes, pour l'analyse des trajectoires paléoécologiques des environnements montagnards, car (1) leur enregistrement peut être considéré comme quasi

continu, la présence des insectes résultant d'une accumulation lente et non d'événements ponctuels (ex. : incendie pour les charbons) et (2) leur périmètre de reconstruction est local (Buckland *et al.*, 2016) à l'échelle paysagère, en multipliant les points d'échantillonnage au sein d'un même versant, bassin versant, ou d'une vallée. Toutefois, la littérature scientifique suggère que l'utilisation de ce *proxy* demeure limitée à certains milieux spécifiques. Plusieurs études ont porté sur les insectes en milieu montagnard en Europe durant l'Holocène, principalement dans des contextes anoxiques ou saturés en eau (ex. : Andrieu-Ponel *et al.*, 2000 ; Ponel & Richoux, 1997 ; Ponel *et al.*, 1992, 2001a, 2001c, 2011, 2016, 2025 ; Schafstall, 2020). En revanche, peu d'études ont été réalisées sur l'archive sol, ce qui en fait un front pionnier de la recherche encore émergent à l'interface de la paléoécologie et de la géoarchéologie.

En effet, les reconstructions socio-écologiques holocènes fondées sur l'analyse des insectes subfossiles demeurent relativement rares dans les espaces montagnards d'Europe méridionale. Cette situation peut s'expliquer, d'une part, par une focalisation de la recherche sur l'Europe du Nord et les îles Britanniques, au détriment des régions méditerranéennes et méridionales (Abellán *et al.*, 2011), et, d'autre part, par des conditions de conservation plus favorables dans les contextes nordiques. Plusieurs travaux ont néanmoins été menés dans les Alpes et les Apennins. Ponel (2025) souligne le déficit de données disponibles pour les Pyrénées, une situation comparable dans l'ensemble des massifs méditerranéens. Une synthèse, bien que limitée par la disponibilité des données publiées, est proposée dans le tableau suivant (*tab. 1*), les études portant uniquement sur les oscillations climatiques ont été exclues.

Tableau 1 : Listes des études archéo-entomologiques et paléo-entomologiques, dont les données sont publiées et accessibles, réalisées dans les Pyrénées, les Alpes et les Apennins du Nord

Site	Localisation	Archive	Chronologie	Insectes	Publications associées
Lac Basa de la Mora	Pyrénées centrales espagnoles	Lacustre	Holocène	Chironomidae	Tarrats <i>et al.</i> , 2018
Les Argentières-Lacore	Pyrénées ariégeoises	Sol	Holocène	Coleoptera	Moret <i>et al.</i> , 2022
Bernadouze	Pyrénées ariégeoises	Sol	Holocène	Coleoptera	Moret <i>et al.</i> , 2022
La Restanque	Haute vallée de la Bruyante, Pyrénées	Tourbière	Dryas récent - Holocène	Coleoptera	Ponel, 2025
Lac long inférieur	Vallées des merveilles, Alpes Maritimes	Tourbière	Tardiglaciaire – Holocène	Coleoptera & Chironomidae	Ponel <i>et al.</i> , 2001a, 2001c ; Gandouin & Franquet, 2002
Lac des lauzons	Hautes Alpes	Tourbière	Tardiglaciaire – Holocène	Coleoptera	Ponel <i>et al.</i> , 2011
Plateau Taillefer	Parc national des écrins – Alpes	Tourbière	Holocène	Coleoptera	Ponel <i>et al.</i> , 1992 ; Tessier <i>et al.</i> , 1993

Lac de Balma	Piedmont italien	Lacustre	Environ 2000 ans	Chironomidae	Salvi <i>et al.</i> , 2022
Lago piano superiore	Alpes centrales italiennes	Lacustre	100 dernières années	Chironomidae	Guilozzoni <i>et al.</i> , 1996
Monte Cusna	Apennins Tosco-Emilien	Sol	Holocène ; médiéval pour les insectes	Coleoptera	Compostella <i>et al.</i> , 2013

3. Objectif de l'étude

Comme évoqué précédemment, les insectes constituent d'excellents *proxies* paléoécologiques en raison de leur sensibilité à leur environnement, particulièrement à l'ouverture du paysage. Ce qui en fait des atouts précieux pour l'étude des dynamiques forestières montagnardes, soumises à d'importants changements au cours de l'Holocène. Leur échelle de reconstitution, locale à paysagère, fournit des informations importantes sur la couverture végétale à l'échelle d'un versant. Leur sensibilité aux pratiques des sociétés passées comme le pastoralisme, permet d'obtenir des données complémentaires sur les interactions entre activités humaines et écosystèmes. Pourtant ces approches restent rares dans les massifs d'Europe méridionale (Alpes, Apennins et Pyrénées), la plupart de ces études se concentrant sur des contextes humides et anoxiques (tourbières et lacs). En Europe, rares sont les études basées sur les insectes anciens réalisées sur l'archive sol ; Compostella *et al.*, (2013), Moret *et al.*, (2022) et Reilly (2008). Les deux premières ont été réalisées de manière opportuniste, et la troisième porte sur un contexte particulier : l'humus mor. D'autres travaux existent en Océanie, mais sous des climats et dans des contextes très différents (Liebherr & Porch, 2015 ; Porch *et al.*, 2009).

Cette thèse s'inscrit dans la continuité de recherches menées par le laboratoire de GEODE (UMR 5602, Université Toulouse II - Jean Jaurès) sur les sols montagnards pyrénéens. Lors de ces travaux, des sondages pédo-anthracologiques et archéologiques, réalisés dans le cadre des projets CHARINTER-Bernadouze⁹ et FODYNA¹⁰, ont révélé la présence en quantités variables, parfois importantes, de sclérites d'insectes dans les sols de contextes montagnards plus ou moins fortement anthropisés, ainsi que dans des sites archéologiques (Moret *et al.*, 2022 ; Parrilla, 2018, 2019). Ces découvertes inattendues ont soulevé de nombreuses questions relatives à leur ancienneté et à leur valeur potentielle pour

⁹ CHARINTER-Bernadouze (projet) : Le CHARbon de bois appréhendé comme une clé d'étude INTERdisciplinaire des dynamiques anthropiques, forestières et pédo-géomorphologiques holocènes autour de la tourbière de Bernadouze (CHARINTER Bernadouze) - V. Py-Saragaglia, 2016.

¹⁰ FODYNA (projet) : FORêts passées, DYnamiques et processus de recolonisation à travers l'étude des activités miNIères et métAllurgiques historiques du Haut-Vicdessos - V. Py-Saragaglia (dir.), 2017.

compléter les reconstructions paléoécologiques (Py-Saragaglia *et al.*, 2017 ; Saulnier *et al.*, 2020).

Dès lors, il convient de s'interroger sur les conditions permettant l'utilisation du signal insecte issus des sols pour la reconstruction des trajectoires paléoécologiques locales des montagnes.

Diverses stratégies ont été mises en œuvre pour évaluer la pertinence de l'utilisation des insectes comme *proxy* dans les reconstructions paléoécologiques des sols montagnards. Dans un premier temps, une comparaison entre la biocénose et la thanatocénose entomologique a permis d'examiner les processus de transition entre ces deux communautés et de recenser les éventuels biais inhérents à l'analyse des assemblages et accumulations composites subfossiles issus de l'archive sol. L'étude de la biocénose entomologique a été réalisée sur des sites de référence situés dans les Pyrénées centrales et ariégeoises, visant à approfondir la compréhension des interactions entre l'entomofaune et son environnement, ainsi qu'à identifier d'éventuelles espèces bioindicatrices, essentielles à l'interprétation paléoécologique des assemblages d'insectes subfossiles.

Par ailleurs, les modalités de conservation et d'archivage du signal entomologique dans les sols ont fait l'objet d'investigations afin de localiser des zones stratégiques propices à la collecte de spécimens en nombre suffisant pour une étude paléoentomologique approfondie. Une attention particulière a été portée à la comparaison entre milieux forestiers et milieux ouverts, dans le but de mieux appréhender la reconstitution des dynamiques socio-écologiques propres à ces environnements. Cette démarche repose notamment sur l'examen des modifications subactuelles du couvert végétal, lesquelles peuvent avoir un impact direct sur les processus de conservation. Enfin, dans le but de comparer la qualité d'archivage entre le contexte archéologique montagnard et les sols, une approche archéoentomologique a également été intégrée à l'étude en lien avec un contexte archéologique de montagne : les anciens travaux miniers des Argentières dans la haute vallée du Garbet, en Ariège.

Pour finir, des datations radiocarbone ont été appliquées aux sclérites d'insectes afin d'estimer leur ancienneté, complétées par une méthode relative reposant sur l'évaluation de l'état de conservation des vestiges entomologiques. Lorsque les conditions le permettaient, les assemblages d'insectes morts ont été analysés pour évaluer leur valeur en tant que *proxy* paléoécologique au sein de l'archive pédologique, contribuant ainsi à la qualification des socio-écosystèmes montagnards.

Afin de répondre à cette problématique, nous avons formulé plusieurs hypothèses de travail. Ainsi, nous avons supposé que le piégeage des Carabidae permettrait d'identifier des taxons bioindicateurs fiables dans les assemblages subfossiles, que nous pourrions utiliser

dans l'interprétation des corpus. Nous avons ensuite hypothétisé que les processus de dépôt et de conservation dans les sols induisent des biais systématiques qui affectent la représentativité des assemblages d'insectes subfossiles. Nous présumons que la conservation et l'archivage du signal insecte dans les sols varient significativement selon le type de milieu, notamment entre les milieux ouverts et fermés, entraînant des différences de préservation entre ces contextes. Ensuite, nous conjecturons que les datations radiocarbone sur sclérites individuels, couplées à une évaluation de leur état de conservation, valident l'ancienneté des sclérites, et peuvent offrir une cohérence avec les âges obtenus sur les charbons datés. Pour finir, nous pensons que, malgré les biais de conservation, les indices paléoécologiques dérivés des assemblages d'insectes présentent une concordance suffisante avec ceux fournis par les charbons pour détecter l'ouverture et/ou la fermeture du milieu (avec une sensibilité différentielle et potentiellement supérieure des insectes à certaines phases d'ouverture fines).

Chapitre II – Matériels et méthodes

Ce chapitre se scinde en quatre parties. La première est consacrée à la description synthétique des différents périmètres d'étude. La seconde présente les méthodes d'étude de l'entomofaune actuelle, tandis que la troisième traite de l'étude de l'entomofaune passée. Une dernière partie décrit les outils statistiques utilisés.

1. Les périmètres d'études

Les périmètres d'étude sont répartis dans les massifs des Pyrénées (Pyrénées centrales et ariégeoises), des Alpes (Alpes ligures et maritimes) et des Apennins (Apennins ligures et toscans) (*fig. 2*). Cette amplitude géographique est-ouest permet d'appréhender une grande variabilité dans les facteurs biotiques et abiotiques des milieux qui peuvent influencer les insectes présents ainsi que leur intégration et conservation dans les sols. L'ajout au corpus d'étude d'un site en basse Cerdagne permet également de questionner les différences entre les versants nord et sud des Pyrénées. Bien que majoritairement soumis au climat montagnard, les sites subissent des influences climatiques différentes, parfois méditerranéennes parfois océaniques (*tab. 2*). En outre, la présence d'un couvert forestier fermé, empêchant les rayons du soleil d'atteindre le sol, prodigue à certains sites des micro-climats plus tempérés et humides. En hiver, cette couverture dépendant des essences qui la composent, peut également limiter le refroidissement du sol. Les données météorologiques disponibles pour l'ensemble des sites, montrent que Gèdre-Gavarnie et Montieri se distinguent des autres sites par leurs conditions climatiques (*tab. 2*).

Les différents sites d'étude ont été regroupés de la manière suivante : les vieilles forêts, les forêts anciennes et les prairies d'altitudes. Le site archéologique des Argentières a été traité à part, car il s'agit d'une formation stratigraphique d'origine anthropique, contrairement aux autres sites formés grâce à la pédogénèse. Ces modalités ont été établies dans le but de faciliter l'étude, en associant des zones ayant des caractéristiques biotiques comparables et un degré d'anthropisation passé plus ou moins similaire. Le regroupement s'appuie sur les nombreux travaux de recherches conduits sur ces sites (*tab. 3, 4, 8 et 10*).

Tableau 2 : Sites associés à leur code site, localisation et type de site. Avec VF = Vieille Forêt ; MO = Milieu Ouvert ; FA = Forêt Anthropisée ; PA = Prairie d'Altitude. Le climat est évalué grâce à l'échelle de Koppen-Geiger. Les deux premières lettres de la c correspondent au climat principal et aux précipitations (Df = climat neigeux toujours humide, Cf = climat tempéré toujours humide, Cs = climat tempéré a été sec) et la dernière lettre à la température (b = été doux « *warm summer* », a = été chaud « *hot summer* »)

Site	Code site	Commune	Climat	Pays	Modalité
Barrada (1)	BAR	Gèdre-Gavarnie	Dfb	France	VF
Bois-Neuf (2)	BOI	Saint-Mamet	Cfb	France	VF
Burat (3)	BUR	Marignac	Cfb	France	VF
Les Argentières-Lacore (4)	ARG	Aulus-les-bains	Cfb	France	MO
	LAC	Aulus-les-bains	Cfb	France	FA
Bernadouze (5)	BER	Suc-et-Sentenac	Cfb	France	PA/FA
Malniu (6)	MAL	Meranges	Cfb	Espagne	PA
Gerbonte (7)	GER	Triora	Cfb	Italie	FA
Pian Rosso (8)	PIA	Viozene di Ormea	Cfb	Italie	PA
Maggiorasca (9)	MAG	Santo Stefano d'Aveto	Cfb	Italie	FA
Montieri (10)	MON	Montieri	Csa	Italie	FA



Figure 2 : Localisation des périmètres d'étude avec ; 1) Barrada ; 2) Bois-Neuf ; 3) Burat ; 4) Les Argentières-Lacore ; 5) Bernadouze ; 6) Malniu ; 7) Gerbonte ; 8) Pian Rosso ; 9) Maggiorasca ; 10) Montieri. Crédit fond de carte : Google earth 2024, crédit carte (modification) : © Parrilla

1.1. L'ancien secteur minier des Argentières

Le site des Argentières est situé en Ariège. Bordé au nord par le plateau herbeux de Coumebière, au sud par l'étang de Labant, à l'ouest par ravin du ruisseau de Labant et la crête de Lacore, à l'est par une autre butte. Les deux faces de cette butte sont contrastées, la face sud est composée de landes et de blocs rocheux (*fig. 3*) tandis que la face nord est en partie boisée (Py-Saragaglia *et al.*, 2013). Le site se trouve sur une butte bordée à l'ouest par la crête de Lacore, qui domine le secteur minier. Le climat est tempéré et chaud, fortement influencé par l'Atlantique. Les mines sont localisées dans une ancienne zone agropastorale, actuellement en reboisement. La végétation dominante comprend des prairies humides avec des éricacées, des îlots de genévriers, des saules et des sorbiers des oiseleurs (*Sorbus aucuparia* L.) (Py-Saragaglia *et al.*, 2017).



Figure 3 : Sondage pédo-entomologique des Argentières (ARGF2), situé dans la halde minière. © Py-Saragaglia

Tableau 3 : Données relatives au site archéologique des Argentières

Les Argentières	
Pays	France
Massif	Pyrénées
Commune	Aulus-les-bains
Code site	ARG
Étage	Montagnard
Échantillonnage	
Archéologique	Oui
Paléoécologique	Oui
Piégeage	Non
Données disponibles	
Palynologique	Galop, 1997, 1998
Anthracologique	FODYNA, EVOG
Archéologique	FODYNA, PCR « Mines, métallurgie et forêts dans les Pyrénées ariégeoises de l'Antiquité au Moyen-Âge »
Entomologique	Non

Le secteur des Argentières possède une histoire minière remontant à l'âge du Fer (La Tène), ce qui constitue la plus ancienne attestation de l'activité minière dans les Pyrénées orientales (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). Plusieurs phases de reprise des activités minières ont été identifiées par l'archéologie et la documentation écrite : l'époque romaine, puis les XVIII^e et XIX^e siècles. Ces travaux, très probablement associés aux pratiques agro-pastorales pour les phases les plus anciennes (Âge du Fer et époque romaine), ont joué un rôle significatif dans la dynamique d'anthropisation de ce secteur de montagne. Le site des Argentières est bien documenté par deux principaux projets de recherche : le PCR « Mines, métallurgie et forêts dans les Pyrénées ariégeoises de l'Antiquité au Moyen-Âge » (Dubois & Métaillé, 1991, 1992), la thèse de Didier Galop (Galop, 1997, 1998) puis le projet FODYNA (Py-Saragaglia *et al.*, 2013, 2017) financé par l'OHM Haut-Videssos.

1.2. Les vieilles forêts

Les vieilles forêts décrites ci-dessous sont concentrées dans les Pyrénées centrales (*fig. 4*). Leur maturité écologique et leur ancienneté ont été établies et caractérisées par plusieurs études pluridisciplinaires (Forêt pyrénéennes anciennes de Midi-Pyrénées, ANR BENDYS). Chacune d'elles se trouve à proximité de milieux ouverts à vocations pastorales, où la présence des troupeaux exerce une influence sur le milieu forestier (*fig. 4*), en particulier sur la végétation qui le compose. Une perméabilité marquée entre ces deux types de milieux a été observée lors des prospections menées dans le cadre de l'ANR BENDYS, comme en témoigne la présence de nombreuses déjections bovines dans la placette 1 de Bois-Neuf (BOIF2).

Deux de ces vieilles forêts (Burat et Bois-Neuf) sont situées dans le massif de Burat-Bacanère, entre la vallée de la Pique (à l'ouest) et la vallée de la Garonne (à l'est). Ce massif est une zone naturelle d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) de type 1 (identifiant national : 730011094), caractérisé par des reliefs accidentés avec des pentes abruptes et un dénivelé important (Enjabal, 2018). La vieille forêt de Barrada est située dans la zone de la ZNIEFF des Montagnes de Campbieil et Barrada et vallée de Barrada (identifiant national : 730011700). Cette zone est drainée par deux affluents du gave de Pau : le ruisseau du Barrada et le ruisseau de Campbieil. Elle est caractérisée par une géomorphologie complexe, marquée par un fort héritage des périodes glaciaires du Quaternaire (cirques glaciaires et moraines) (Penin, 2024).

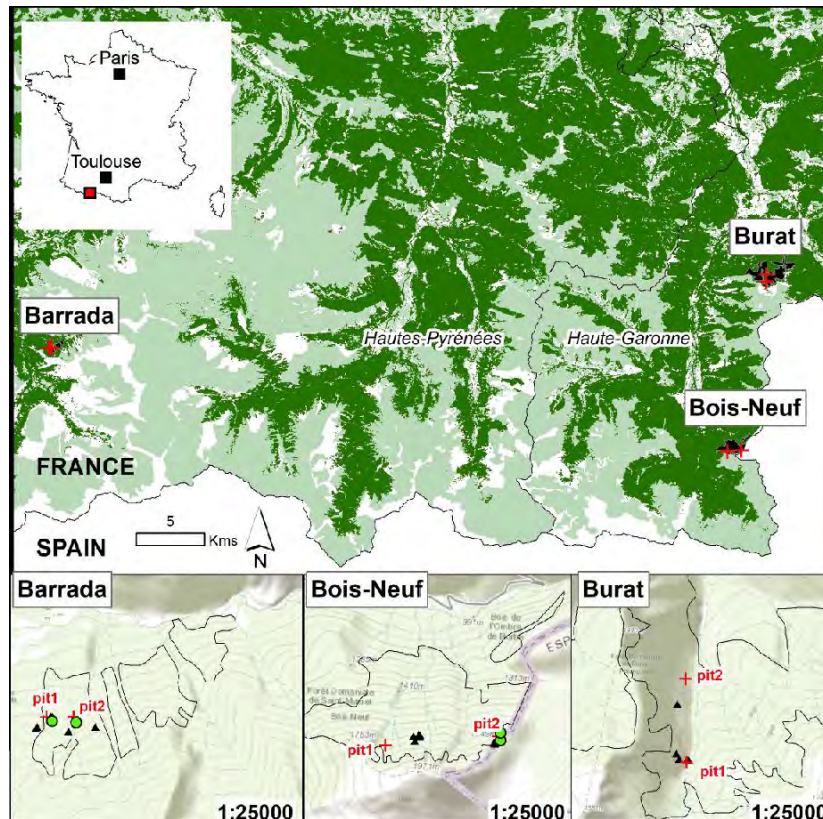


Figure 4 : Localisation des zones d'étude et des fosses réalisées dans les vieilles forêts. Les triangles noirs indiquent d'anciennes charbonnières, les croix rouges indiquent les fosses d'échantillonnages et les points vers les cabanes pastorales. Les surfaces en vert foncé correspondent aux espaces forestiers tandis que celles en clair désignent les espaces agro-pastoraux. © Ladet, *in*: Parrilla *et al.*, 2026

Tableau 4 : Tableau de synthèse des données générales sur les sites de Barrada, Bois-Neuf et Burat

	Barrada	Bois-Neuf	Burat
Pays	France		
Massif	Pyrénées		
Commune	Gèdre-Gavarnie	Saint-Mamet	Marignac
Code site	BAR	BOI	BUR
Étage	Montagnard moyen et supérieur	Subalpin inférieur	Montagnard moyen et supérieur
Échantillonnage			
Archéologique	Non	Non	Non
Paléoécologique		Oui	
Piégeage	Non	Non	Oui
Données disponibles			
Palynologique	Non	ANR BENDYS ¹¹	Non
Anthracologique		ANR BENDYS	
Archéologique			
Entomologique	Forêt pyrénéennes anciennes de Midi-Pyrénées		
Écologie historique	Borde, 2024		

¹¹ Données publiées dans l'article Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025




Ces trois forêts sont largement dominées par le sapin blanc. Les forêts de Burat et Barrada sont qualifiées de forêt pyrénéo-cantabrique montagnarde à lysimaque des bois. Le hêtre est présent à hauteur de 15 % contre 5 % dans la vieille forêt de Barrada. Dans la forêt de Bois-Neuf, qualifiée de sapinière subalpine pyrénéenne à rhododendron ferrugineux, les essences d'accompagnement, y compris le hêtre, ne représentent que 2 % du couvert forestier. Les trois forêts bénéficient d'une exposition fraîche, grâce à leur strate arborée. Le climat à Burat est sub-atlantique à tendance montagnard. Tandis qu'à Barrada et Bois-Neuf le climat est montagnard. Les trois sites bénéficient de précipitations abondantes. Les trois forêts sont à des stades sylvigénétiques différents : les vieilles forêts de Burat et de Barrada sont en transition entre la phase de croissance et la phase terminale, tandis que la vieille forêt de Bois-Neuf est en phase terminale et présente une forte maturité (Savoie *et al.*, 2011).

Ces forêts présentent un caractère sub-naturel, abritant des cortèges saproxyliques dits « originels », indicateurs de leur maturité et de leur haute valeur naturelle. À ce titre, elles constituent des sites à haute valeur patrimoniale (Savoie *et al.*, 2011). Sept espèces d'insectes remarquables ont été identifiés (*tab. 5*).

Tableau 5 : Tableau de synthèse des insectes indicateurs de maturité identifiés par le GEVFP sur les sites de Barrada, Bois-Neuf et Burat. *In*: Savoie *et al.*, 2011

	Barrada	Bois-Neuf	Burat
POLYPHAGA			
ELATEROIDEA			
Eucnemidae			
<i>Xylophilus corticalis</i> (Paykull, 1800)		X	
Elateridae			
<i>Ampedus nigrinus</i> (Herbst, 1784)	X		X
<i>Diacanthous undulatus</i> (De Geer, 1774)	X		X
Lycidae			
<i>Benibotarus alternatus</i> (Fairmaire, 1857)	X		X
TENEBRIOIDEA			
Tenebrionidae			
<i>Bius thoracicus</i> (Fabricius, 1792)		X	
BRACHYCERA			
SYRPHOIDEA			
Syrphidae			
<i>Didea fasciata</i> (Macquart, 1834)	X	X	X
<i>Blera fallax</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X

Tableau 6 : Données sur la végétation (arbres et arbustes) des vieilles forêts pyrénéennes issues des prospections sur les parcelles d'étude de l'ANR BENDYS. Souligné, les essences dominantes

Site	Végétation	Ambiance forestière	
Barrada	<u><i>Abies alba</i></u> <i>Betula pendula</i> <u><i>Fagus sylvatica</i></u> <i>Fraxinus</i> sp. <i>Lonicera nigra</i> <i>Quercus petraea</i> <i>Rhododendron ferrugineum</i> <i>Ribes alpinum</i> <i>Ribes petraeum</i> <i>Rosa arvensis</i> <i>Rubus idaeus</i> <i>Salix</i> sp. <i>Sambucus racemosa</i> <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Sorbus aria</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>		Placette 3 de l'ANR BENDYS, © ANR BENDYS
Bois-Neuf	<u><i>Abies alba</i></u> <i>Acer platanoides</i> <i>Betula pubescens</i> <u><i>Fagus sylvatica</i></u> <i>Lonicera</i> sp. <i>Prunus padus</i> <i>Rhododendron ferugineum</i> <i>Ribes alpinum</i> <i>Salix</i> sp. <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Sambucus racemosa</i>		Placette 2 de l'ANR BENDYS, © Parrilla
Burat	<u><i>Abies alba</i></u> <i>Betula pubescens</i> <i>Corylus avellana</i> <u><i>Fagus sylvatica</i></u> <i>Ilex aquifolium</i> <i>Rhododendron ferrugineum</i> <i>Rubus fruticosus</i> <i>Rubus idaeus</i> <i>Sambucus nigra</i> <i>Sambucus racemosa</i> <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>		Entrée de la vieille forêt de Burat, © Parrilla

Malgré une certaine naturalité, elles ont gardé la trace de pratiques pluriséculaires (activités sylvo-pastorales, pratique du charbonnage, etc.) (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025) (*fig. 5 et 6*). Leur anthropisation a varié en fonction des pratiques de gestion et des conditions locales. Dans la forêt de Barrada, l'impact humain a été limité pour la partie est, mais la partie ouest a été impactée par les activités humaines. À Burat la forêt a été exploitée de manière irrégulière et la partie supérieure a été pâturée. L'anthropisation a été plus régulière dans la vieille forêt de Bois-Neuf, les dernières coupes remontant à 1930 (Borde, 2024 ; Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025 ; Savoie *et al.*, 2011).



Figure 5 : Cabane arasée, Bois-Neuf, à proximité de la fosse BOIF2. © Py-Saragaglia



Figure 6 : Charbonnière retrouvée en surface, Barrada, à proximité de la fosse BARF1. © ANR BENDYS

Dans le cadre du projet BENDYS, cinq placettes de 1 ha ont été prospectées dans chacune de ces forêts. Quatre structures arasées ont été retrouvées ; leur architecture ne permet pas d'établir une datation. Plusieurs charbonnières (n=18) ont été identifiées attestant de pratiques humaines de prélèvement du bois. La majorité des datations radiocarbone obtenues à partir des charbons de bois échantillonnés dans les charbonnières se situent sur le plateau radiocarbone moderne. Cependant, quatre charbonnières ont été datées de l'époque médiévale, trois à Bois-Neuf et une plus tardive à Burat (*tab. 7*).

Tableau 7 : Archéologie des vieilles forêts des Pyrénées centrales, données issues de l'ANR BENDYS. *In: Py-Saragaglia & Saulnier et al., 2025*

Sites	Structures non datées	Charbonnières		
		Médiévale	Moderne	Contemporaine
BAR	1 cabane, 1 non identifiée			6 charbonnières
BOI	1 cabane, 1 non identifiée	3 charbonnières		3 charbonnières
BUR	/	1 charbonnière		4 charbonnières

1.3. Les forêts anciennes

Le corpus comprend également des forêts anciennes, dans lesquelles cinq sites d'étude : deux dans les Pyrénées ariégeoises (Bernadouze et Lacore), une dans les Alpes (Gerbonte) et deux autres dans les Apennins (Maggiorasca et Montieri) (*tab. 8*). Les forêts actuelles de ces sites reflètent encore les pratiques humaines passées qui ont profondément modifié leur structure et leur composition végétale. Ces secteurs sont bien documentés par la pédo-anthracologie, l'archéologie et l'écologie historique.

La forêt de Bernadouze, située dans la haute vallée du Vicdessos au nord des Pyrénées, se distingue par la diversité de ses fonds géologiques et son micro-climat influencé par des facteurs océaniques, montagnards et méditerranéens (Saulnier *et al.*, 2020). Elle est entourée de quatre pics : le pic des Trois Seigneurs, le pic d'Engral, le pic de Boucarle et le pic de Girante (Fouédjeu, 2022). La forêt jouxte la Tourbière de Bernadouze, classée réserve biologique dirigée depuis 1983. Elle est soumise à différents traitements sylvicoles, comprenant des futaies sur souche et des taillis vieillissés et abrutis. Elle est majoritairement constituée de hêtres, avec des zones abritant des sapins, des pins de montagne (*Pinus uncinata*) et de l'épicéa (*Picea abies* (L.) H. Karst). Cette forêt a été considérablement influencée par les pratiques plurimillénaires des sociétés passées, notamment le charbonnage et le pastoralisme, depuis l'âge du Bronze. Ces dernières ont impacté la structure et la composition du peuplement (Saulnier *et al.*, 2020). De nombreuses charbonnières ont été

retrouvées à Bernadouze (n=42), leurs datations s'échelonnant entre le IX^e – X^e et le XIX^e – XX^e siècles, pour celles qui ont été datées (Fouédjeu *et al.*, 2021a).

Tableau 8 : Tableau de synthèse des données générales sur les forêts anciennes des Pyrénées orientales, Alpes maritimes et Apennins ligures et toscans

	Bernadouze	Lacore	Gerbonte	Maggiorasca	Montieri
Pays	France			Italie	
Massif	Pyrénées		Alpes	Apennins	
Commune	Suc-et-Setenac	Aulus-les-bains	Triora	St-Stefano d'Aveto	Montieri
Code site	BER	LAC	GER	MAG	MON
Étage	Montagnard à subalpin	Montagnard	Montagnard à subalpin	Montagnard à subalpin	Montagnard
Échantillonnage					
Archéologique	Non	Non	Non	Non	Non
Paléoécologique	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui
Piégeage	Oui	Non	Non	Non	Non
Données disponibles					
Palynologique	Jalut <i>et al.</i> , 1982	Galop, 1998	Non	Branch, 2013	Non
Anthracologique	CHARINTER-Bernadouze, Thèse L. Fouédjeu-Foumou, Fouédjeu <i>et al.</i> , 2021a et 2021b ; Fouédjeu & Burri <i>et al.</i> , 2022 ; Saulnier <i>et al.</i> , 2020	FODYNA, Py-Saragaglia <i>et al.</i> , 2017	Thèse C. Parola	Non	Thèse V. Pescini, Pescini <i>et al.</i> , 2023
Archéologique	FODYNA, TRANSYLVE, CHARINTER-Bernadouze	FODYNA, Py-Saragaglia <i>et al.</i> , 2013 et 2017	Non	Non	Benvenuti <i>et al.</i> , 2014
Entomologique	InsPyr, CARAVIC	Non	Non	Non	Non

Le site de Lacore est situé dans le Couserans, en ombrée (ubac) sous une crête et est adossé au massif granitique de Bassiès. À l'est, la forêt rejoint le secteur des Argentières. Le climat y est principalement montagnard. La végétation est majoritairement composée de bois de hêtres avec quelques sapins en régénération (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). Cette forêt ancienne a été profondément transformée par les activités minières et agropastorales et la production du charbon de bois, qui a commencé au moins depuis la fin du Moyen Âge (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). L'exploitation minière dans ce secteur est surtout documentée pour les XVIII^e et XIX^e siècles (Py-Saragaglia *et al.*, 2013, 2017). Dans la forêt de Lacore, plusieurs charbonnières ont été découvertes (n=31), datées entre le XV^e siècle et le XIX^e siècle.

La forêt ancienne de Gerbonte est située dans la haute vallée Argentine, sur une crête méridionale. Cette forêt, anciennement gérée de façon collective (Parola, 2012), se trouve





dans une zone frontalière, dont le col est utilisé notamment dans le cadre des transhumances. La structure actuelle du peuplement résulte de l'impact des activités humaines passées : coupes intensives dans la partie basse, pâturages boisés avec de grands mélèzes (*Larix decidua* Mill.) (Guillerme *et al.*, 2010) dans la partie haute et de reboisements récents (Parola, 2012). La dernière coupe a eu lieu entre les années 1930 et 1950 (Guillerme *et al.*, 2010). Les traces de ces pratiques ont été visibles jusqu'au milieu du XX^e siècle. Plusieurs abris sous roche ont été identifiés, et certaines phases d'occupation ont été établies grâce à des foyers anciens, attestant de l'occupation de ces structures dès la fin du Moyen Âge jusqu'à une période récente (Brandimarte *et al.*, 2011). Cette forêt a été affectée par des campagnes de reboisement qui ont commencé dès 1911, avec des résultats mitigés dus à l'importante demande en bois causée par les guerres mondiales (Brandimarte, 2016 ; Parola, 2012). Des espèces indicatrices de prairies anciennes persistent dans la flore de Gerbonte, en particulier : *Gentiana verna* L., *Primula marginata* Curtis, *Viola valderia* All., *Cyanus* sp., *Rhododendron* sp. (Cevasco, 2004 ; Cevasco & Gabellieri, 2022). La forêt est maintenant gérée de façon « naturaliste » depuis les années 1970 (Cevasco & Gabellieri, 2022).

La forêt de Maggiorasca, située dans le Val d'Aveto, sur la commune de Santo Stefano d'Aveto, a également été largement influencée par les pratiques humaines passées. Des études polliniques réalisées dans le Lago Riane (situé à 1 km de la fosse réalisée pour cette étude) ont montré que le paysage a subi de nombreux changements dus à la pression anthropique (déforestation et pâturage notamment) depuis l'âge du Cuivre, avec une intensification des pratiques entre les périodes romaine et médiévale (Branch, 2013 ; Gentile *et al.*, 1988). Ces pratiques ont laissé des traces dans le paysage actuel, marqué par des pâturages et de vastes hêtraies. Dans cette région, l'utilisation des cabanes d'alpages a perduré jusqu'aux années 1950 (Cevasco & Poggi, 2000) en lien avec des systèmes agro-sylvo-pastoraux ou agro-pastoraux (Moreno *et al.*, 1998 ; Bertolotto & Cevasco, 2000). La présence de cette forêt est attestée dès 1828 par une cartographie détaillée (Moreno, 1995). Cependant, le système d'exploitation en futaie, avec des zones semi-pâturées et du taillis d'essartage, témoigne de la forte influence des activités humaines. Cette zone, aujourd'hui abandonnée et en voie d'enfrichement (Cevasco & Poggi, 2000), a été bien documentée par l'Université de Gênes au travers d'études d'archéologie environnementale et d'écologie historique (Cevasco & Poggi, 2000 ; Moreno, 1995 ; Moreno *et al.*, 1998).

La forêt ancienne de Montieri se situe dans les collines métallifères de Toscane. Le district minier de Montieri a été influencé par des pratiques humaines liées à l'exploitation minière depuis l'âge du Cuivre, ainsi que par le pastoralisme (Benvenuti *et al.*, 2014). Cette forêt est constituée de deux peuplements distincts : une châtaigneraie entre 700 et 850 mètres d'altitude et une hêtraie s'étendant de 950 à 1060 mètres d'altitude. Ces formations résultent

de pratiques humaines ayant favorisé certaines essences pour répondre à des besoins spécifiques. La partie haute de Montieri présente des traces d'activités de charbonnage anciennes, bien qu'aucune n'ait pu être attribuée à la période médiévale (Pescini *et al.*, 2023). Jusqu'au XIX^e siècle, la hêtraie servait de pâturage boisé (Moreno *et al.*, 2019).

Tableau 9 : Données sur la végétation (arbres et arbustes) des forêts anciennes issues des différents travaux de recherche (tab. 8) et des inventaires réalisés pendant la réalisation des fosses. Souligné = essence dominante

Site	Végétation	Ambiance forestière	
Bernadouze	<i>Abies alba</i> <u><i>Fagus sylvatica</i></u> <i>Ilex aquifolium</i> <i>Picea abies</i> <i>Pinus uncinata</i> <i>Pteridium aquilinum</i> <i>Rhododendron ferrugineum</i> <i>Sambucus racemosa</i> <i>Sorbus aria</i> <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>		Cépée de hêtre, © Parrilla
Lacore	<i>Abies alba</i> <i>Betula</i> sp. <u><i>Fagus sylvatica</i></u> <i>Pinus uncinata</i>		Hêtraie, © Py-Saragaglia
Gerbonte	<i>Abies alba</i> <i>Fagus sylvatica</i> <u><i>Larix decidua</i></u> <i>Sorbus aucuparia</i>		Mélèze, © Brandimarte
Maggiorasca	<u><i>Fagus sylvatica</i></u> <i>Juniperus</i> sp. <i>Malus sylvestris</i> <i>Vaccinium</i> sp.		Taillis de hêtre, © Pescini

Montieri

Acer sp.
Castanea sativa
Fagus sylvatica
Ilex sp.



Taillis de
hêtre, ©
Parrilla

1.4. Les prairies ouvertes d'altitude

Quatre sites d'étude sont situés dans des milieux montagnards ouverts. Deux de ces prairies se trouvent aux Argentières et à Bernadouze, sites déjà décrits précédemment (voir section 1.1 et 1.3 du chapitre II). Deux autres sites ont été étudiés, un sur le versant sud des Pyrénées (Malniu) et un autre dans les Alpes ligures italiennes (Pian Rosso) (*tab. 2*). Chacune de ces zones a été considérablement modifiée par les sociétés passées afin de répondre à leurs besoins.

Tableau 10 : Tableau de synthèse des données générales sur les sites de Malniu et Pian Rosso

	Malniu	Pian Rosso
Pays	Espagne	Italie
Massif	Pyrénées	Alpes
Commune	Meranges	Viozene di Ormea
Code site	MAL	PIA
Étage	Subalpin à Alpin	Montagnard
Échantillonnage		
Archéologique	Non	Non
Paléoécologique	Oui	Oui
Piégeage	Non	Non
Données disponibles		
Palynologique		
Anthracologique	TRANSEANT ¹²	TRANSEANT (Pescini <i>et al.</i> , en relecture)
Archéologique		
Entomologique	Non	Non

Situé dans les Pyrénées orientales, Malniu (Cerdagne) est un lieu de transhumance où l'on peut encore observer des troupeaux, entre 2 180 m et 2 425 m d'altitude. La végétation herbacée est constituée de *Nardus stricta* L., *Trifolium alpinum* L., *Ranunculus pyrenaicus* L. et *Plantago alpina* L. Trois grandes structures datées de la fin du Néolithique témoignent de l'ancienneté des pratiques pastorales dans cette montagne (Colominas *et al.*, 2022 ; Pescini *et al.*, 2024). Entre la Protohistoire et le Moyen-Âge, le site a été utilisé de façon limitée ou abandonné. L'activité pastorale reprend intensivement au Moyen-Âge (Pescini *et al.*, 2024).

¹² Ces données sont inédites, la publication est en cours de rédaction

Cette longue tradition pastorale, bien que ponctuellement interrompue, a profondément façonné le paysage en favorisant l'ouverture de prairies qui subsistent encore aujourd'hui (Pescini *et al.*, 2024).

Le plateau de Pian Rosso est une zone de pâturage encore active aujourd'hui, située sur le mont Mongioie entre les vallées du Tanaro et de l'Ellero. La zone est marquée par d'importants phénomènes karstiques ; le site en lui-même est une paléodoline, vestige de l'effondrement d'une grande cavité karstique (Pescini *et al.*, en relecture). L'activité pastorale historique a été très importante sur le versant, comme en témoigne une vaste documentation écrite et cartographique. Même si cette zone est surtout connue pour le pastoralisme, les archives des XVI^e au XVIII^e siècles témoignent de plusieurs formes d'utilisation du sol à différentes altitudes du versant (culture temporaire, exploitation forestière). Au XIX^e siècle la zone est occupée par une agriculture permanente, puis elle est abandonnée progressivement au XX^e siècle. La pente menant au plateau de Pian Rosso est ponctuée d'espèces de reconquête ; *Pinus uncinata*, *Aria edulis* (Willd.) M.Roem. et *Genista cinerea* (Vill.) DC. Sur le plateau de Pian Rosso plusieurs autres espèces ont été identifiées : *Anacamptis pyramidalis* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Bromus erectus* Huds., *Carex sempervirens* Vill., *Centaurea triumfettii* All., *Festuca ovina* L., *Gymnadenia conopsea* L., *Holcus lanatus* L., *Neotinea ustulata* L., *Onobrychis viciifolia* Scop., *Teucrium montanum* L., *Trifolium pratense* L., et *Trifolium repens* L., témoignant, pour certaines, de pratiques agro-sylvo-pastorales anciennes (Pescini *et al.*, en relecture).

1.5. Orthophotographies anciennes et photographies aériennes actuelles

Une analyse des orthophotographies aériennes a été réalisée afin d'identifier d'éventuelles évolutions de l'utilisation du sol ou de la couverture végétale depuis le milieu du XX^e siècle. Cette démarche s'avère particulièrement pertinente pour les forêts anciennes ayant connu des pratiques sylvicoles, dans la mesure où la reconquête forestière peut, dans certains cas, être très prononcée.

Les fosses ont été localisées à partir de leurs coordonnées GPS sur des orthophotographies aériennes anciennes. La précision des relevés GPS, variable selon les sites, est d'environ 5 m. Pour les sites français (vieilles forêts, forêts anciennes des Pyrénées ariégeoises et complexe minier), la plateforme Géoportail a été utilisée pour positionner avec précision les fosses et réaliser des mesures.

2. Échantillonnage de l'entomofaune actuelle : les Carabidae

L'intérêt de comparer l'entomofaune actuelle avec celle du passé a été largement démontré en entomologie du Quaternaire. Cette comparaison permet notamment de mieux comprendre la structure des communautés (Kenward, 1978), qui dépend de divers facteurs, biotiques et abiotiques. Ces communautés peuvent ainsi réagir différemment à ces facteurs selon les espèces.

L'échantillonnage s'est concentré sur les coléoptères de la famille des Carabidae. Cette famille est fréquemment utilisée pour évaluer l'impact des activités anthropiques sur l'environnement (Ghannem *et al.*, 2018). Les carabiques sont de bons bioindicateurs car ils se retrouvent dans une large gamme d'habitats (Raino & Niemelä, 2003). De plus, ils se caractérisent par une grande diversité écologique et taxonomique, une abondance marquée ainsi qu'une forte réactivité face aux changements dans leur environnement (Lövei & Sutherland, 1996). Plusieurs études démontrent l'impact des perturbations forestières sur la structure des communautés de carabes (Werner & Raffa, 2000). La capacité de dispersion élevée, caractéristique de la majorité des membres de cette famille, leur confère la faculté de coloniser rapidement de nouveaux habitats. Les espèces brachyptères¹³ sont davantage présentes dans des environnements stables que dans des habitats perturbés (Southwood, 1988). L'identification d'espèces brachyptères strictement associées au milieu forestier ou ouvert au sein des corpus actuels pourrait ainsi constituer un élément clé pour l'interprétation des corpus anciens.

En raison de la nature de l'archive paléontomologique, les seules modifications de la structure des communautés que nous pouvons analyser sont celles qui concernent la diversité spécifique. Les changements d'abondance ne sont pas applicables à l'archive sol.

Les Curculionidae terricoles et épigés n'ont pas été inclus dans l'analyse de l'entomofaune actuelle, bien que présents en grands nombres dans les niveaux de sols. En effet, la forte diversité taxinomique au sein de la famille des Curculionidae ainsi que la fragmentation fréquente des vestiges fossiles, restreint considérablement l'accès à des caractères diagnostiques fiables. De ce fait, les attributions spécifiques sont difficiles, voire impossibles, et l'intérêt de cette famille dans le cadre des analyses paléoécologiques est diminué dans les contextes pédologiques.

¹³ Brachyptère : Désigne une morphologie alaire caractérisée par une taille réduite de l'aile par rapport à la morphologie macroptère.

2.1. Stratégie d'échantillonnage

Deux jeux de données sont considérés ici pour comparer l'entomofaune actuelle à celle du passé, à Bernadouze et à Burat. Des campagnes de piégeage entomologique ont été menées en 2016-2018 dans la forêt de Bernadouze, dans le cadre des projets InsPyr¹⁴ et CARAVIC¹⁵, dirigés par Pierre Moret et Erick Campan. Ce site fait office de référence pour les forêts anciennes du corpus pyrénéen (Les Argentières-Lacore). La forêt de Burat, quant à elle est représentative des vieilles hêtraies-sapinières étudiées dans cette thèse (Bois-Neuf et Barrada). Bien que les sites de Burat et Bernadouze possèdent à la fois des prairies et une forêt, leurs caractéristiques biotiques et abiotiques diffèrent, de même que l'usage de leur sol (*tab. 11*).

Les forêts et prairies de ces deux sites présentent des différences marquées dans leurs trajectoires spatio-temporelles ainsi que dans leur intégration à la matrice paysagère (*tab. 11*). Elles se distinguent par leurs superficies respectives, les dynamiques d'expansion et de régression observées au fil du temps (*fig. 22* et *fig. 23*), ainsi que par la durée de leur isolement. Par ailleurs, le niveau de connectivité structurelle et fonctionnelle avec l'environnement immédiat varie considérablement entre ces milieux, qu'il s'agisse de la continuité du couvert végétal, de la perméabilité ou de l'espacement entre les patches d'habitat (*tab. 11*). Enfin, la fragmentation influence la structure des communautés de carabiques en modifiant divers facteurs environnementaux tels que la température, la lumière, l'humidité ou encore le vent (Niemelä, 2001).

Pour cette étude, trois milieux ont été échantillonnés : sous-bois, lisière forestière et prairie. Les points d'échantillonnage sont regroupés en stations. Deux méthodes d'échantillonnage ont été employées : la recherche à vue, de nuit, à la surface du sol à l'aide d'une lampe frontale, utilisée sur le site de Bernadouze dans la partie forestière du transect, et des pièges dits *pitfall traps* pour le reste du transect de Bernadouze et à Burat.

La méthode de l'échantillonnage à vue présente l'avantage d'avoir un faible impact environnemental (les insectes étant relâchés vivants, sauf ceux qui ne peuvent être identifiés qu'au laboratoire). Elle est efficace en milieu ouvert d'altitude (Moret & Gobbi, 2024). Cependant, elle nécessite des entomologistes expérimentés et s'avère plus difficile à pratiquer en forêt, compte tenu de la diversité des biotopes.

¹⁴ InsPyr (projet - OHM) : Recherches paléo-entomologiques et écologiques sur les INSEctes des Pyrénées, P. Moret (dir.), 2017.

¹⁵ CARAVIC (projet – OHM) : Evolution des communautés de coléoptères CARAbiques en milieu forestier et supraforestier anthropisé dans le haut VICdessos (Pyrénées) : passé, présent, futur. Ecolab, 2016.

Tableau 11 : Paramètres stationnels, des zones piégées sur les sites de Bernadouze et Burat

Paramètres stationnel	Bernadouze	Burat
Altitude basse (m)	1350	1070
Altitude haute (m)	1450	1690
Topographie	Faible pente, exposition Nord	Terrain à pente forte, exposition Nord
Climat local annuel sur la commune la plus proche		
Pluviométrie (mm)	1320	1346
Température moyenne (C°)	7	8.1
Stations forestières		
Type de forêt	Forêt ancienne	Vieille forêt
Essences dominantes	Hêtre	Hêtre/sapin
Structure de la végétation	Relativement développée	Dense et bien développée
Humidité du sol	Modérément humide	Relativement humide
Litière du sol	Moyenne	Relativement épais (oligomull, dismull)
pH du sol	Basique	Acide
Régime de perturbation	Coupe récente (2016)	Milieu du XX ^e pour la dernière coupe
Isolation écologique	Non	Non
Prairies d'altitude		
Type	Tourbière	Sèche
Richesse floristique	Bonne	Bonne
Gestion	Encore pâturée, en voie de diminution	Pâturage toujours actif
Isolation écologique	Non	Non

La méthode des *pitfall traps* ou pièges Barber (Barber, 1931), est largement utilisée en entomologie en raison de nombreux avantages. Elle permet, d'une part, de constituer des échantillons représentatifs de l'entomofaune du sol. D'autre part, cette méthode présente l'intérêt d'être simple à mettre en œuvre et elle est peu coûteuse (Nageleisen *et al.*, 2009). Les *pitfall traps* sont particulièrement efficaces pour la capture des invertébrés épigés et mobiles tels que les coléoptères carabique, les Staphylinidae, et les Arachnida par exemple. Toutefois, il est important de souligner certains biais inhérents à cette technique : les espèces de plus grande taille tendent à être surreprésentées par rapport aux plus petites (Skvarla *et al.*, 2014 ; Spence & Niemelä, 1994). Ce biais peut influencer la structure apparente des assemblages capturés et doit être pris en compte lors de l'interprétation de ces derniers. Par ailleurs, ces dispositifs sont souvent endommagés par certains mammifères, notamment les sangliers, entraînant des pertes d'informations. Leur utilisation génère également des répercussions sur l'environnement, en conduisant non seulement à la capture des espèces ciblées, mais aussi de diverses espèces non-ciblées, telles que les rongeurs ou les batraciens (Nageleisen *et al.*, 2009).



Figure 7 : Exemple de *pitfall traps* mis en place dans la station S3-SB de Burat © Parrilla

Les *pitfall traps* installés dans la vieille forêt de Burat étaient composés d'un récipient en plastique rigide (*ecocups*, 8 cm de diamètre et 16 cm de profondeur). Ces derniers ont été placés dans un trou creusé dans le sol, pour que leur bord affleure en surface, sans créer d'obstacles pour les insectes. Un obstacle à franchir aurait limité l'accès des petites espèces, biaisant ainsi la représentativité de l'assemblage capturé. À Burat, le relevé étant bihebdomadaire en 2021 et hebdomadaire en 2023, plusieurs ajustements ont été effectués pour éviter de potentielles pertes de données. Les pièges ont été couverts pour éviter tout débordement causé par la pluie (*fig. 7*). La contrainte de poids, liée à l'éloignement des terrains ainsi qu'à la durée et à la difficulté des marches d'approche, a justifié l'adoption d'un dispositif de protection « léger » pour les pièges, constitué de piquets en bois et de sacs de congélation découpés.

De même, pour faciliter l'évacuation de liquide en cas de ruissellement (fréquent en milieu montagnard), des petits trous ont été percés à 3 cm de hauteur sur les bords. L'utilisation d'un agent de conservation est essentielle si le relevé n'est pas réalisé toutes les 24 à 48 heures. À cet effet, du vinaigre blanc a été utilisé, puisqu'aucune étude ADN n'était envisagée sur ce corpus (Skvarla *et al.*, 2014). Du liquide vaisselle a été ajouté au vinaigre blanc pour réduire la tension superficielle (Curtis, 1980), empêchant ainsi certains individus de s'échapper ou de consommer les autres insectes piégés.

L'utilisation de deux méthodes différentes à Bernadouze, en raison de contraintes logistiques, introduit un biais non négligeable et limite la comparabilité des résultats. C'est pourquoi nous avons limité à Burat le traitement statistique des données.

2.1.1. Les piégeages de la vieille forêt de Burat

En 2021, lors de la première session de piégeages à Burat, quatre stations ont été établies sur un transect altitudinal (*tab. 12, fig. 8 et 9*). Le but étant d'interroger la tolérance des Carabidae piégés, aux milieux ouverts, avec le piégeage en trouée forestière (modalité de lisière forestière). Chaque piège a été placé à 20 m d'intervalle pour garantir leur indépendance.

- S1 : Près de la cabane de Sarribarolles, à l'entrée de la forêt. Elle comprend une trouée forestière avec luzule (*Luzula DC.*, 1805 sp.) (S1-L) et un peuplement forestier, à sol majoritairement nu, recouvert d'aiguilles de sapin (S1-SB).
- S2-SB et S3-SB : Situées dans la vieille forêt près des fosses 1 (pour S3-SB) et 2 (pour S2-SB) (*fig. 8*). La station 2 a un sol pauvre en végétation, couvert de feuilles de hêtre

et d'aiguilles de sapin. La station 3 est couverte de *Thidium tamariscinum* (Hedw.) Schimp., 1852, avec un peuplement d'arbres relativement peu dense.

- S4 : Située dans la partie supérieure de la forêt (S4-SB), le sol est majoritairement nu, recouvert d'aiguilles de sapin, et présente une large trouée herbeuse (S4-L) dans laquelle des déjections de vaches ont été observées.

En 2023 (*tab. 12* et *fig. 8*), l'objectif principal était de préciser la tolérance des carabes aux différentes ouvertures du milieu, en s'appuyant sur trois milieux distincts (c'est-à-dire : sous-bois, lisière et prairie). Là encore, chaque piège a été placé, dans la mesure du possible pour la modalité lisière, à 20 m d'intervalle les uns des autres.

- S3''-SB : Correspond à la station 3 piégée en 2021.
- S5-L : Située en bordure du peuplement, le long du chemin qui mène à la prairie. Le sol y est majoritairement nu et recouvert d'aiguilles de sapin. Afin de ne pas biaiser les résultats, la bande d'arbres située entre la prairie et la trouée forestière a volontairement été laissée de côté.
- S6-P : Il s'agit d'une prairie située sur un replat, caractérisée par une végétation herbacée dense et quelques buissons épars.

Tableau 12 : Tableau de synthèse des stations de piégeages sur le site de Burat

Session	Station	Altitude (m)	Pièges	Localisation	Remarques	Modalités identifiées
2021	S1	1070	6	Entrée de la forêt	Cabane de Sarribarolles, trouée forestière, 113m ² Coupe forestière récente	Sous-bois/Lisière
2021	S2	1180	5	Vieille forêt	Proximité fosse 2	Sous-bois
2021	S3	1390	5	Vieille forêt	Proximité fosse 1	Sous-bois
2021	S4	1670	6	Partie supérieure de la forêt	Déjections de bétail, trouée forestière de 770m ²	Sous-bois/Lisière
2023	S3''	1390	4	Vieille forêt	Proximité fosse 1	Sous-bois
2023	S5	1680	6	Lisière forestière supérieure	Long du chemin menant à la prairie, déjections de bétails	Lisière
2023	S6	1690	6	Prairie d'altitude	35m de la lisière forestière, déjections de bétail	Prairie

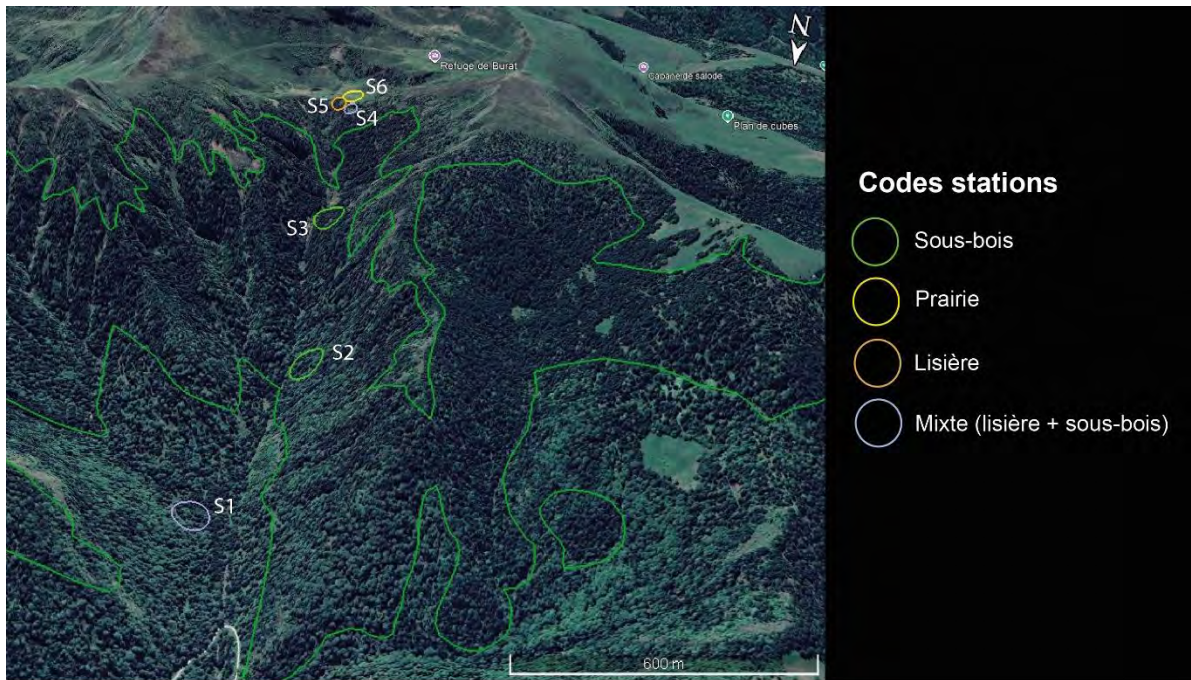


Figure 9 : Localisation des stations de piégeages sur le site de Burat, en vert l'emprise de la vieille forêt. © Google earth, crédit carte (modification) : © Parrilla

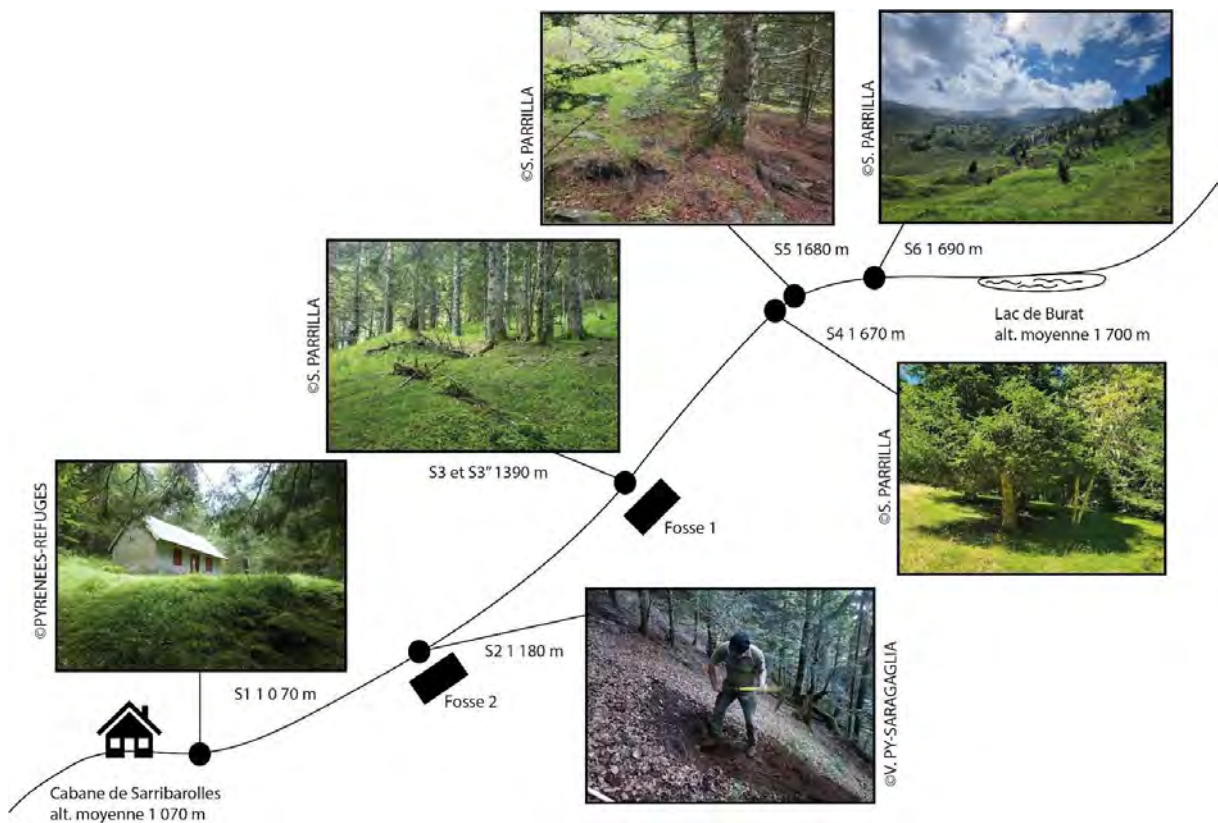


Figure 8 : Transect altitudinal effectué dans le cadre des piégeages sur le site de Burat, avec photographie des lieux piégés. Montage : © Parrilla, photographie © Pyrénées-Refuges, Py-Saragaglia & Parrilla

2.1.2. Les piégeages et échantillonnage à vue de Bernadouze

Le sous-bois a été échantillonné une fois de jour et de nuit à l'aide de la méthode à vue, tandis que la zone au sud de la tourbière a fait l'objet d'un relevé unique par *pitfall traps* (*tab. 13*). La station S7 de sous-bois est à proximité de la fosse BERF2 et la station S8 de prairie est près de la fosse BERF1 (*fig. 10*).

Tableau 13 : Tableau de synthèse sur les différentes stations de piégeages sur le site de Bernadouze

Session	Station	Altitude (m)	Pièges	Remarques	Modalités identifiées
2015	S7	1350	Non concerné		Sous-bois
2015	S8	1450	5	Tourbière	Prairie



Figure 10 : Localisation des stations de piégeages sur le site de Bernadouze, en bleu l'emprise de la tourbière. © Google earth, crédit carte (modification) : © Parrilla

2.2. Traitement taxonomique des insectes

Les insectes collectés par piégeage à Burat ont d'abord été rincés et nettoyés en laboratoire, puis stockés dans de l'alcool à 70° afin de prévenir toute dégradation. Dans chaque relevé de piège, les Carabidae ont été récupérés, les autres familles d'insectes ont été mises de côté dans des Eppendorfs.

L'identification des insectes a été réalisée à l'aide d'ouvrages de référence et grâce à la collection d'insectes actuels constituée par Pierre Moret, conservée à l'Université Toulouse Jean-Jaurès. Ce travail a bénéficié de l'expertise directe de Pierre Moret. Les spécimens de Bernadouze avaient déjà fait l'objet d'une identification dans le cadre du projet CARAVIC.

Pour certaines espèces à l'identification difficile (notamment dans le genre *Microlestes*), les pièces génitales du mâle, partie du corps présentant les caractères spécifiques les plus marqués, ont été extraites et identifiées d'après la clé taxonomique de référence (Coulon, 1998).

2.3. Analyses statistiques du corpus

Afin de caractériser les communautés de Carabidae et de mettre en évidence la composition spécifique entre les différents types de milieux (sous-bois (SB), lisière (L) et prairie (P)), plusieurs analyses complémentaires ont été conduites, ciblant à la fois les patrons communautaires globaux et les réponses spécifiques de certaines espèces. Les analyses statistiques ont été réalisées uniquement sur les corpus issus du site de Burat, qui a fourni le plus grand nombre d'insectes.

Des courbes d'accumulation ont été réalisées pour les piégeages du site de Burat, afin d'évaluer la qualité de l'échantillonnage, c'est-à-dire la probabilité de détecter une espèce supplémentaire à mesure que l'effort d'échantillonnage augmente. L'objectif était d'obtenir des courbes atteignant un plateau, indiquant que les principales espèces de l'habitat concerné ont été capturées, et qu'il est peu probable que de nouvelles espèces soient détectées au prix d'un effort d'échantillonnage supplémentaire. Ces courbes d'accumulation ont été réalisées à l'aide du logiciel statistique R. Chacune représente un milieu distinct (sous-bois, lisière, prairie) et intègre l'ensemble des relevés provenant de tous les pièges associés (Moret & Gobbi, 2024). L'indice de Chao a été calculé pour chaque courbe ; cet indice permet d'estimer la richesse réelle en espèces.

2.3.1. Composition des assemblages

La diversité spécifique des communautés a été évaluée à l'aide de l'indice de Shannon, qui intègre à la fois le nombre d'espèces et l'équité de leur répartition. Cet indice permet de résumer efficacement la structure des communautés en une variable continue, facilitant les

comparaisons entre les différents milieux de piégeage (S1-SB, S1-L, S2-SB, S3-SB, S4-SB, S4-L, S5-L et S6-P). Son utilisation permet ainsi une évaluation robuste et pertinente des variations de diversité entre les milieux.

La dissimilarité entre les communautés de Carabidae a été quantifiée à l'aide de l'indice de Bray-Curtis, calculé à partir des abondances relatives des différents taxons. Cet indice est couramment utilisé en écologie des communautés, car il tient compte de l'abondance sans être influencé par les absences, ce qui le rend particulièrement adapté aux jeux de données comportant beaucoup de zéro. Contrairement aux indices de distance euclidienne, Bray-Curtis permet de mieux refléter les différences biologiquement significatives dans la composition des communautés.

En vue de caractériser la structure des communautés de Carabidae échantillonnées, une analyse d'ordination multivariée a été réalisée. Ce type d'analyse permet d'explorer les variations dans la composition des communautés. Pour tester statistiquement les différences de composition spécifique entre milieux, une analyse de variance multivariée par permutations (PERMANOVA) a été menée. Cette analyse s'appuie sur la distance de Bray-Curtis. Cette méthode présente l'avantage de ne pas reposer sur les hypothèses de normalité ou de linéarité des données, contrairement à des approches telles que l'analyse factorielle des correspondances (AFC), qui peut être moins robuste en présence de nombreux zéros. La PERMANOVA permet ainsi de mieux refléter les différences multivariées entre groupes. L'analyse statistique a été conduite en utilisant le milieu (sous-bois, lisière et prairie) comme facteur explicatif, avec 999 permutations. Une *pairwise* PERMANOVA (deux à deux) a été réalisée afin d'identifier les modalités (sous-bois, lisière et prairie) différant significativement entre elles.

2.3.2. Identification des espèces indicatrices

L'identification d'espèces préférentiellement associées à certains milieux a été réalisée grâce au test des valeurs indicatrices (*IndVal*, Dufrêne & Legendre, 1997). Cette approche combine la spécificité (abondance relative dans un groupe) et la fidélité (fréquence d'occurrence dans le groupe) afin de détecter les espèces bioindicatrices. La combinaison de ces deux paramètres constitue un outil robuste pour détecter des taxons caractéristiques de certaines conditions écologiques. Pour limiter l'influence des abondances élevées et des espèces rares, une transformation de Hellinger (Borcard *et al.*, 2011) a été appliquée aux données d'abondances avant l'analyse. Cette transformation réduit l'effet des valeurs

extrêmes en conservant l'information écologique. Elle est particulièrement recommandée pour les corpus présentant de nombreux zéros. Le test de significativité a été effectué par permutations (n=999) et les résultats ont été considérés significatifs pour $p < 0.05$.

3. L'entomofaune archivée dans les sols

Certaines fosses ont été réalisées dans le cadre d'études pédo-anthracologiques (*tab. 14*). Les fosses des forêts anciennes des Pyrénées et le site archéologique des Argentières ont été analysées dans le cadre du Master (Moret *et al.*, 2022 ; Parrilla, 2018, 2019) (*tab. 14*). Les fosses réalisées pendant la thèse sont situées en Italie (forêts anciennes) et dans les Pyrénées centrales (en collaboration avec le projet de l'ANR BENDYS) (*tab. 14*).

Deux méthodes distinctes ont ainsi été utilisées pour l'échantillonnage des insectes anciens, chacune étant adaptée à la nature de l'archive considérée : une méthode archéologique pour la halde minière des Argentières (technosol) et une approche pédo-anthracologique pour les échantillons de sol.

Tableau 14 : Tableau récapitulatif des points d'échantillonnages réalisés dans chaque sites, associés au projet de recherche

Site	Point d'échantillonnage	Date réalisation	Projets de recherche	
Les Argentières	ARGF1	2013	FODYNA (étudié dans le cadre du master)	
	ARGF2	2017	Master	
	ARGF3	2017	TAXUS ¹⁶ , EVOC ¹⁷ , Thèse	
Barrada	BARF1	2021	ANR BENDYS, Thèse	
	BARF2	2021		
Bois-Neuf	BOIF1	2021		
	BOIF2	2021		
Burat	BURF1	2020		
	BURF2	2021		
Bernadouze	BERF1	2014		CHARINTER-Bernadouze (étudié dans le cadre du master)
	BERF2	2016		
	BERF3	2016		
Lacore	LACF1	2013		FODYNA (étudié dans le cadre du master)
	LACF2	2013		
Gerbonte	GERF1	2022	Thèse	
Maggiorasca	MAGF1	2022	Thèse	
Malniu	MALF1	2021	TRANSEANT, Thèse	
Montieri	MONF1	2021	Thèse	
Pian Rosso	PIAF1	2021	TRANSEANT, Thèse	

¹⁶ TAXUS (projet) : TAXUS APE GEODE : Histoire Holocène d'une espèce ligneuse relictuelle des Pyrénées : TAXUS baccata, L. Responsables : V. Py-Saragaglia et M. Saulnier, 2017.

¹⁷ EVOC (projet) : EVOC (APEX MSHST) : ÉVOLUTION d'une espèce emblématique des forêts montagnardes européennes : l'if (Taxus baCcata L.). M. Saulnier (dir.), 2023.

3.1. Stratégie d'échantillonnage

3.1.1. Échantillonnage archéologique

Deux sondages ont été réalisés dans une ancienne halde minière. Une halde se forme par l'accumulation des stériles issus d'une activité d'extraction. La halde des Argentières est localisée dans le secteur C du site (butte des Argentières), où elle forme un large cône dont le sommet présente des signes d'érosion ou de reprises minières. Le secteur de la halde échantillonné (fosse ARGF1), est directement connecté aux ouvrages miniers sommitaux (tranchées), qui conservent des traces d'abattage par le feu, témoignant ainsi d'une activité ancienne (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). Ce sondage a été ouvert, fouillé, décrit et échantillonné en suivant une méthode archéologique adaptée au contexte minier (Py-Saragaglia *et al.*, 2013, 2017). Le second sondage (ARGF2), réalisé ultérieurement pour compléter le signal insecte de la première fosse, a été positionné en amont du premier afin d'éviter toute contamination potentielle (*tab. 15 et fig. 11*).

Tableau 15 : Informations sur la localisation des sondages archéologiques et leur environnement

Sondage	Type	Coordonnées	Altitude (m)	Pente	Environnement
ARGF1	AR	N 42°46'41.32" E 1°23'27.85"	1600	Moyenne (dans une cuvette)	Halde minière
ARGF2	AR	N 42°46'41.13" E 1°23'28.15"	1610	Forte	Halde minière



Figure 11 : Localisation des fosses ARGF1 et ARGF2 dans le paysage de la mine des Argentières. Fond de carte, 2013 (date de réalisation de la première fosse) © Google Earth Pro

3.1.2. Échantillonnage pédo-entomologique

3.1.2.1. Modalités d'échantillonnage

Dans le but de reconstruire les trajectoires locales des peuplements, qui peuvent varier considérablement à l'échelle d'un versant (Py-Saragaglia *et al.*, 2017 ; Saulnier *et al.*, 2020), plusieurs points d'échantillonnage ont été réalisés sur les sites français (*fig. 12, 13, 14 et tab. 17*). La même stratégie d'échantillonnage aurait dû être appliquée aux terrains forestiers italiens. Cependant, faute de résultats probants (très peu de sclérites conservés) dans les premières fosses, celles-ci n'ont été échantillonnées qu'une seule fois, au cœur de leur peuplement (*fig. 13 et tab. 16*). Dans le cadre du projet TRANSEANT, deux fosses (l'une à Malniu et l'autre à Pian Rosso (*fig. 14 et tab. 16*)) ont été étudiées pour leur signal entomologique, dans le but de comparer les modes d'archivage du signal insecte entre milieux ouverts et milieux forestiers.

Deux fosses pédo-entomologiques ont été creusées dans chacune des vieilles forêts, l'une au cœur du peuplement, l'autre à proximité d'une zone pastorale encore active (*fig. 12*). Une petite variation altitudinale est à souligner pour Barrada et Bois-Neuf, cette dernière étant plus importante pour le site de Burat (Parrilla *et al.*, 2026 ; Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025) (*tab. 16*).

Certaines fosses ont été réalisées dans le cadre de projets différents. L'échantillonnage des forêts anciennes des Pyrénées ariégeoises est principalement lié à l'étude des activités de charbonnage passées. Dans la forêt de Lacore, deux fosses ont été ouvertes sur le versant nord-est afin de caractériser l'impact de ces activités sur les assemblages de charbons issus du sol (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). À Bernadouze, trois principaux secteurs de production de charbon de bois ont été échantillonnés : BERF1 au nord, BERF2 à l'ouest et BERF3 au sud. Ces points ont été sélectionnés en fonction de leurs caractéristiques biotiques et abiotiques, de manière à limiter les risques de contamination par des charbons archéologiques (Saulnier *et al.*, 2020). Dans le cadre du projet TAXUS, deux fosses pédo-anthracologiques ont été ouvertes dans la prairie en contrebas du site minier des Argentières ; seule la fosse 1 (désignée ARGF3 dans la présente étude) a été retenue pour analyse.

3.1.2.2. Méthode d'échantillonnage

Les fosses (*tab. 16*) ont été creusées et décrites selon la méthode pédo-anthracologique appliquée en contexte forestier de plaine et de montagne (Carcaillet & Thinon,

1996 ; Saulnier *et al.*, 2020 ; Robin *et al.*, 2021). Si cette méthode a été initialement développée pour l'étude des charbons de bois contenus dans les sols, elle a également été suivie ici pour permettre l'analyse conjointe des sclérites d'insectes présents dans les mêmes niveaux. Ainsi, les fosses ont été ouvertes sur un mètre de large jusqu'au substrat, lorsque ce dernier était atteignable. Chaque niveau a été distingué et un profil sédimentaire a été dessiné sur le terrain. La différenciation des niveaux repose sur plusieurs critères : texture, inclusion, nature du sol, couleur, présence de roche, racines, etc. Ces critères permettent de caractériser les potentielles bioturbations qui ont pu influencer les assemblages et les accumulations composites d'insectes morts. L'hydromorphie des fosses a été évaluée, avec le concours de L. Larrieu, sur la base des observations sur la matrice sédimentaire. Il s'agit d'évaluer l'engorgement temporaire ou permanent d'un sol, en se basant sur la présence de coloration (nodules de couleurs rouille à noir) ou décoloration (blanchiment d'un niveau par exemple).

Tableau 16 : Informations sur la localisation des fosses pédo-anthracologiques et leur environnement, avec T = type de site (VF ; vieille forêt, PA ; prairie d'altitude, FA ; forêt ancienne)

Fosse	Type	Coordonnées	Altitude (m)	Pente	Environnement
BARF1	VF	N 42°48'35.413" E 0°1'50.721"	1608	75 %	Sous un TGB
BARF2	VF	N 42°48'35.384" E 0°1'57.792"	1595	60 %	Entre deux arbres
BOIF1	VF	N 42°45'24.926" E 0°38'7.331"	1736	65 %	Sous le chemin
BOIF2	VF	N 42°45'28.523" E 0°38'52.159"	1671	35 %	Replat
BURF1	VF	N 42°52'8.08" E 0°39'56.084"	1394	35 %	Replat
BURF2	VF	N 42°52'24.182" E 0°39'55.274"	1177	75 %	Arbre proche à 4 m
BERF1	PA	N 42°48'13.172" E 1°25'27.253"	1350	Modérée	Pied petit cône alluvial
BERF2	FA	N 42°48'5.224" E 1°25'36.526"	1390	Faible	Sommet d'une butte
BERF3	FA	N 42°48'13.536" E 1°25'15.570"	1400	Raide	Haute futaie
LACF1	FA	N 42°46'38.8596" E 1°23'18.132"	1578	70 – 80 %	Affleurement granitique
LACF2	FA	N 42°46'39.486" E 1°23'17.4156"	1548	50 – 60 %	Bois, avec régénération
GERF1	FA	N 44°0'38.772" E 7°40'49.836"	1588	10 %	Proximité TGB
MAGF1	FA	N 44°32'21.3288" E 9°29'22.308"	1601	< 5 %	Futaie, arbre jeune à 2 m
MONF1	FA	N 43°7'39.8906" E 11°0'15.9977"	1001	10 – 20 %	Hêtres à moins de 4 m
MALF1	PA	N 42°27'46.1286" E 1°46'58.8875"	2181	< 5 %	Fond talweg, excréments
PIAF1	PA	N 44°9'1.0489" E 7°46'36.8689"	1530	Faible	Plateau karstique
ARGF3	PA	N 42°46'40.7604" E 1°23'33.7668"	1573	Faible	Proximité bosquet

Chaque niveau différencié a été prélevé, et subdivisé s'il était trop épais. L'échantillonnage consistait en moyenne à prélever 5 kg de sol par niveau d'échantillonnage, lorsque l'épaisseur de la couche le permettait (*Annexe, tab. 58*). En entomologie du Quaternaire, les études s'appuient habituellement sur des échantillons de de 5 à 10 litres de sédiment, et parfois jusqu'à 20 litres (Elias, 2010). Toutefois, dans notre contexte spécifique, un échantillonnage à hauteur de 20 L aurait été préférable.

Afin de limiter les risques de contamination entre les niveaux, les horizons ont été prélevés de bas en haut, par grattage. Le niveau est prélevé en son centre, contrairement à la méthode couramment utilisée en entomologie du Quaternaire pour identifier les périodes de

transition. Toutefois, dans le cas des sols forestiers, la lenteur des processus pédogénétiques rend ces transitions difficilement identifiables. Les prélèvements ont été conservés en chambre froide et sortis progressivement au moment des tamisages afin de garantir l'intégrité des sclérites d'insectes.

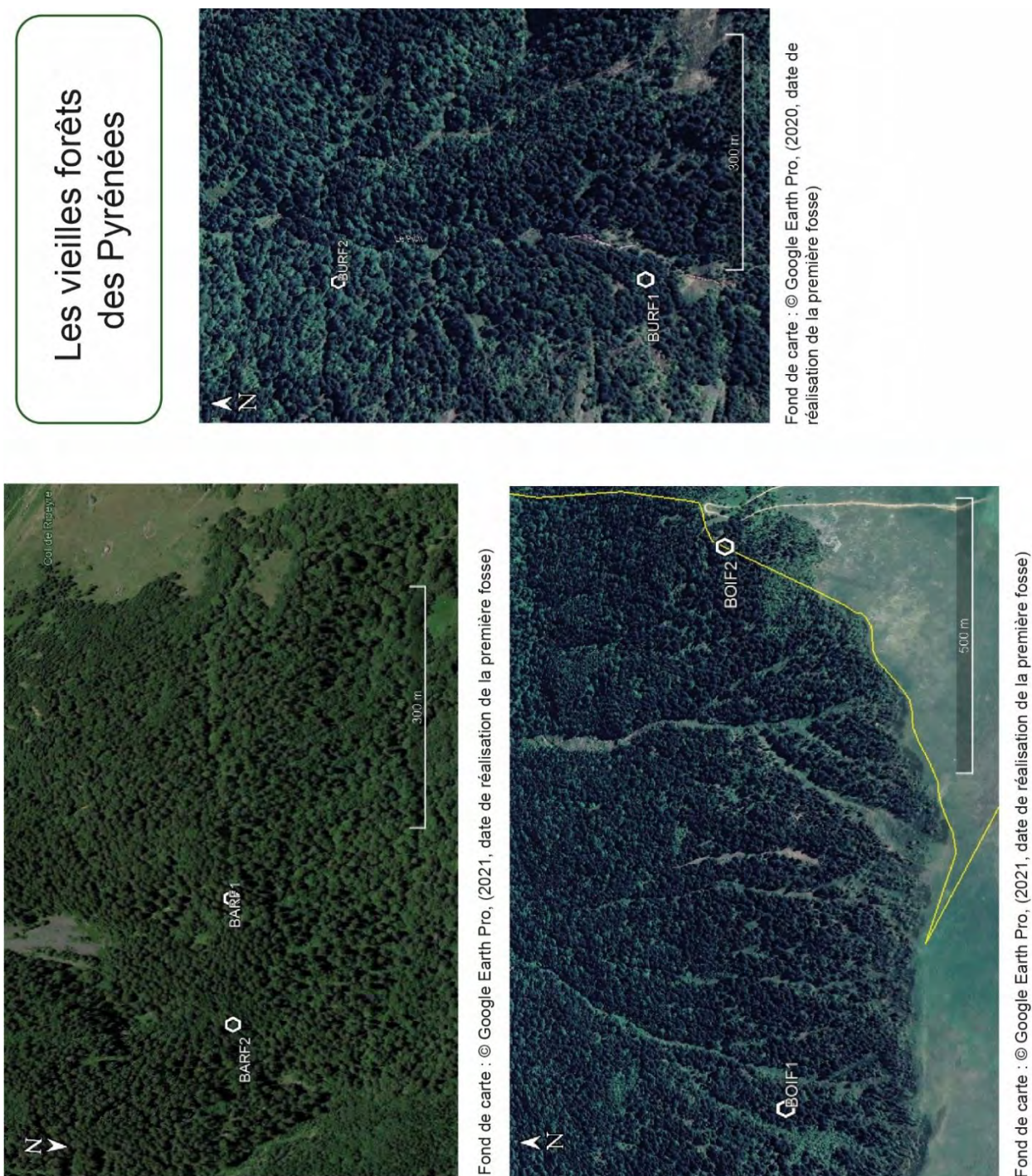


Figure 12 : Localisation des fosses des Pyrénées centrales réalisées dans les vieilles forêts

Les forêts anciennes des Pyrénées



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2017, date la plus proche de la réalisation de la première fosse)



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2017, date la plus proche de la réalisation de la première fosse)

Les forêts anciennes d'Italie



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2021, date la plus proche de la réalisation de la fosse)



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2021, date la plus proche de la réalisation de la fosse)



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2021, date la plus proche de la réalisation de la fosse)

Figure 13 : Localisation des fosses des Pyrénées centrales, Alpes et Apennins, réalisées dans les forêts anciennes

Les prairies d'altitude



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2017, date de réalisation de la fosse)



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2017, date la plus proche de la réalisation de la première fosse)



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2022, date la plus proche de la réalisation de la fosse)



Fond de carte : © Google Earth Pro, (2022, date la plus proche de la réalisation de la fosse)

Figure 14 : Localisation des fosses des Pyrénées centrales, de Cerdagne et des Alpes italiennes, réalisées dans les prairies d'altitude

3.2. Extraction et identification des sclérites anciens

3.2.1. Extraction des téguments

L'extraction des insectes anciens passe par le tamisage des sédiments. Ce dernier a été effectué selon la méthode pédo-anthracologique appliquée au contexte forestier. Ainsi, les sédiments sont passés dans des colonnes de tamis aux mailles : 5 mm, 2 mm et 800 μ m. Or, pour l'étude des insectes anciens, les mailles préconisées sont beaucoup plus fines (300 μ m voir pour certaines études 200-250 μ m) (Elias, 2010). Notre choix a été motivé par diverses

raisons. La conservation n'étant pas optimale dans les échantillonnages réalisés (contexte aérobie et non gorgé d'eau), les familles les plus petites et fragiles, susceptibles d'être détectées par des mailles plus fines, n'auraient pas pu être collectées. Toujours en raison de ces contextes particuliers, avec une maille à 800 µm environ un tiers des sclérites sont déjà trop fragmentés (de fragmentaires à très fragmentaires) pour être identifiables au-delà de l'ordre. Cette qualité d'archivage se retrouve aussi dans le *proxy* charbon, qui en deçà de cette maille est souvent très mal conservé et trop petit pour permettre une identification au rang du genre ou de l'espèce.

La flottation au pétrole n'a pas été utilisée pour extraire les sclérites d'insectes des refus de tamis. Ces derniers ont été sortis à l'aide d'une pince souple sous une loupe binoculaire, en même temps que les charbons. Cette méthode a permis la récupération de spécimens dont la flottaison aurait été compromise par leur extrême altération (*fig. 16 et 19*, perforations).

Les insectes anciens ont été stockés dans des tubes Eppendorf, soigneusement numérotés en fonction de leur provenance.

3.2.2. Identification des sclérites anciens

Les sclérites d'insectes triés ont été identifiés grâce à l'utilisation de critères spécifiques présents sur les sclérites diagnostiques (tête, pronotum et élytre) les mieux conservés, ces derniers étant bien documentés dans S.A. Elias, 1994 (p. 40-41). L'identification a bénéficié de l'expertise de Pierre Moret (Carabidae), Lionel Valladarès (Curculionidae) et Hervé Brustel (coléoptères saproxyliques), qui ont contribué à valider et affiner les déterminations.

Par observation sous loupe binoculaire, chaque sclérite d'insecte a reçu un numéro d'identification unique et a été photographié de manière à garder une trace, dans le cas où une datation radiocarbone serait envisagée.

Une fois identifiée, l'entomofaune reconnue a pu être regroupée dans deux groupes : un groupe d'indéterminés (dont le niveau taxonomique identifié est supérieur à la famille) et un groupe de déterminés (identifiés au moins au niveau taxonomique de la famille). Les sclérites du groupe « déterminés » ont ensuite été regroupés dans des morphogroupes en comparant la forme, la couleur et les critères diagnostiques des sclérites (squamules, insertion des soies, stries, microsculptures, etc.) de manière à identifier les insectes les plus fragmentés

au niveau taxonomique le plus fin possible. Le nombre minimum d'individus (NMI)¹⁸ a été calculé sur la base des éléments anatomiques latéralisables (tête, pronotum, élytres) (Schafstall *et al.*, 2020).

3.3. Dégradation des sclérites et datation absolue

L'évaluation de l'ancienneté des sclérites d'insectes repose sur deux approches : (1) la création d'une grille basée sur le degré d'altération des téguments, à partir de divers indicateurs tels que le ternissement des couleurs, la déformation, la fragilisation et la perte des soies sensorielles et/ou des pubescences ; (2) une analyse par le ¹⁴C de certains échantillons.

En contexte de sols forestiers, la longue pédogénèse rend impossible l'étude des sclérites d'insectes en assemblages synchroniques. Contrairement aux sites archéologiques, les niveaux de sol homogènes peuvent contenir des sclérites ayant plusieurs centaines, voire milliers d'années d'écart. Ainsi, il est impératif d'apporter des éléments de datation, relative ou absolue, pour chaque sclérite individuellement.

3.3.1. L'indice de dégradation *post-mortem* (DPM) (ou *TSD index*, in: Parrilla *et al.*, 2026)

Une attention particulière a été portée à l'altération taphonomique des sclérites du corpus. Plusieurs travaux ont mis en évidence des altérations des sclérites d'insectes, et certains chercheurs ont élaboré des échelles permettant d'évaluer la dégradation des sclérites en contexte archéoentomologique (Carrott *et al.*, 1996 ; Kenward & Large, 1998). Ces échelles n'ont pas été appliquées ici pour plusieurs raisons. Tout d'abord, un sol naturel fonctionne différemment d'un sol anthropique. Ensuite, elles ont été conçues pour des contextes archéologiques et s'appliquent donc à des assemblages. Or, dans les contextes pédologiques la notion d'assemblage n'existe pas, ainsi, l'approche doit être conduite sclérite par sclérite. Pour finir, la complexité de la grille de référence compliquerait l'interprétation des résultats. Ainsi, une grille d'évaluation spécifique de la dégradation *post-mortem* est proposée, comprenant quatre stades de dégradation (allant de 0 à 3).

¹⁸ NMI (méthode) : Le NMI est une méthode issue de l'archéozoologie. Elle est basée sur le comptage des éléments latéralisés, pour quantifier le plus petit nombre d'individus ayant pu livrer l'ensemble des vestiges. Cette méthode permet ainsi de pondérer les interprétations issues du corpus.

Les états de fragmentation des sclérites ont également été pris en compte et classés sur une échelle de 0 à 4, selon les critères présentés ci-dessous dans le tableau (*tab. 17* et *fig. 15*).

Tableau 17 : Critères d'évaluation de l'état de fragmentation des sclérites de la collection

Degré de fragmentation	Description
0. Intact	Insecte conservé dans son ensemble en connexion anatomique (souvent avec les antennes)
1. Complet	Sclérite conservé dans son entièreté (attention particulière aux connexions anatomiques type : fémur/tibia, tête/antennes)
2. Peu fragmentaire	Sclérite fragmenté à moins de 20 %
3. Fragmentaire	Sclérite fragmenté entre 20 et 50 %
4. Très fragmentaire	Sclérite fragmenté à plus de 50 %

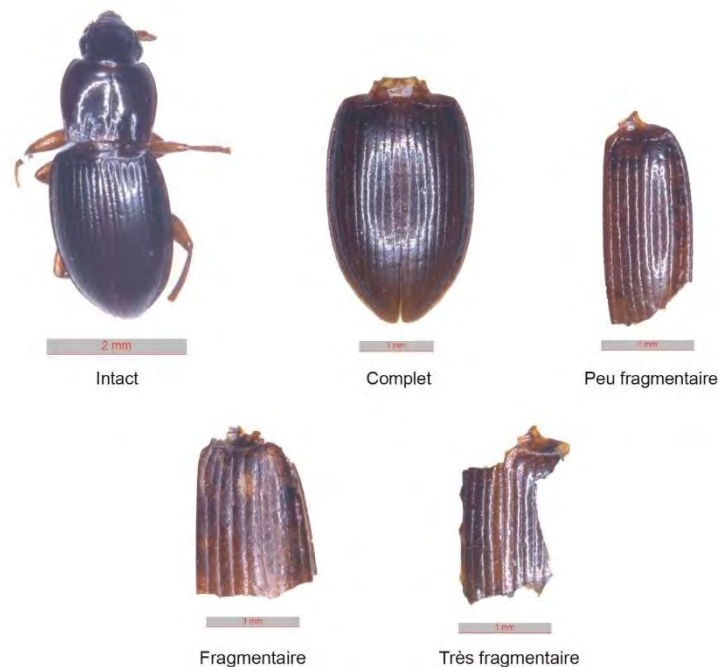


Figure 15 : Exemple sur *Pterostichus pumilio*, des divers états de fragmentation rencontrés dans le corpus © Parrilla

La présence de connexions anatomiques entre les sclérites d'insectes a également été quantifiée. Ces connexions permettent à la fois d'estimer l'ancienneté des sclérites et d'évaluer les éventuels déplacements *post-mortem*, en fournissant des indices sur le degré d'autochtonie de l'assemblage (Morlan & Matthews, 1983).

Des traces d'altération ont été relevées et quantifiées pour chaque sclérite, qu'il ait été identifié ou non. Plusieurs types d'altérations ont été observés sur les sclérites d'insectes (*fig. 16*). Deux stades ont été distingués pour les perforations : pré-perforation et perforation complète (*fig. 16 (1)*). Les stries ont été classées en légères et profondes (*fig. 16 (2)*). Des

marques ovo-circulaires foncées et irrégulières (*fig. 16 (3)*) ainsi que des marques linéaires situées sur les bords des sclérites (par exemple au niveau du pronotum) (*fig. 16 (4)*) ont également été identifiées. Des altérations colorimétriques, affectant partiellement ou totalement les sclérites, ont été notées (*fig. 16 (5)*) de même que la présence de gangues minérales entourant partiellement certains fragments (*fig. 16 (6)*). Dans certains cas, un phénomène de minéralisation plus avancé a également été observé (*fig. 16 (7)*). Enfin, des phénomènes d'amincissement partiel ou total des sclérites ont pu être mis en évidence.

Pour estimer l'ancienneté relative des sclérites n'ayant pas fait l'objet de datations absolues, une grille d'évaluation des sclérites a été mise en place (indice Dégradation *post-mortem* (DPM) ou *Time since death index (TSD index)* in : Parrilla *et al.*, 2026). Cette dernière s'appuie à la fois sur les observations préalables des diverses altérations identifiées dans le corpus étudié et une synthèse de la littérature existante relative aux processus taphonomiques affectant les insectes (Kenward & Large, 1998 ; Duncan *et al.*, 2003 ; Morlan & Matthews, 1983 ; Plotnick, 1986).

L'indice DPM est composé de quatre stades (de 0 à 3) :

- Stade 0 : désigne un insecte complet ou, dans le cas d'une tête, un ensemble comportant encore les palpes, les maxilles, et les articles des antennes, ou encore, dans le cas d'une patte, le tibia et les tarses.
- Stade 1 : désigne un sclérite ou un ensemble de sclérites en connexion anatomique, ne présentant aucune forme de dégradation *post-mortem*, mais dépourvu d'organes fragiles comme les palpes, les maxilles et les tarses.
- Stade 2 : désigne un sclérite ou un ensemble de sclérites, en connexion anatomique, présentant une faible dégradation *post-mortem*.
- Stade 3 : désigne un sclérite isolé présentant d'importantes dégradations *post-mortem*.

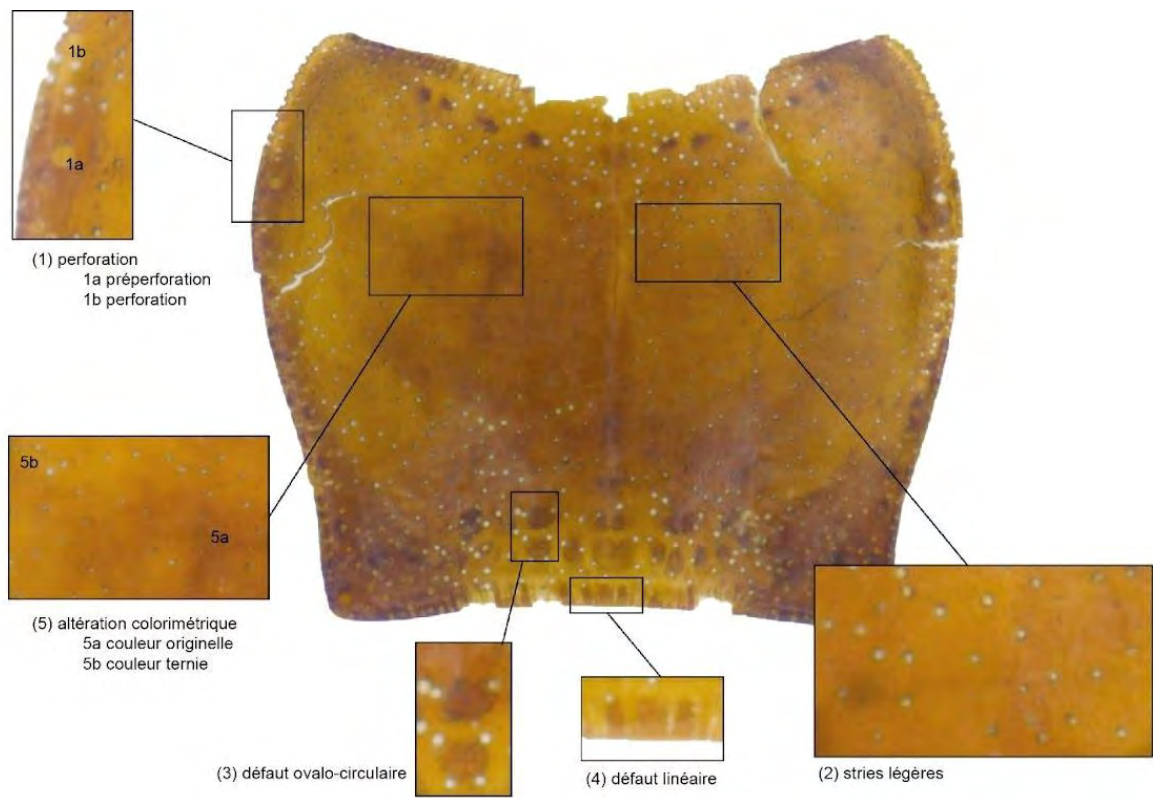


Figure 16 : Altérations de l'exosquelette des Coléoptères, visibles sur le corpus © Parrilla

Tableau 18 : Grille permettant d'évaluer l'ancienneté relative du sclérite dans les sols, (publication JAS Reports, Parrilla *et al.*, 2026). Les critères sont évalués de la manière suivante ; (-) lorsque le critère n'est pas observé ; (-/+) lorsque le critère peut être observé mais n'est pas discriminant ; (+) lorsque le critère est observé et discriminant ; (++) lorsque le critère est observé, bien marqué ou en grand nombre et discriminant.

	Stade 0	Stade 1	Stade 2	Stade 3
1. Désagrégation de l'exosquelette				
1.1. Déconnexion des segments	-/+	+	+	+
1.2. Déconnexion des sclérites	-/+	-/+	+	+
2. Altération des organes fragiles				
2.1. Disparition des tarsi et articles des antennes	-	-/+	+	+
2.2. Perte des soies	-	-	+	+
2.3. Disparition des yeux et des pièces buccales	-	-	+	+
2.4. Chute des squamules	-	-	+	++
3. Altération de la coloration				
3.1. Perte des reflets métalliques	-	-	+	++
3.2. Altération de la couleur	-	-	+	++
4. Altération de la cuticule				
4.1. Déformation des téguments	-	-	-/+	+
4.2. Perte de rigidité des téguments	-	-	-/+	+
4.3. Stries sur la cuticule	-/+	-/+	+	++
4.4. Perforation de la cuticule	-	-	+	++
4.5. Marques ovo-circulaires et linéaires	-	-	-	+

Les informations détaillées pour chacun des chiffres de renvoi du tableau (*tab. 18*) sont développés ci-dessous :

1. Désagrégation de l'exosquelette : est dû à la disparition des muscles et tissus membraneux.

1.1 Déconnexion des segments : des membranes unissent encore par exemple le pronotum et le prosternum (plusieurs sclérites formant un segment), ou fémur et tibia. Pour le stade 0, il est possible qu'il y ait rapidement après la mort (quelques jours) une séparation des segments, quand le cadavre est en surface et exposé à la prédation. Dans le cas d'une tête isolée, on reconnaît qu'on est encore au stade 0 à la présence des antennes et/ou des palpes.

1.2 Déconnexion des sclérites : il ne reste plus que des sclérites isolés, les muscles et tissus membraneux ayant fini de se décomposer.

2. Altération des organes fragiles : l'altération des organes fragiles est due à l'action du temps et à la dégradation. Ces organes étant pas ou peu chitinisés se dégradent plus vite.

2.1. Disparition des tarsi et articles des antennes : les tarsi et les articles des antennes, qui sont peu chitinisés, disparaissent rapidement car leurs liaisons sont très fragiles.

2.2. Pertes des soies : les soies peuvent encore être visibles au stade 1, après la désagrégation du corps de l'insecte. Les soies sont reliées au tégument par une membrane articulaire qui n'est pas chitinisée.

2.3. Disparition des yeux et des pièces buccales : la disparition des pièces buccales est due à celle des tissus mous. Au stade 2, les mandibules ne sont donc plus présentes. Les yeux, faiblement chitinisés, ont également disparu au stade 2.

2.4. Chute des squamules : les squamules sont de petites écailles que l'on retrouve sur l'exosquelette de certaines espèces de Coléoptères. Elles ont disparu entre les stades 2 et 3.

3. Altération de la coloration : l'altération de la couleur des sclérites d'insectes est due au temps : soit l'exosquelette se patine et la couleur ternie, soit cette dernière perd en pigment.

3.1. Perte des reflets métalliques : Les reflets métalliques, notamment de certains Scarabaeidae, sont d'origine nano-structurale (combinés ou non à des pigments), appelés structures de Bouligand. Odin *et al.*, (2018) suggèrent que ces structures résistent à la décomposition et la maturation du sclérite, pour certaines espèces. Il faut donc, sur certaines espèces bien identifiées, être prudent avec l'usage de ce critère. De plus, une déformation peut entraîner une perte totale du reflet (le passage de la lumière dans les nanostructures étant dévié ou empêché par le nouvel arrangement structurel, induit par une déformation *post-mortem* du sclérite). Cependant, si la couleur n'est pas altérée, on note qu'une patine s'est formée sur le sclérite dès le stade 2, rendant ce dernier terne au stade 3. Dans le cadre d'une couleur métallique combinée au pigment ou due en totalité au pigment se rapporter à 3.2.

3.2. Altération de la couleur : les pigments épidermiques et sous-épidermiques sont des couleurs instables qui peuvent disparaître après la mort de l'insecte (Jeannel, 1941). Au stade 2, cette perte de couleur est localisée, au stade 3, elle est étendue à toute la surface (*fig. 17*).

4. Altération de la cuticule : l'altération de la cuticule est due à l'action des agents de dégradations, aux conditions d'enfouissement, au pH et à la nature du dépôt. La cuticule est composée de chitine, élément stable, permettant de conserver l'exosquelette dans le temps. Cependant, la chitine a des propriétés (physique et mécanique) différentes selon le sclérite et l'espèce dans laquelle elle est complexée.

4.1. Déformation des téguments : la déformation des téguments n'intervient pas de la même manière selon la famille ou la partie anatomique concernée.

4.2. Perte de rigidité des téguments : la perte de rigidité est due à l'action du temps ; la disparition des composants non chitinisés notamment entraîne un aspect mou du sclérite.

4.3. Stries sur la cuticule : les stries liées aux modes de vie peuvent être observées de manière très légère dès le stade 0 pour les Carabidae notamment ou toute entomofaune du sol. Cependant au stade 2, elles sont plus nombreuses et prononcées, au stade 3 elles sont importantes et profondes. Pour ces stades, tous les Coléoptères peuvent être concernés. Les stries sont alors dues probablement à l'enfouissement dans le sol des sclérites (*fig. 20*).

4.4. Perforation de la cuticule : ces altérations sont dues à des sédiments bien drainés, rendant parfois les sclérites très fins et fragiles (Lindroth, 1948 ; Morlan & Matthews, 1983). Stade 2 (+) pour une altération circulaire n'ayant pas encore causé la perforation, stade 3 (++) pour une perforation (*fig. 19*).

4.5. Marques ovalo-circulaires et linéaires : au stade 2, ces marques se cantonnent aux zones les moins épaisses des sclérites : l'apex et partie basale du pronotum, puis le labrum, le clypeus et le vertex pour la tête, ou encore la partie basale des élytres (notamment épaule) ou l'apex de ces dernières. Au stade 3, ces marques sont plus importantes et prononcées et s'étendent parfois sur l'ensemble du sclérite. Elles sont dues à l'action des décomposeurs, nombreux dans les sols forestiers, en particulier les champignons ectomycorhiziens (*fig. 18*), les champignons saprotrophes non-symbiotiques qui sécrètent des protéines enzymatiques, notamment la chitinase, capables de libérer l'azote contenue dans les sclérites des insectes (Santos-Silva *et al.*, 2011). La sclérotisation des éléments est un facteur limitant de cette dégradation (Leger *et al.*, 1986).



Figure 17 : (3.2) altération pigmentaire des sclérites avec, à gauche une altération partielle de la couleur ; à droite une altération totale de la couleur du sclérite © Parrilla

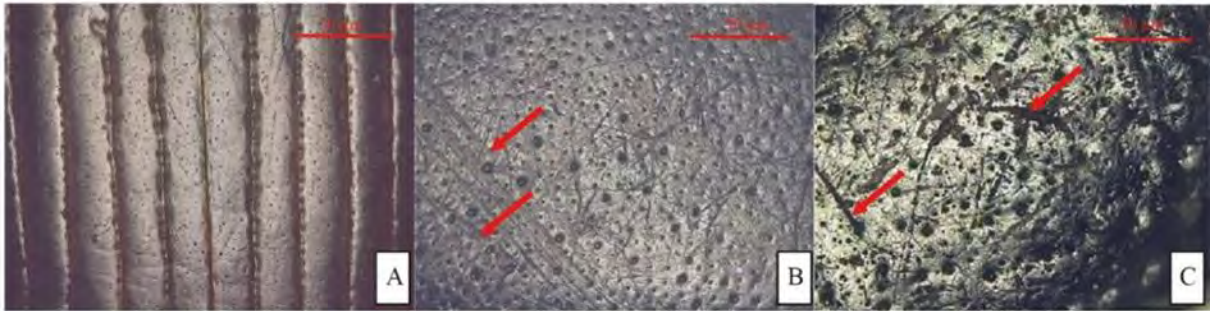


Figure 20 : (4.3) stries sur les sclérites, avec A) des stries très légères de surface ; B) des stries légères et étendues ; C) des stries profondes et étendues © Parrilla

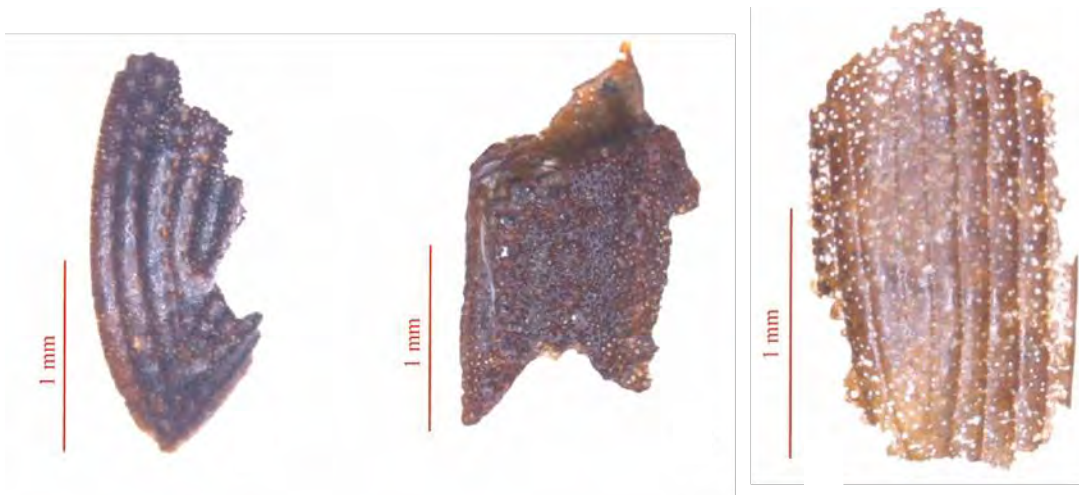


Figure 19 : (4.4) perforations des sclérites, avec à gauche des pré-perforations (différentes des ponctuations des stries) ; au milieu des pré-perforations associées à des perforations complètes ; à droite des perforations complètes du sclérites © Parrilla

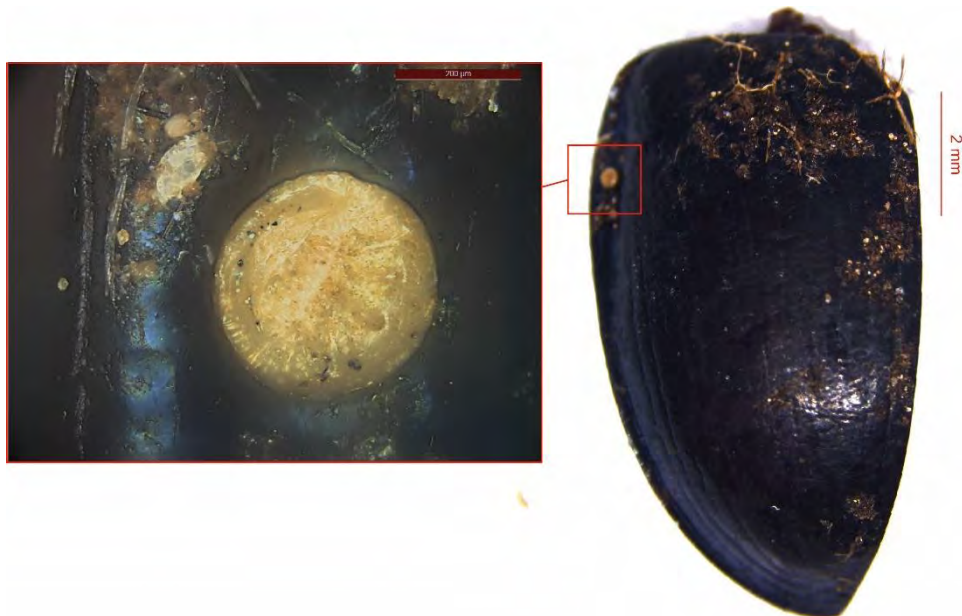


Figure 18 : Spore de champignon adhérent à l'élytre d'*Anoplotrupes stercorosus* © Parrilla

3.3.2. La datation des sclérites d'insectes par le radiocarbone

Onze sclérites d'insectes isolés ont été sélectionnés pour des datations par le radiocarbone sur les sites des vieilles forêts pyrénéennes, ainsi qu'un sclérite issu du site archéologique des Argentières (ARGF1). Le sclérite des Argentières a été utilisé comme référence, car il provient d'une unité stratigraphique bien datée en contexte archéologique (Py-Saragaglia *et al.*, 2017) et scellée par une épaisse couche de pierres. Les autres sclérites ont été sélectionnés en fonction de trois critères interdépendants. La taille et l'état de fragmentation ont été pris en compte, car un sclérite de petite taille a davantage de chance de percoler dans les sédiments. L'état de conservation du sclérite a aussi été un critère de sélection. Un sclérite fortement altéré pourrait ne pas avoir assez de carbone pour permettre une datation. Pour finir et dans la mesure du possible, lorsque les deux premiers critères étaient remplis, les sclérites conservés dans les niveaux les plus profonds ont été privilégiés.

Les datations ont été réalisées par le laboratoire de Poznań, en Pologne. Malgré une sélection rigoureuse des échantillons, les faibles teneurs en carbone ont conduit le laboratoire à adapter ses protocoles chimiques de datation en fonction de la taille des sclérites et de la quantité de carbone disponible. Ces protocoles sont très similaires à celui employé par Törnqvist (Törnqvist *et al.*, 1992). Le protocole classique décrit dans l'article de Tripp et Higham (Tripp & Higham, 2010) vise à éliminer la paraffine utilisée lors de l'extraction des sclérites et à isoler le chitosan. Dans le cas présent, une telle étape n'était pas nécessaire, la paraffine n'ayant pas été utilisée. Les sclérites ont ensuite été datés à l'aide de la spectrométrie de masse par accélérateur (AMS).

Afin de contrôler la fiabilité des datations radiocarbone obtenues sur les échantillons de petite taille, constitués de des sclérites uniques, un groupement de sclérites a été daté lui aussi. Il était formé par quinze sclérites de diverses espèces de Carabidae et Curculionidae provenant du niveau III de BURF1. Le but de ce groupement étant d'augmenter la quantité de carbone nécessaire à la datation radiocarbone. Les sclérites ont été sélectionnés selon leur état de dégradation, en privilégiant les plus dégradés car potentiellement les plus anciens. Ce groupement a été daté au laboratoire Beta Analytic.

Les âges conventionnels du radiocarbone C14 ont ensuite été calibrés à l'aide du logiciel Oxcal v. 4.4 (Ramsey, 2009 ; Ramsey & Lee, 2013), en utilisant la courbe d'étalonnage IntCal20 (Reimer *et al.*, 2020), et un écart-type de 2σ (probabilité de 95 %).

3.4. Classement écologique du corpus

Chaque taxon identifié a fait l'objet d'une étude bibliographique portant sur son écologie. Pour certaines espèces endémiques, notamment pyrénéennes, peu d'informations étaient disponibles. Leur caractérisation écologique a donc été complétée à partir des données issues des piégeages réalisés.

Tableau 19 : Classification des informations paléoécologiques issues du corpus

VBI	Taxons dont la valeur biologique est indéterminée. L'identification, souvent limitée au rang de la famille, ne permet pas d'attribuer une signification écologique fiable ni une interprétation paléoenvironnementale
EUR	Taxons euryèces, caractérisés par une large tolérance écologique et capables d'occuper une grande diversité d'habitats. Bien que généralistes, ces espèces peuvent acquérir une valeur indicative lorsqu'elles sont analysées en association avec des taxons à exigences écologiques plus strictes
OUV	Taxons inféodés aux milieux ouverts. Ce groupe comprend notamment des espèces héliophiles et thermophiles, se développant dans des contextes à végétation basse ou clairsemée, parfois sur sols secs ou caillouteux
SAPROPH	Taxons saprophages, dépendants de la matière organique en décomposition au niveau du sol (litière, humus, débris végétaux ou animaux). Ils peuvent être terricoles ou humicoles. Les espèces spécifiquement liées au bois mort sont exclues de cette catégorie et regroupées dans « SAPROX »
SAPROX	Taxons saproxyliques, dépendants du bois mort ou des micro-habitats associés (écorce, cavités, champignons lignicoles), au moins durant une phase de leur cycle biologique. Cette catégorie inclut également les prédateurs spécialisés de l'entomofaune saproxylique
ARB	Taxons associés aux arbres vivants, exploitant la canopée, l'écorce, les cavités superficielles ou d'autres micro-habitats arborés, indépendamment de leur régime trophique
VEG	Taxons associés à la végétation au sens large. Cette catégorie regroupe des espèces liées aux formations herbacées ou arbustives, ainsi que des taxons identifiés au genre pour lesquels il n'est pas possible de préciser la préférence pour un type de végétation particulier, en raison d'une identification limitée
FOR	Taxons associés aux milieux forestiers, dépendants du couvert boisé ou de la présence d'une litière de sous-bois structurée. Cette catégorie inclut aussi bien des prédateurs que des phytophages caractérisant les contextes forestiers
COP	Taxons coprophages, se développant dans les excréments et dépendants de cette ressource pour au moins une partie de leur cycle biologique
GRAN	Taxons granivores, consommateurs de graines, généralement associés aux milieux ouverts ou aux zones à végétation herbacée productive

Les taxons ont ensuite été regroupés en fonction de la valeur de leur indication écologique. Plusieurs chercheurs en paléontologie ont classé les taxons en fonction de leurs exigences écologiques (ex. : Hill, 1993). La classification suivante a été appliquée au corpus, elle résulte d'une adaptation au contexte forestier de la classification de Hill (1993) (*tab. 19*).

Dans certaines catégories, le niveau de spécialisation écologique est déterminé à l'aide d'une échelle de 2 à 4, reflétant un gradient de tolérance écologique allant vers une spécialisation accrue. Le niveau 2 correspond aux taxons présentant une large amplitude écologique au sein de la catégorie considérée, tandis que le niveau 4 désigne des taxons strictement associés à un type spécifique de milieu ou de ressource. Le niveau 1 s'applique aux taxons euryèces (EUR) ainsi qu'à ceux dont la valeur biologique n'a pas été déterminée (VBI).

4. Analyses des sols et tests taphonomiques

4.1. L'analyse des sols

Le sol est une archive vivante, influencée par divers facteurs biotiques et abiotiques. Certains paramètres du sol agissent sur la capacité de dégradation la matière organique. De ce fait, ces paramètres jouent probablement un rôle dans la conservation (ou non) des sclérites dans les sols, et donc sur l'enregistrement du signal insecte.

Afin de réaliser une analyse des propriétés physico-chimiques des sols, une fraction de sédiment (entre 20 et 60g) a été prélevée avant tamisage. Cette fraction a permis de calculer le poids sec total des échantillons, nécessaire au calcul des anthracomasses (ratio entre le poids de charbons exprimé en mg et le poids du sol sec exprimé en kg, méthode utilisée en pédo-anthracologie). Ces fractions de sédiments ont été envoyées au laboratoire SADEF (68700 - Aspach-le-bas) pour analyses (mesure du pH, quantification du rapport C/N).

Les analyses ont été menées sur les fosses réalisées dans les vieilles forêts, les forêts anciennes italiennes et sur le site de prairie d'altitude de Pian Rosso, les autres fosses ayant déjà été ouvertes et tamisées avant la mise en place du protocole.

Les paramètres mesurés étant en constante évolution en fonction de l'usage du sol (ex. : la présence récurrente d'un troupeau, augmente le pH, le sapin acidifie le sol, etc.) il est impossible de les quantifier durant l'Holocène. Cependant, en travaillant sur les niveaux supérieurs des fosses, on peut avoir une bonne idée de l'influence de ces derniers sur la conservation des téguments. La matière organique est partiellement décomposée dans les

horizons de litière ou de végétation (correspondant aux niveaux I des prélèvements), où les processus de décomposition y sont à peine engagés. Ainsi ce sont les horizons A qui ont été analysés, comme recommandé dans Duchaufour (1950). C'est dans cet horizon que les sclérites s'incorporent et que la matière organique et la matière minérale se mélangent. Les horizons A correspondent aux niveaux d'échantillonnage II des prélèvements de chaque fosse à l'exception de la fosse de Pian Rosso où il a été identifié dès la surface. Le prélèvement de Pian Rosso envoyé pour analyse était cependant situé entre 10 et 20 cm de profondeur.

Trois paramètres sont importants dans cette étude : le pH, le C/N (mesurés en laboratoire) et l'hydromorphie de l'horizon A (évaluée sur le terrain). La matière organique, connue pour jouer un rôle important dans la conservation des sclérites (Kenward, 2009), n'a pas été étudiée ici car dépendante de la variable C/N.

Le rapport C/N (carbone sur azote) reflète la capacité d'un sol à décomposer plus ou moins rapidement la matière organique. Un sol décomposant lentement cette dernière est donc potentiellement plus favorable à la conservation des téguments.

Le pH joue un rôle clé dans la conservation des sclérites d'insectes (Kenward, 2009). Il influence également la présence des lombrics, absents lorsque le pH est très acide (Curry, 2004). Or, ces derniers sont des bioturbateurs importants, susceptibles de perturber les assemblages et les accumulations composites d'insectes dans les sols. Ainsi, connaître le pH d'un niveau peut nous permettre de questionner le potentiel remaniement *post-mortem*.

Enfin, l'hydromorphie (c'est-à-dire la saturation régulière en eau) est un paramètre important, comme en témoigne l'abondante bibliographie sur les milieux gorgés d'eau en archéontomologie (voir synthèses suivantes : Elias, 2010 ; Kenward, 2009).

4.2. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été menées afin (1) d'identifier les conditions optimales de conservation dans les sols ; (2) de mettre en évidence le potentiel de conservation différentiel des taxons.

4.2.1. Modélisation des relations entre paramètres du sol et concentration de sclérite

Afin d'évaluer l'influence des paramètres édaphiques sur l'abondance des sclérites présents dans les niveaux de sols correspondant aux horizons A, plusieurs modèles ont été testés : une régression de loi-Poisson, quasi-Poisson, binomiale négative. Le choix du modèle final a été effectué en comparant les valeurs du critère d'information d'Akaike (AIC ; Akaike, 2003). Ces modèles visent à tester l'association entre les paramètres édaphiques et la quantité de sclérites observée. Les variables explicatives considérées sont : le pH du sol, le rapport carbone/azote (C/N) et le niveau d'hydromorphie (sur une échelle de 1 à 10). Pour les modèles loi-Poisson, quasi-Poisson et binomiale négative, les variables de pH et d'hydromorphie ont été transformées en variables catégorielles. Pour le pH, des valeurs <4 sont considérées comme très acides, acide pour un $4 < \text{pH} < 6,5$, neutre pour un $6,5 < \text{pH} < 7,5$, et enfin basique pour des valeurs de pH $>7,5$. La variable hydromorphie a été transformé en une variable bimodale de présence/absence. L'analyse porte sur un sous-échantillon de dix fosses (BARF1, BARF2, BOIF1, BOIF2, BURF1, BURF2, GERF1, MAGF1, MONF1 et PIAF1). Les modélisations ont ensuite été testée en créant des catégories de pH (très acide pH < 4 , acide pH >4 et $<6,5$, neutre pH $>6,5$ et $<7,5$, et basique pH $>7,5$) et en notant la présence ou l'absence d'hydromorphie dans les niveaux.

4.2.2. Analyse statistique des profils de conservation des fosses pédologiques

Le degré de préservation du matériel, mesuré par l'indice de DPM, dépend à la fois du passage du temps et des conditions environnementales, qui peuvent soit favoriser, soit limiter la conservation des vestiges. Il a donc été jugé opportun d'examiner statistiquement cette relation. L'hypothèse formulée repose sur l'idée que les caractéristiques des milieux influencent la distribution des états de conservation observés dans les fosses pédologiques. Cette relation a été analysée par une analyse factorielle des correspondances (AFC), fondée sur un tableau croisant, pour chaque fosse, le nombre total de vestiges et leur répartition selon les stades de dégradation (S0, S1, S2 et S3). Cette méthode multivariée permet d'identifier les associations entre les fosses et les états de conservation, ainsi que de mettre en évidence les structures sous-jacentes dans les profils de préservation.

4.2.3. Test de variabilité de la grille de dégradation *post-mortem* (DPM)

Il existe une grande variabilité intra-famille et intra-genre dans la composition de l'exosquelette des Coléoptères et des Hyménoptères (Engels & Whitehouse, 2023). Cette variabilité peut affecter la conservation de ces derniers sur le long terme, ainsi que la robustesse de l'indice de DPM.

La variabilité de l'état de dégradation en fonction des familles a été testée à l'aide d'un test du χ^2 d'indépendance, appliqué à une table de contingence croisant les effectifs des familles et les différents stades de dégradation. Ce test permet d'évaluer si la fréquence d'apparition des différents stades de dégradation varie significativement en fonction des taxons. Il a été appliqué uniquement aux taxons identifiés au rang de l'espèce dans le corpus, croisés avec les stades de dégradation de l'indice de DPM (de 0 à 3) observés pour chacun.

Ensuite, une analyse de variabilité a été effectuée sur les insectes anciens identifiés au rang de l'espèce. Deux critères, susceptibles d'influencer la conservation et la dégradation des sclérites, ont été définis : la mélanisation et la dureté. Le critère de dureté est fortement corrélé à l'épaisseur des sclérites. Ces critères jouent sur la sclérotisation de l'exosquelette des insectes, un élément clé dans leur conservation. L'évaluation a été réalisée sur l'ensemble des taxons identifiés au niveau spécifique et a concerné des sclérites aux stades S0 ou S1, correspondant aux phases les moins altérées et les plus proches du stade de référence, défini comme l'instant du décès. L'objectif est de développer, à partir de grilles d'évaluation standardisées, un indice composite permettant d'estimer la résistance de l'exosquelette à la dégradation.

La mélanisation a été évaluée sur une échelle de 0 à 4 (*tab. 20*), en observant les sclérites sous loupe binoculaire avec le réglage de luminosité constant.

Tableau 20 : Grille d'évaluation de la mélanisation chez les Coléoptères et Hyménoptères

Niveau	Indice de mélanisation	Description
0	Pas de mélanisation visible	Corps entièrement clair
1	Mélanisation très faible	Quelques taches sombres diffuses limitées aux bords ou extrémités
2	Mélanisation moyenne	Couleur de fond claire avec des zones sombres bien visibles
3	Mélanisation forte	Corps majoritairement foncé
4	Mélanisation très forte	Corps entièrement noir ou brun très foncé, sans zones claires apparentes

La dureté des sclérites a été évaluée sous loupe binoculaire, au regard de la mélanisation, à l'aide d'une aiguille. L'échelle se développe là encore sur des critères allant de 0 à 4 (*tab. 21*).

Tableau 21 : Grille d'évaluation de la dureté chez les Coléoptères et les Hyménoptères

Niveau	Indice de dureté	Résistance à l'aiguille	Description
0	Très faible	Aucune	Tégument très mou, translucide
1	Faible	Léger enfoncement avec une aiguille fine	Tégument encore souple
2	Moyen	Résiste à une pression douce, ne se déforme pas	Tégument modérément dur
3	Fort	Pression appuyée ne le déforme pas	Tégument dur
4	Très fort	Difficile à transpercer	Tégument très dur souvent lisse et brillant

À partir de ces deux critères, un indice de résistance (IR) a été calculé. Ces trois critères étant interdépendants, une moyenne simple a été calculée.

$$IR = \frac{(\text{Mélanisation} + \text{Dureté})}{2}$$

La valeur de l'indice IR a été regroupée en trois catégories pour les analyses statistiques : faible (une valeur en dessous de 2,5), moyenne (une valeur comprise entre 2,5 et 3,5) et forte (une valeur supérieure à 3,5).

Ainsi, une analyse en composantes principales (ACP) a été conduite pour explorer visuellement les relations entre les stades de dégradation, les taxons, et les valeurs IR (regroupées en trois classes : faible, moyenne et élevée). L'objectif de cette analyse multivariée est de dégager d'éventuelles associations entre les niveaux de résistances des taxons et les conditions de dégradations dans lesquels ils sont retrouvés.

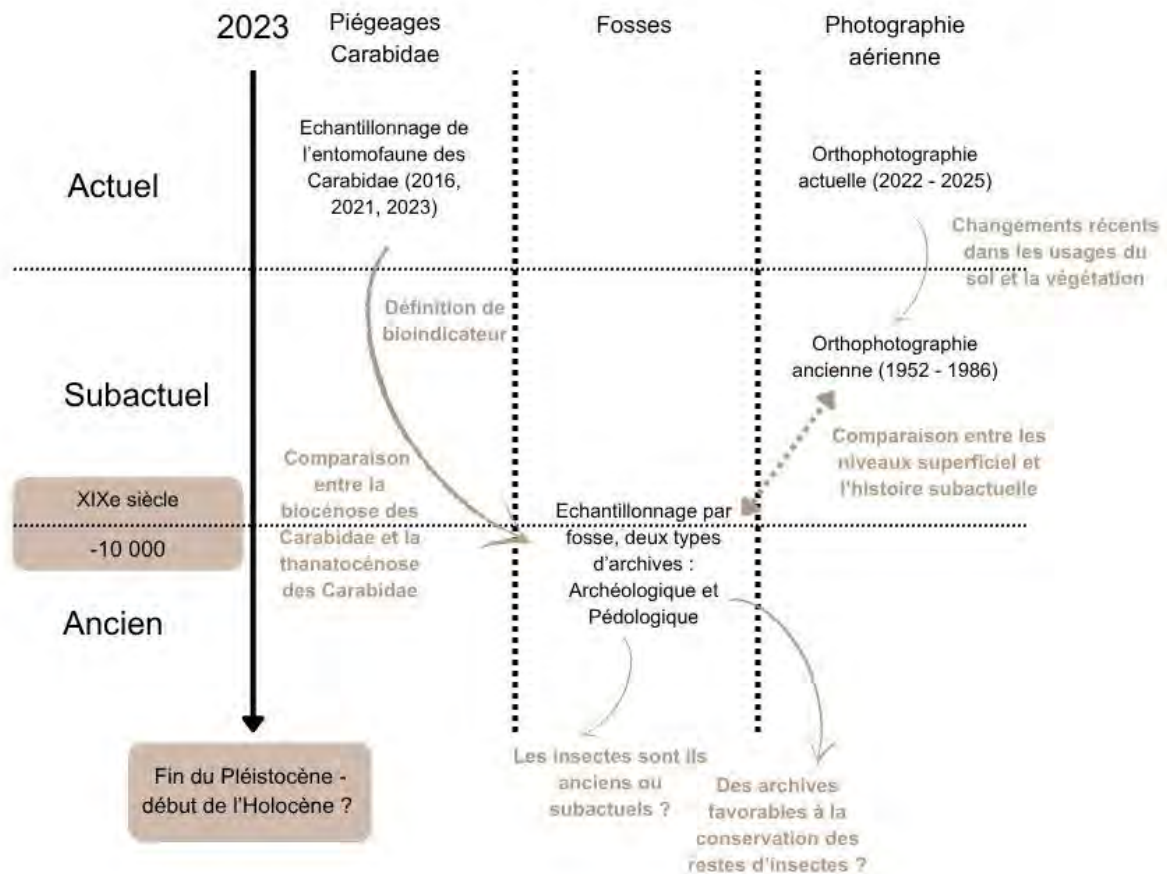


Figure 21 : Schéma montrant l'articulation sur le temps long des différentes archives mobilisées dans le cadre de cette thèse, dans le but de considérer les restes d'insectes issus des sols comme un *proxy* paléoécologique © Parrilla

Chapitre III – Résultats

Nous exposerons, dans une première section, les résultats issus de l'analyse des orthophotographies afin de retracer l'évolution récente des paysages ; lorsque cela a été possible, ces données ont été enrichies par l'exploitation de cartes anciennes. Les deuxième et troisième section présentent respectivement l'échantillonnage des Carabidae effectué sur les sites de Bernadouze et Burat, ainsi que la thanatocénose entomologique observée dans les fosses de l'ensemble des sites étudiés. Enfin, la quatrième section détaille les résultats des analyses statistiques menées afin d'examiner les relations entre la nature des sols, l'état de conservation des sclérites et les taxons identifiés. L'étude du lien entre la préservation des sclérites et les paramètres physico-chimiques des archives (pH, C/N et hydromorphie) a porté sur sept sites (vieilles forêts, forêts anciennes italiennes et prairie d'altitude de Pian Rosso) ainsi que dix fosses (BARF1, BARF2, BOIF1, BOIF2, BURF1, BURF2, GERF1, MAGF1, MONF1 et PIAF1). L'analyse de la relation entre l'indice de DPM et l'état de conservation des taxons a été effectuée uniquement pour les individus déterminés à l'espèce sur l'ensemble des sites.

1. Évolution récente du paysage

En comparant les orthophotographies anciennes aux photographies aériennes actuelles, une tendance générale émerge : la « reconquête » forestière des milieux. Ce constat reste valable malgré les contraintes liées aux images anciennes en noir et blanc, qui compliquent l'identification précise de la couverture végétale.

Le couvert des vieilles forêts (Barrada, Bois-Neuf et Burat) est resté relativement stable depuis la seconde moitié du XX^e siècle. Toutefois, la forêt de Barrada présente un changement important, marqué par la reconquête progressive de ces espaces ouverts qui, en 1957, scindaient encore le massif forestier en deux entités distinctes. À cette même période, les emplacements des fosses BARF1, BARF2, BOIF1 et BURF1 se situaient en trouée forestière. Les emplacements des points d'échantillonnage BOIF1, BARF1 et BARF2, se trouvaient à proximité de trouées forestières relativement étroites (40 m environ), tandis que la trouée associée à l'emplacement de BURF1 était plus étendue, atteignant 80 m de large pour une surface totale d'environ 1,60 ha. Au niveau de l'emplacement de BOIF2, on observe une extension de la lisière forestière et l'aménagement d'un chemin de terre.

Ce phénomène de reconquête forestière se retrouve également dans la forêt ancienne de Bernadouze, où l'on observe la diminution de l'espace de prairie qui se développe en périphérie de la tourbière. Ce dernier est passé de 8,5 ha environ en 1942 à 5,1 ha aujourd'hui. La reconquête forestière est plus importante dans le secteur des Argentières/Lacore, avec la recolonisation du bassin de l'étang de Labant amorcée depuis la seconde moitié du XX^e siècle. Le peuplement forestier se densifie au niveau de l'emplacement des points d'échantillonnage de LACF1 et LACF2. Selon le RPG (*Annexe, fig. 66 et 67*), les surfaces ouvertes de Bernadouze et des Argentières sont classées comme zones pastorales.

Les sites de Gerbonte et Montieri n'échappent pas à cette recolonisation forestière. Dans ces derniers, ce phénomène est même important, avec une densification du peuplement forestier au niveau des points d'échantillonnage GERF1 et MONF1. La zone échantillonnée de la forêt de Gerbonte est délimitée par une prairie d'altitude et une zone de pâturage (*Annexe, fig. 68*). MONF1 était, au milieu du XX^e siècle, située dans un boisement plus clairsemé qu'actuellement, de type pâturage boisé. Au cours du XX^e siècle, la forêt s'est étendue aux dépens des espaces ouverts (Pescini *et al.*, 2023). Les environs immédiats de la fosse de Montieri présentent principalement une couverture forestière ; au sud, on observe un peuplement de feuillus accompagné d'une végétation forestière et arbustive en cours d'évolution (*Annexe, fig. 70*).

L'orthophotographie la plus ancienne de Maggiorasca, trouvée sur les archives en ligne (<https://geoportal.regione.liguria.it/>) ne remonte pas avant 1986. C'est une date trop récente pour pouvoir observer un changement significatif. Cependant, la trouée forestière visible sur ce cliché (*fig. 25*), correspondant à un chemin, tend à se refermer en 2024. Selon la cartographie du XIX^e siècle, la zone est identifiée comme un « *gerbido* », terme que Cevasco (2007) assimile à un pâturage boisé (voir *Annexe, fig. 73*). Le point d'échantillonnage localisé dans cette forêt se trouve aujourd'hui en bordure de landes et de fourrés (*Annexe, fig. 69*).

Les deux milieux ouverts de Pian Rosso et Malniu sont présents sur les photographies aériennes anciennes (*fig. 26*). À Pian Rosso, l'espace situé autour de la prairie d'altitude s'est néanmoins fortement reboisé entre 1952 et 2024, y compris dans sa partie haute. L'utilisation pastorale demeure caractéristique de la zone de Pian Rosso (*Annexe, fig. 72*), tandis que Malniu est désignée comme une prairie à dominante herbacée (*Annexe, fig. 71*).

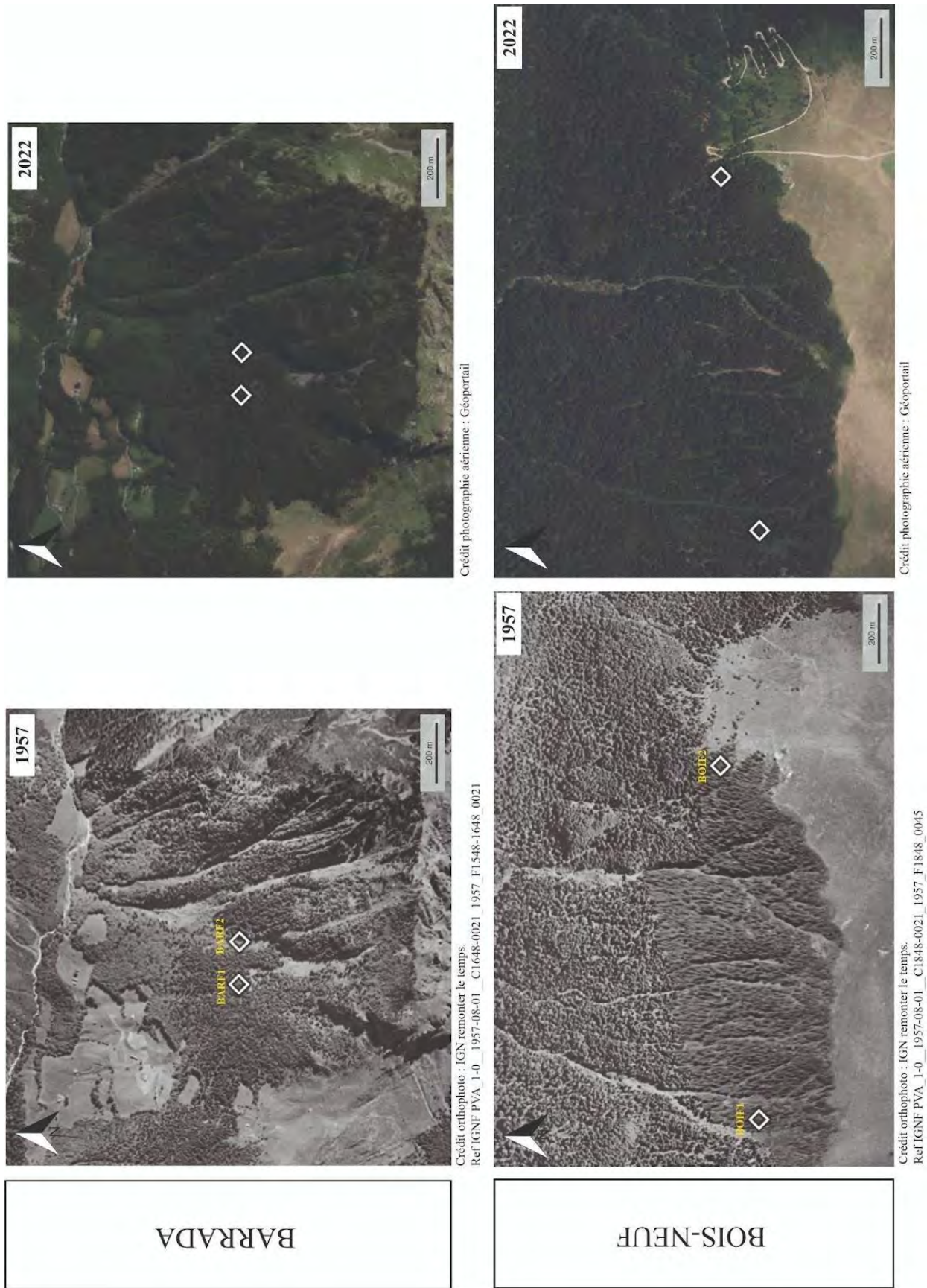


Figure 22 : Comparisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Barrada et Bois-Neuf

BURAT

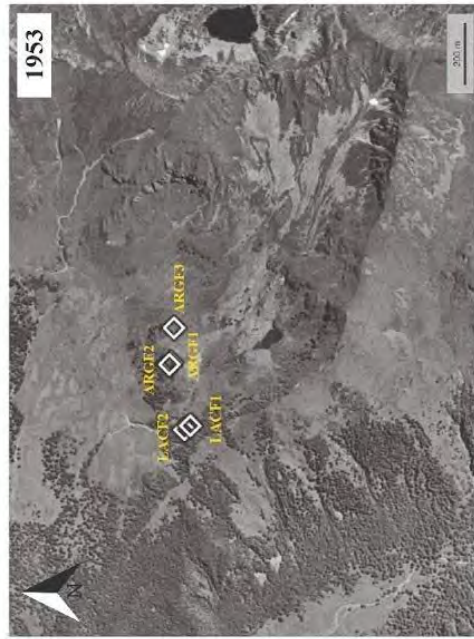


Crédit orthophoto : IGN remonter le temps.
Ref:IGNF PVA 1-0 1957-08-01 C1847-0021 1957 F1847 0033



Crédit photographie aérienne : Géoportail

LES ARGENTIERES
/LACORE



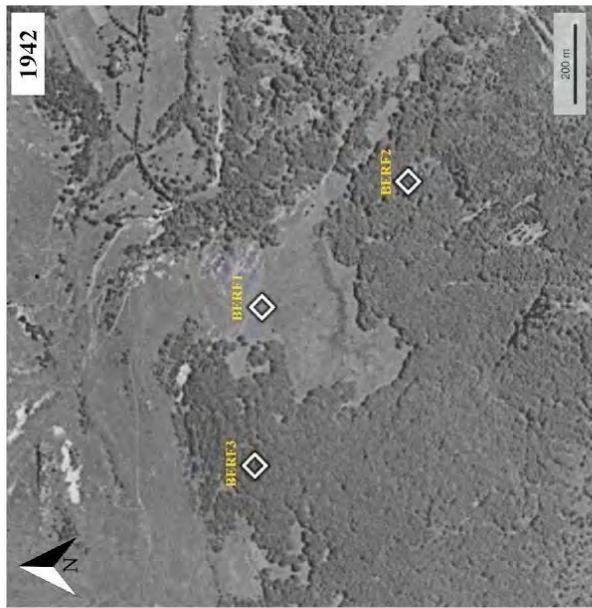
Crédit orthophoto : IGN remonter le temps.
Ref:IGNF PVA 1-0 1953-07-20 C2348-0011 1953 F2048-2348 0194



Crédit photographie aérienne : Géoportail

Figure 23 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Burat et des Argentières-Lacore

BERNADOUZE



Crédit orthophoto : IGN remonter le temps.
Ref|IGNF_PVA_1-0_1942-08-08_C2248-0011_1942_F2048-2248_0110



Crédit photographie aérienne : Géoportail

GERBONTE



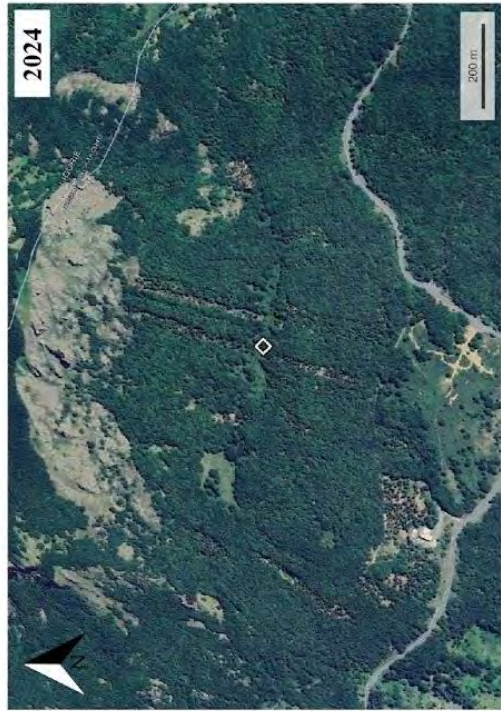
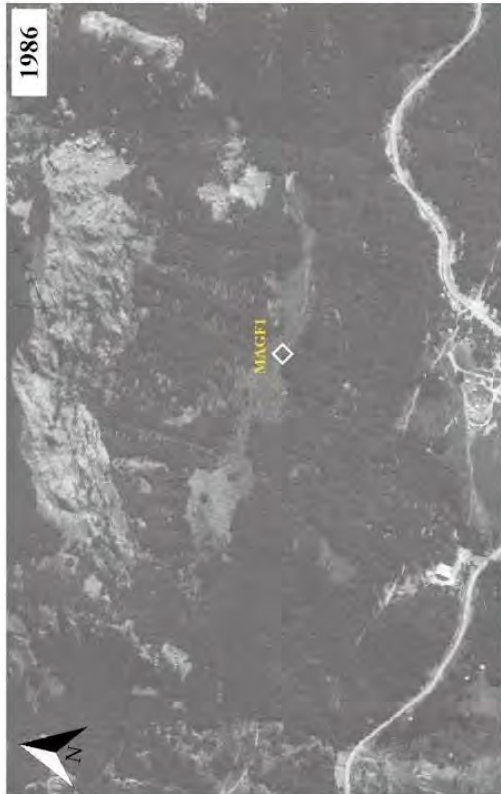
Crédit orthophoto : IGN remonter le temps.
Ref|IGNF_PVA_1-0_1945-07-14_C3840-0131_1945_MISSIONALPES16_5092



Crédit photographie aérienne : Google earth

Figure 24 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Bernadouze et de Gerbonte

MAGGIORASCA



MONTIERI

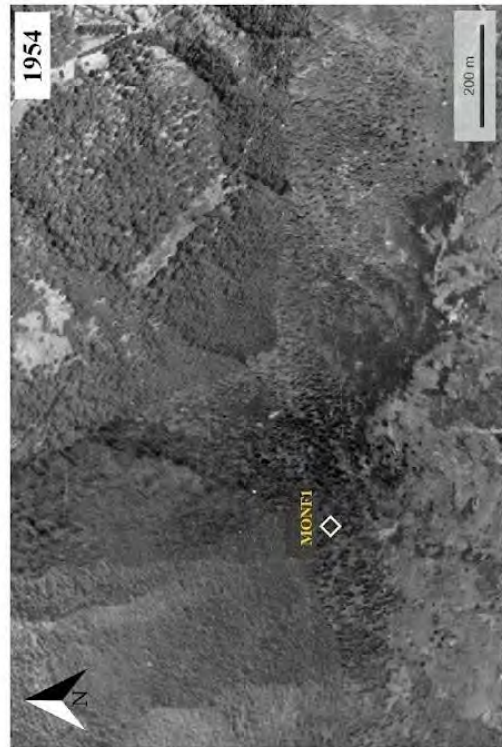
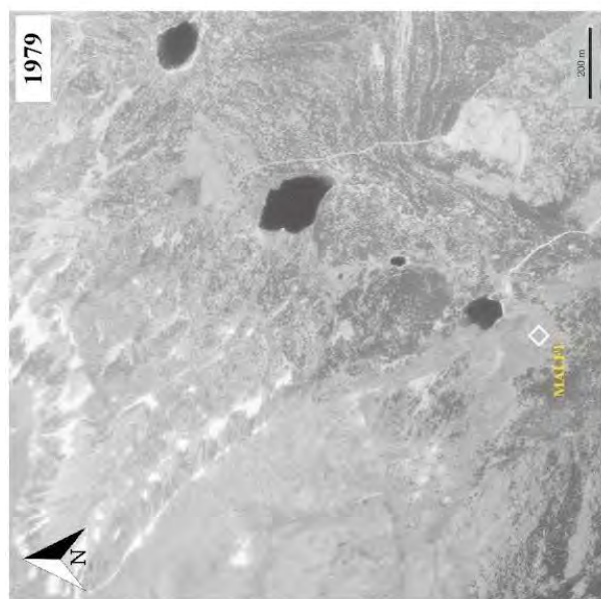


Figure 25 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Maggiorasca et Montieri

MALNIU



Crédit orthophoto : IGN remonter le temps.
Ref:IGNF PVA_1-0_1979-07-09_C0600-0251_1979_FR7025_0041



Crédit photographie aérienne : Google earth

PIAN ROSSO



Crédit orthophoto : IGN remonter le temps.
Ref:IGNF PVA_1-0_1952-08-15_C3640-0181_1952_F3640-3840_0124



Crédit photographie aérienne : Google earth

Figure 26 : Comparaisons entre les orthophotographies anciennes et les photographies aériennes actuelles sur les sites de Malniu et Pian Rosso

2. L'entomofaune actuelle

2.1. Les Carabidae de la vieille forêt de Burat (planche 1 et 2)

Au total, 583 Carabidae ont été piégés entre 2021 et 2023 dans la vieille forêt de Burat (tab. 22) : 340 en 2021 sur quatre stations, avec quatre relevés par piège dans chacune. 243 Carabidae ont été piégés en 2023 sur trois stations et quatre relevés par piège.

Tableau 22 : Listes des insectes piégés par stations, en 2021 (entre le mois de juin et d'août) et 2023 (entre juin et juillet) sur le site de Burat, (abondance et abondance moyenne), avec SB = Sous-bois, L = Lisière et P = Prairie

	Abondances									Total individu	
	S1		S2		S3		S4		S5		S6
	SB	L	SB	SB	SB	SB	L	L	P		
<i>Carabus problematicus</i> (CP)			7		11				1		19
<i>Carabus splendens</i> (CS)			8	69	55	12	1	2			147
<i>C. violaceus purpuracens</i> (CVP)		1	8	48	54	3	13	4	2		133
<i>Leistus nitidus</i> (LN)				17	6						23
<i>Notiophilus rufipes</i> (NR)		1	1								2
<i>Bembidion lampros</i> (BL)									10		10
<i>Pterostichus ameonus</i> (PA)	1		3								4
<i>Pterostichus cristatus</i> (PC)		3	3	3	11		14	7			41
<i>Pterostichus madidus</i> (PM)		1		1		8		10			20
<i>Pterostichus pumilio</i> (PP)	2		13		7			2			24
<i>Abax parallelepipedus</i> (AP)				8	14	31	2				55
<i>Laemostenus oblongus</i> (LO)	15	3	12	17	16	11		7			81
<i>Harpalus latus</i> (HL)								1			1
<i>Microlestes minutulus</i> (MM)										23	23
Total par station	18	9	55	163	174	65	30	34	35		583

	Abondances moyennes									
	S1		S2		S3		S4		S5	S6
	SB	L	SB	SB	SB	SB	L	L	P	
<i>Carabus problematicus</i> (CP)			1,4		1,8				0,2	
<i>Carabus splendens</i> (CS)			1,6	12	9,2	4	0,3	0,4		
<i>C. violaceus purpuracens</i> (CVP)		0,3	1,6	8	9	1	4,3	0,8	0,4	
<i>Leistus nitidus</i> (LN)				2,8	1					
<i>Notiophilus rufipes</i> (NR)		0,3	0,2							
<i>Bembidion lampros</i> (BL)										2
<i>Pterostichus ameonus</i> (PA)	0,3		0,6							
<i>Pterostichus cristatus</i> (PC)		1	0,6	0,5	1,8		4,6	1,4		
<i>Pterostichus madidus</i> (PM)		0,3		0,2		2,6		2		
<i>Pterostichus pumilio</i> (PP)	0,6		2,6		1,2			0,4		
<i>Abax parallelepipedus</i> (AP)				1,3	2,3	10	0,6			
<i>Laemostenus oblongus</i> (LO)	5	1	2,4	2,8	2,7	3,6		1,4		
<i>Harpalus latus</i> (HL)								0,2		
<i>Microlestes minutulus</i> (MM)										4,6

Quatorze espèces ont été identifiées. Si toutes sont communes, leur abondance varie fortement (fig. 27 et tab. 22). Le genre *Carabus* domine le corpus avec deux représentants : *Carabus splendens* (Olivier, 1790) et *Carabus violaceus purpurascens* (Fabricius, 1787). Six espèces ont été trouvées très majoritairement dans les stations de sous-bois : *Abax parallelepipedus* Piller & Mitterpacher, 1783 (n=55, 2 en lisière, 53 en sous-bois), *Carabus problematicus* Herbst, 1786 (n=19, 18 en sous-bois et 1 en lisière), *Carabus splendens* (n=147, 1 en lisière, 143 en sous-bois), *Carabus violaceus purpurascens* (n=133, 2 en prairie, 14 en

trouée, 113 en sous-bois), *Laemostenus oblongus* (Dejean, 1828) (n=81, 10 en lisière, 71 en sous-bois), et *Pterostichus pumilio* Dejean, 1828 (n=24, 2 en lisière, 22 en sous-bois). Deux espèces étaient plus abondantes en lisière qu'en sous-bois : *Pterostichus madidus* Fabricius, 1775 (n=20, 11 en lisière, 9 en sous-bois) et *Pterostichus cristatus* L. Dufour, 1820 (n=41, 24 en lisière, 17 en sous-bois). *Notiophilus rufipes* Curtis, 1829, espèce diurne à tendance héliophile, a été trouvée ponctuellement en sous-bois et en lisière (n=2). *Carabus violaceus purpurascens* est la seule des espèces à tendance forestière à avoir été retrouvée aussi en prairie. *Pterostichus amoenus* (n=4) et *Leistus nitidus* Duftschmid, 1812 (n=23) n'ont été trouvés que dans les stations de sous-bois. Seules deux espèces n'ont été collectées qu'en prairie, *Microlestes minutulus* (Goeze, 1777) (n=23) et *Bembidion lampros* (Herbst, 1784) (n=10).

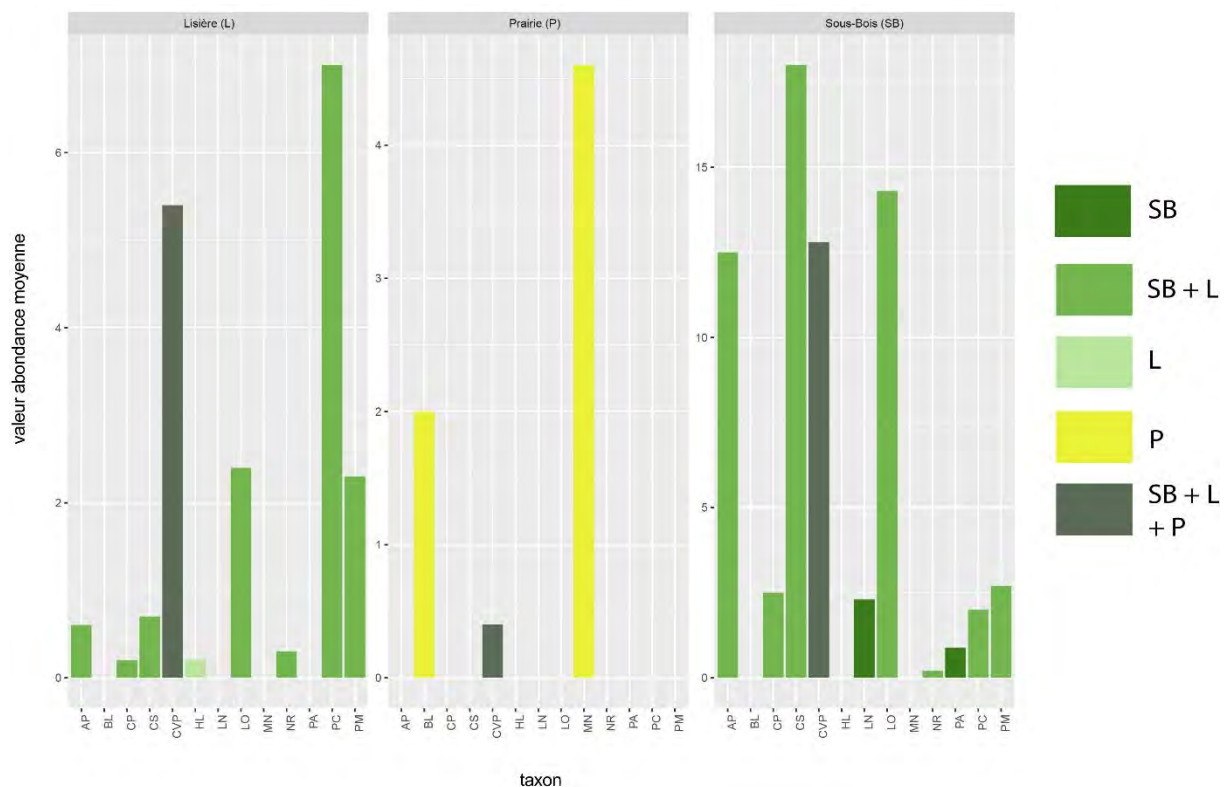


Figure 27 : Fréquence des observations des taxons dans les pièges de Burat par milieu, basée sur l'abondance moyenne © Parrilla & Saulnier, sous R

Trois courbes d'accumulation ont été réalisées, une pour chaque biotope, sur le site de Burat. Rappelons qu'étant donné la continuité du couvert forestier de Burat et de la faible superficie des trouées, ces dernières ont été classées comme des lisières.

Dans le sous-bois, onze espèces ont été piégées. La courbe d'accumulation des espèces tend à se stabiliser, comme le démontre l'indice de Chao, qui annonce 12,23 espèces

(fig. 28). Le faible écart entre ces deux chiffres indique que l'échantillonnage réalisé est exhaustif.

Dans le milieu de lisière forestière (comprenant trois stations, dont deux situées en trouée forestière), dix espèces ont été piégées. La courbe d'accumulation des espèces tend vers une asymptote, suggérant une stabilisation relative. Cependant comme le montre l'indice de Chao (12,37 espèces) l'échantillonnage effectué demeure probablement incomplet (fig. 29).

En prairie, plusieurs pièges n'ont pas donné de résultats, soit en l'absence de capture de Carabidae, soit parce qu'ils ont été retrouvés déterrés ou retournés. L'insuffisance de cet échantillonnage est indiquée par la forme de la courbe d'accumulation (fig. 30) et par l'indice de Chao, qui prédit plus d'espèces que les trois observées.

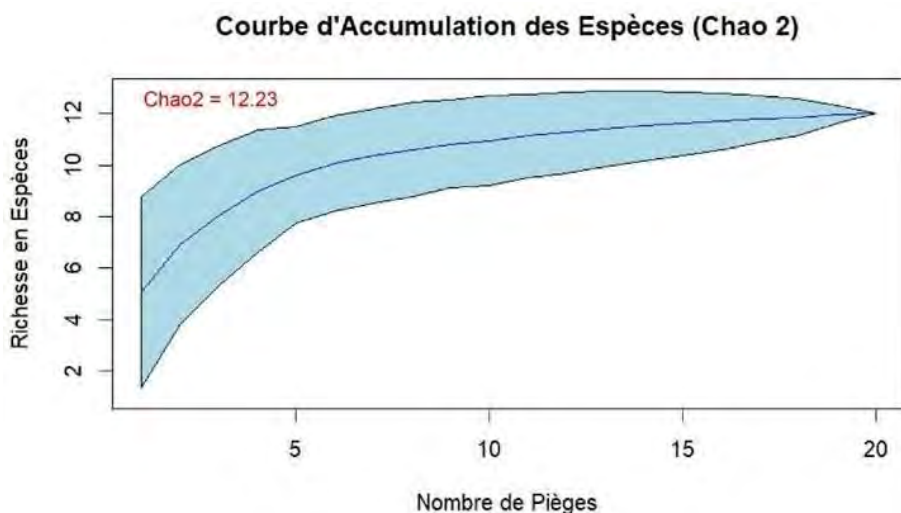


Figure 28 : Courbe d'accumulation avec indice de Chao des insectes piégés de Burat sur les cinq stations de sous-bois. © Parrilla & Saulnier, sous R

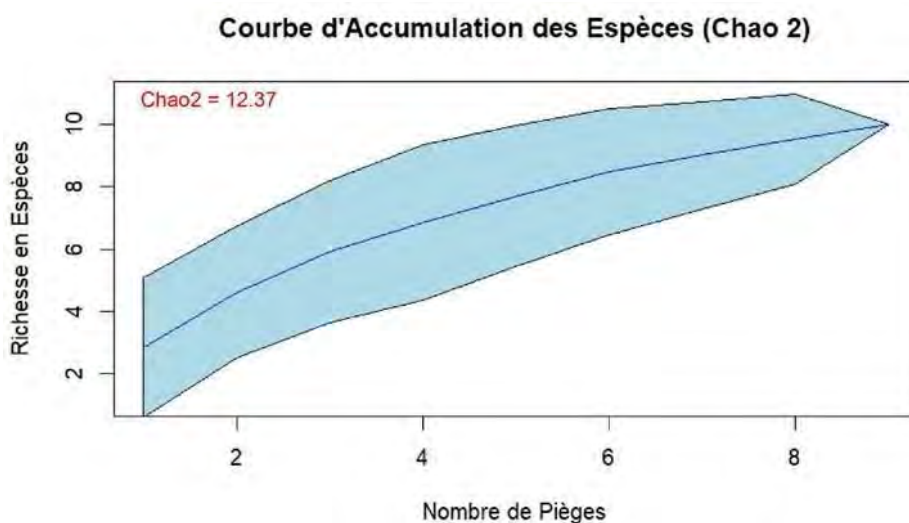


Figure 29 : Courbe d'accumulation avec indice de Chao des insectes piégés de Burat sur les trois stations « lisière forestière ». © Parrilla & Saulnier, sous R

Courbe d'Accumulation des Espèces (Chao 2)

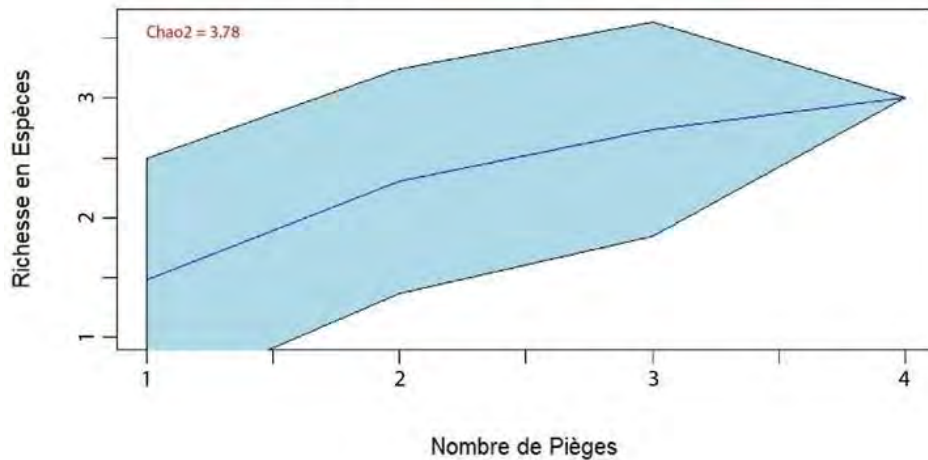


Figure 30 : Courbe d'accumulation avec indice de Chao des insectes piégés de Burat sur la modalité de prairie. © Parrilla & Saulnier, sous R

Les indices de diversité de Shannon ont été calculés pour l'ensemble des stations. Les valeurs observées s'échelonnent de 0,56 à 1,89, indiquant une hétérogénéité en termes de diversité spécifique entre les stations (*tab. 23*). Un indice de Shannon en dessous de 1 indique une faible diversité, tandis qu'un indice de Shannon au-dessus de 1,5 tend à indiquer une forte diversité. Les stations S1-F et S6-P sont les moins diversifiées du corpus, tandis que les stations S2-SB, S3''-SB et S5-L sont les plus riches. Les stations de sous-bois et de lisières présentent, de manière générale, de bons indices de diversité.

Tableau 23 : Résultats de l'indice de Shannon sur le corpus de Burat

Station	Milieu	Nombre d'individus	Indice de Shannon	Richesse spécifique
S1-SB	Sous-bois	18	0.556	3
S1-L	Lisière	9	1.505	5
S2-SB	Sous-bois	55	1.886	8
S3-SB	Sous-bois	163	1.448	7
S3''-SB	Sous-bois	174	1.744	8
S4-SB	Sous-bois	65	1.365	5
S4-L	Lisière	30	1.012	4
S5-L	Lisière	34	1.721	7
S6-P	Prairie	35	0.7974	3

L'analyse Bray–Curtis révèle une nette organisation des communautés entre les différents échantillons. Les échantillons S3-SB et S3''-SB (qui est le réplicat de S3-SB) sont peu différents, avec une dissimilarité très faible de 0,19 (*tab. 24*), ce qui montre des communautés presque identiques. À l'opposé, S6-P, représentant la prairie, se distingue fortement des autres échantillons, avec des valeurs de dissimilarité supérieures à 0,91 (*tab.*

24). Les échantillons provenant du sous-bois présentent des différences modérées entre eux (environ 0,59 à 0,73), traduisant une certaine homogénéité interne mais variable (tab. 24). Quant aux échantillons de lisière, ils affichent également des niveaux intermédiaires de dissimilarité (autour de 0,58 à 0,75), ce qui suggère un regroupement partiel (tab. 24).

Tableau 24 : Résultats de l'analyse de Bray-Curtis sur les stations de piégeages de Burat

	S1-L	S4-L	S1-SB	S2-SB	S3-SB	S4-SB	S3''-SB	S5-L	S6-P
S1-L	0	0,75	0,78	0,72	0,89	0,84	0,91	0,58	0,91
S4-L	0,75	0	1	0,71	0,8	0,87	0,73	0,61	0,93
S1-SB	0,78	1	0	0,58	0,83	0,73	0,82	0,64	1
S2-SB	0,72	0,71	0,58	0	0,71	0,63	0,6	0,56	0,95
S3-SB	0,89	0,8	0,83	0,71	0	0,69	0,19	0,82	0,97
S4-SB	0,84	0,87	0,73	0,63	0,69	0	0,66	0,59	0,96
S3''-SB	0,91	0,73	0,82	0,6	0,19	0,66	0	0,77	0,98
S5-L	0,58	0,61	0,64	0,56	0,82	0,59	0,77	0	0,94
S6-P	0,91	0,93	1	0,95	0,97	0,96	0,98	0,94	0

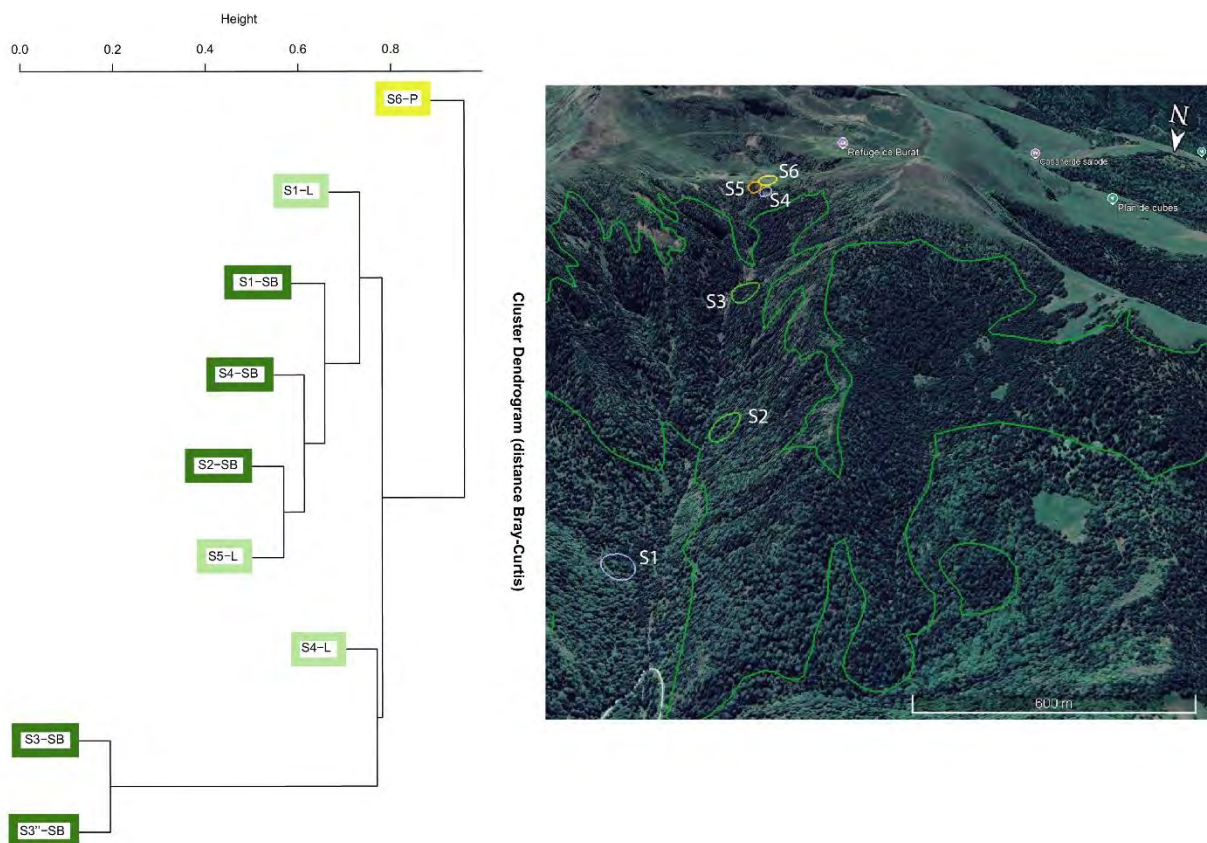


Figure 31 : Dendrogramme de Bray-Curtis, réalisé sur les stations de Burat, mise en parallèle avec la carte montrant la localisation des stations. © Parrilla & Saulnier, sous R, fond de carte : google earth pro

Le dendrogramme utilisant la dissimilarité de Bray-Curtis montre une organisation distincte des communautés étudiées (fig. 31). La station S6-P (prairie) se démarque nettement,

grâce à une hauteur de fusion élevée ($BC = 0,8$), indiquant une grande différence avec les autres stations. Elle s'oppose ainsi au groupe majoritaire. S3-SB est divisée lors de l'analyse, mais ses deux échantillons restent très proches, attestant leur forte similarité. Ce groupe est bien séparé de S6-P. S4-L se situe près du groupe S3-SB, avec une hauteur de fusion autour de 0,6, ce qui suggère un partage partiel de caractéristiques tout en conservant son individualité. Les stations de lisière sont généralement proches des stations de sous-bois, reflétant une composition similaire entre ces habitats. Il est remarquable que S5-L, exclusivement en lisière, soit très proche de S2-SB, localisée en sous-bois. Globalement, le dendrogramme met en avant la singularité marquée de la prairie (S6-P) et une distinction plus modérée entre la lisière et le sous-bois.

L'ordination par NMDS, basée sur la distance de Bray-Curtis, a produit une ordination sur deux dimensions, avec un stress final de 0,065 (fig. 32). Cette valeur inférieure au seuil de 0.1, indique une bonne fidélité de la représentation des dissimilarités initiales, suggérant que l'ordination est fiable. La station S6-P se trouve à l'opposé du nuage principal, tandis que les stations S3-SB et S3''-SB (répliquât de S3) sont pratiquement superposées. Les stations S2-SB et S4-SB apparaissent proches l'une de l'autre dans une zone compacte sur la représentation NMDS. Il convient de noter que les stations de lisière ne forment pas un groupe entièrement distinct. Plus précisément, S4-L est située à proximité de S3-SB, et S5-L se trouve près de S2-SB.

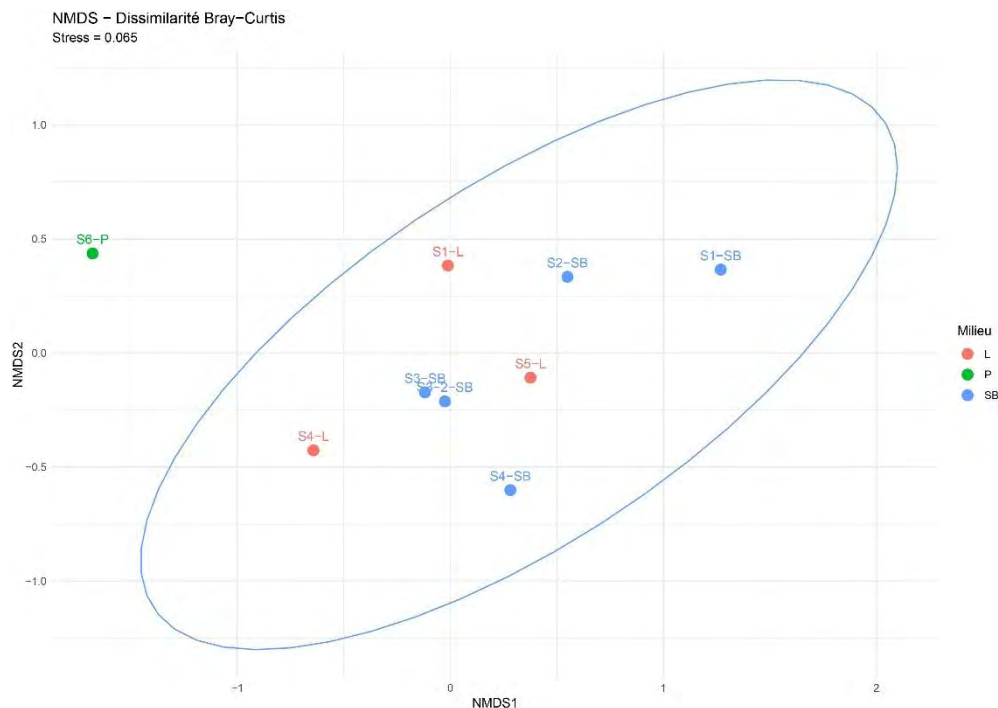


Figure 32 : NMDS des stations de Burat (ordination Bray-Curtis). © Parrilla & Saulnier, sous R

L'analyse PERMANOVA, fondée sur la dissimilarité Bray–Curtis, montre que le milieu influence significativement la composition des communautés ($F = 2,64$; $R^2 = 0,47$; $p = 0,007$). Ainsi, le type d'habitat représente 46,8 % de la variance totale, soulignant une forte structuration des assemblages. De plus, le test d'homogénéité des dispersions ($p = 0,039$) révèle que les groupes diffèrent en termes de variabilité interne.

Les analyses *pairwise* mettent en évidence une différence significative entre la lisière et le sous-bois ($F = 2,53$; $R^2 = 0,30$; $p = 0,045$), ce qui suggère une structuration modérée des communautés coléoptères carabiques en fonction du micro-habitat. Les comparaisons impliquant la prairie ne présentent pas de résultats statistiquement significatifs.

Le test de la valeur indicatrice de Dufrière et Legendre (*Indicator Value method* ou *IndVal*) appliqué après une transformation de Hellinger, n'a identifié aucune espèce bioindicatrice significative au sein des assemblages des trois modalités de Burat ($p > 0,05$).

2.2. Le corpus de Carabidae de Bernadouze

Sur les deux modalités échantillonnées (à savoir le sous-bois et la pelouse) à Bernadouze, 23 taxons ont été identifiés, pour un total de 152 individus (*tab.* 25).

Tableau 25 : Liste des taxons de Carabidae identifiés à Bernadouze

	Sous-bois (1350 m)	Prairie (1350 – 1450 m)
<i>Carabus auronitens</i> (CA)	2	
<i>Carabus convexus</i> (CC)		2
<i>Carabus violaceus</i> (CV)	2	13
<i>Nebria brevicollis</i> (NB)	1	
<i>Bembidion lampros</i> (BL)		4
<i>Bembidion</i> sp. (BSP)	1	
<i>Poecilus versicolor</i> (PV)		44
<i>Pterostichus colasi</i> (PCO)	10	
<i>Pterostichus cristatus</i> (PC)	5	
<i>Pterostichus madidus</i> (PM)	2	13
<i>Pterostichus pumilio</i> (PP)	4	
<i>Pterostichus strenuus</i> (PS)		2
<i>Pterostichus xatartii</i> (PX)	12	
<i>Abax parallelepipedus</i> (AP)	3	1
<i>Synuchus vivalis</i> (SV)		1
<i>Calathus erratus</i> (CE)		1
<i>Calathus luctuosus</i> (CL)		1
<i>Laemostenus oblongus</i> (LO)	3	2
<i>Platynus assimilis</i> (PAS)	7	
<i>Amara montivaga</i> (AM)		12
<i>Harpalus rubripes</i> (HR)		1
<i>Harpalus latus</i> (HL)		2
<i>Ophonus rufibarbis</i> (OR)		1

Les espèces piégées à Bernadouze sont communes. L'abondance relative de ces dernières varie cependant très fortement, certaines espèces n'étant représentées que par un seul individu, tandis que d'autres, comme *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), comptent 44 individus (tab. 25). L'assemblage observé en sous-bois est largement dominé par des espèces spécialisées qui sont complètement absentes du milieu ouvert voisin (*Carabus auronitens*, *Platynus assimilis*, *Pterostichus colasi*, *Pterostichus cristatus*, *Pterostichus pumilio*, *Pterostichus xatartii*), accompagnées d'une espèce présente dans une large gamme d'habitat (*Pterostichus madidus*), tandis que le corpus de pelouse, certes dominé par les espèces de milieux ouverts, comprend également des espèces à large gamme d'habitats (*Calathus luctuosus* (Latreille, 1804), *Pterostichus madidus*) et des espèces principalement forestières (*Abax parallelepipedus*, *Carabus violaceus*, *Laemostenus oblongus*). Cependant, l'abondance de ces dernières varie entre les modalités de sous-bois et de pelouse. *Abax parallelepipedus* ne compte qu'un seul individu en pelouse contre trois en sous-bois. *Carabus violaceus* compte seulement deux individus en sous-bois contre treize en pelouse. *Laemostenus oblongus* est représenté par trois individus en sous-bois et deux en pelouse. Enfin, *Pterostichus madidus* est représenté par deux individus en sous-bois et par treize en pelouse. En somme, la dichotomie entre le milieu boisé et le milieu ouvert semble marquée à Bernadouze, puisque sur douze espèces observées en forêt, huit n'ont pas été retrouvées dans la prairie située à proximité, et à l'inverse sur quinze espèces trouvées dans cette prairie, dix en étaient exclusives (fig. 33).

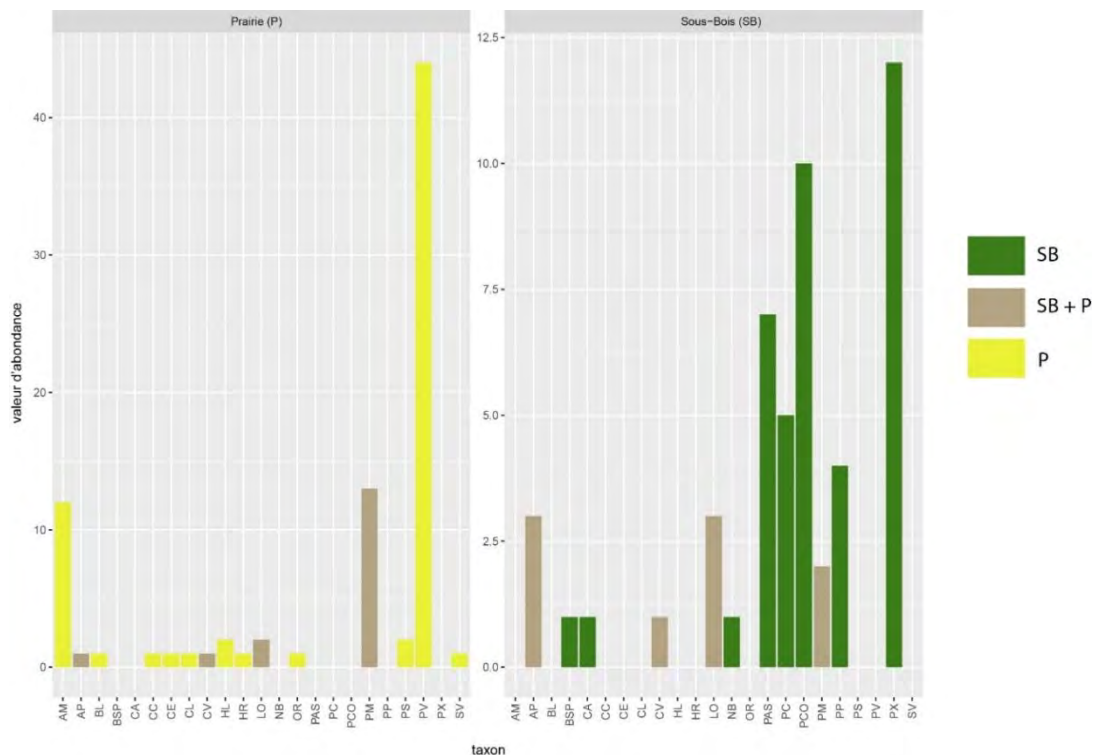


Figure 33 : Fréquence des observations des taxons dans les pièges de Bernadouze par milieu, voir tab. 25 pour le code espèce. © Parrilla & Saulnier, sous R

3. L'entomofaune passée

Les sclérites d'insectes retrouvés dans les fosses sont plus ou moins nombreux selon les points d'échantillonnage. De plus, leur distribution n'est pas uniforme au sein des différents niveaux d'une même fosse ; les niveaux profonds étant généralement plus pauvres en sclérites que les niveaux supérieurs. De manière générale, le signal insecte est élevé dans les niveaux supérieurs de toutes les fosses échantillonnées (à l'exception des fosses italiennes), mais diminue drastiquement à partir de 50 cm de profondeur en moyenne, voire disparaît complètement.

3.1. Profils des fosses

3.1.1. Le site archéologique des Argentières

Les unités stratigraphiques de surface, des fosses ARGF1 et ARGF2, sont lessivées et caillouteuses (gravier fin). L'US 2 de ARGF1 est composée de gros blocs de calcaire et contient des inclusions provenant de l'US1 ; elle scelle l'US 3 sous-jacente. Cette dernière, à texture sableuse (*tab. 26*), renferme des débris de bois dans sa partie supérieure, et des fragments de galène dans sa partie inférieure. L'US 3 est datée de la période de La Tène (366 – 122 cal BC). L'US 4 est limoneuse, avec de larges blocs de calcaire et de petits fragments de galène ; elle est datée de la période romaine (151 cal BC – 55 cal AD) (*fig. 34*). Cette inversion stratigraphique traduit une phase de réactivation des activités minières à l'époque romaine, au cours de laquelle les travaux anciens ont été nettoyés puis remaniés, se retrouvant dès lors dans des niveaux supérieurs (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). Le profil stratigraphique est différent pour ARGF2 (Parrilla, 2019). On retrouve cependant le cailloutis dense dans l'US 1. Les premiers gros blocs de calcaire se retrouvent à 45 cm de profondeur contre 25 cm de profondeur dans ARGF1. ARGF2 est située sur une pente plus forte que ARGF1.

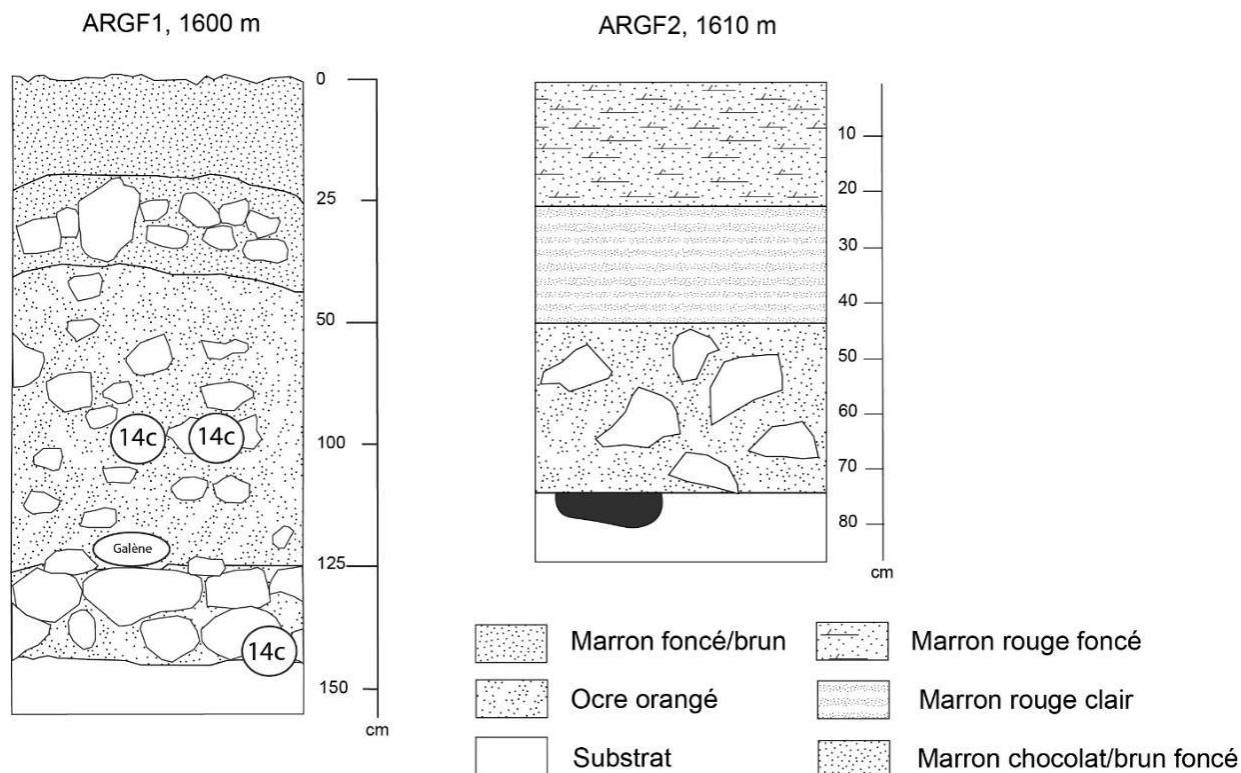


Figure 34 : Profils stratigraphiques des coupes réalisées sur le site archéologique des Argentières. La coupe des ARGF1 est issue du travail de V. Py-Saragaglia (Py-Saragaglia et al., 2017, modifié)

Tableau 26 : Données pédologiques sur les fosses archéologiques, avec Prof. = profondeur (exprimée en cm), US = unité stratigraphique, T. = texture et S. = structure. Dans texture (A = argile, L = limon, S = sable, la dominante est en gras, souligné)

Fosse	Prof.	Fond géol.	US	Couleur	T.	S.
ARGF1	145	Substrat calcaire	0		Couche superficielle	
			1	Marron foncé/brun	/	/
			2	Marron foncé/brun	/	/
			3	Ocre orangé	S	/
			4	Ocre orangé	<u>LS</u>	/
ARGF2	75	Substrat calcaire altéré	1	Marron rouge foncé	<u>L</u> AS	/
			2	Marron rouge clair	/	/
			3	Ocre orangé	/	/
			4	Poche de sédiment noir à paillette de quartz		
			5	Substrat altéré		

3.1.2. Les vieilles forêts

Dans tous les niveaux supérieurs des fosses situées dans les vieilles forêts, une forte activité biologique a été identifiée, notamment racinaire. Les fosses sont situées sur des pentes plus ou moins fortes et offrent des séquences d'épaisseur variable entre 65 cm et 130 cm (*tab. 27* et *fig. 35*). Les fosses de Barrada sont celles qui offrent les séquences les plus longues et contiennent également le plus de blocs rocheux de grande taille, en particulier BARF2 (*fig. 35*). La fosse BOIF2, comporte des blocs de taille moyenne tout au long de sa séquence. On retrouve des roches de tailles moyennes dans le dernier niveau de BOIF1 (*fig. 35*). Les sédiments à texture limoneuse et/ou argileuse dominent dans l'ensemble des fosses (*tab. 27*). De même, beaucoup de niveaux présentent des structures soufflées ou biomicrostructurées (*tab. 27*), conférant au sol une grande porosité, propice à l'aération et au drainage. Toutes les fosses, y compris celles situées au sein d'un peuplement, reposent sur des substrats différents (*tab. 27*), identifiés à partir de la carte géologique établie par le BRGM.

Tableau 27 : Données pédologiques sur les sols des vieilles forêts pyrénéennes, avec Prof. = profondeur (exprimée en cm), H. = hydromorphie, Niv. = niveau de prélèvement, C = couleur, T. = texture et S. = structure

Fosse	Prof	Fond géol.	Niv.	H.	C.	T.	S.
BARF1	110	Grès quartziques du Dévonien moyen supérieur	I	0	Noire	<u>LA</u>	Biomicrostructurée
			II	0	Marron-gris	<u>LA</u>	Polyédrique arrondi
			III	0	Gris	<u>LA</u>	Polyédrique arrondi
			IV	6	Gris-jaune	L	Polyédrique
BARF2	130	Calcaires en dalles et rubanés de manganifères (partie supérieure) du Dévonien moyen	I	0	Marron-gris	<u>LA</u>	Biomicrostructurée
			II	0	Marron-jaune	L	Soufflée
			III	0	Marron chocolat	L	Soufflée
			IV	0	Brun chocolat	<u>AL</u>	Soufflée
BOIF1	90	Coulées de solifluxion	I	0	Noir	<u>LA</u>	Biomicrostructurée
			II	0	Brun foncé	<u>LA</u>	Biomicrostructurée
			III	0	Brun clair-rouille	<u>LAS</u>	Polyédrique arrondi
			IV	0	Marron-gris	<u>LAS</u>	Parcelle
BOIF2	65	Ordovicien indifférencié et micaschiste à cordiérite et sillimanite	I	0	Marron foncé	L	Soufflée
			II	0	Marron	L	Soufflée
			III	0	Marron clair	L	Soufflée
			IV	0	Ocre-jaune	L	Soufflée
			V	0	Jaune-marron	<u>LS</u>	Soufflée
BURF1	80	Schiste noirs, carburés et pyriteux	I	10	Brun foncé	<u>LA</u>	Soufflée
			II	10	Noir	<u>LA</u>	Soufflée
			III	3	Gris	<u>LA</u>	Polyédrique
			IV	10	Gris-jaune	<u>AL</u>	Polyédrique
			V	5	Gris	<u>AL</u>	Polyédrique
BURF2	90	Schiste, ordovicien indifférencié	I	0	Marron chocolat	<u>AL</u>	Biomicrostructurée
			II	0	Marron clair	<u>AL</u>	Biomicrostructurée
			III	0	Marron ocre	<u>AL</u>	Biomicrostructurée
			IV	0	Marron clair	<u>AL</u>	Biomicrostructurée

Dix-neuf datations au radiocarbone ont été effectuées sur des charbons issus des fosses des vieilles forêts des Pyrénées centrales (*fig. 35 et tab. 28*) (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025 ; Parrilla *et al.*, 2026).

Tableau 28 : Datation des charbons dans les fosses des vieilles forêts des Pyrénées

Fosse	Niveau	Code Labo.	Essence	Date Cal BC/AD	Publication
BARF1	II	Poz-157308	<i>Abies alba</i>	1500 – 1314 cal BC	Py-Saragaglia & Saulnier <i>et al.</i> , 2025 ; Parrilla <i>et al.</i> , 2026
BARF1	III	Poz-156561	<i>Abies alba</i>	382 – 541 cal AD	
BARF2	II	Poz-159551	<i>Fagus sylvatica</i>	1694 - 1917 cal AD	
BARF2	II	Poz-157307	<i>Fagus sylvatica</i>	1694 - 1918 cal AD	
BARF2	II	Poz-157261	<i>Abies alba</i>	751 - 406 cal BC	
BOIF1	I	Poz-160042	<i>Fagus sylvatica</i>	601 - 758 cal AD	
BOIF1	I	Poz-160041	<i>Abies alba</i>	580 - 655 cal AD	
BOIF1	II	Poz-148017	<i>Acer sp.</i>	37 cal BC - 201 cal AD	
BOIF1	II	Poz-147651	<i>Abies alba</i>	610 - 774 cal AD	
BOIF1	III	Poz-148018	<i>Abies alba</i>	689 - 890 cal AD	
BOIF1	III	Poz-159552	<i>Acer sp.</i>	1260 - 1017 cal BC	
BOIF2	II	Poz-157309	<i>Fraxinus sp.</i>	1509 - 1796 cal AD	
BOIF2	III	Poz-156505	<i>Abies alba</i>	791 - 544 cal BC	
BOIF2	V	Poz-157254	<i>Abies alba</i>	172 cal BC - 8 cal AD	
BURF1	II	Poz-157310	<i>Abies alba</i>	892 - 1021 cal AD	
BURF1	III	Poz-147649	<i>Acer sp.</i>	899 - 787 cal BC	
BURF1	III	Poz-148015	<i>Abies alba</i>	1114 - 924 cal BC	
BURF1	III	Poz-147650	<i>Fagus sylvatica</i>	420 - 556 cal AD	
BURF1	V	Poz-159480	<i>Cf. Rhododendron</i>	7732 - 7537 cal BC	
BURF1	V	Poz-160040	<i>Betula sp.</i>	7128 - 6701 cal BC	
BURF1	V	Poz-148016	<i>Cf. Rhododendron</i>	7935 - 7480 cal BC	
BURF2	III	Poz-153156	<i>Abies alba</i>	1669 - 1504 cal BC	
BURF2	III	Poz-159481	<i>Corylus sp.</i>	5312 - 5066 cal BC	
BURF2	IV	Poz-153672	<i>Fagus sylvatica</i>	46 cal BC - 117 cal AD	
BURF2	IV	Poz-153673	<i>Quercus sp.</i>	5208 - 4853 cal BC	
BURF2	IV	Poz-153675	<i>Acer sp.</i>	8801 - 8491 cal BC	
BURF2	IV	Poz-160038	<i>Abies alba</i>	1505 - 1315 cal BC	
BURF2	IV	Poz-160039	<i>Abies alba</i>	1616 - 1456 cal BC	

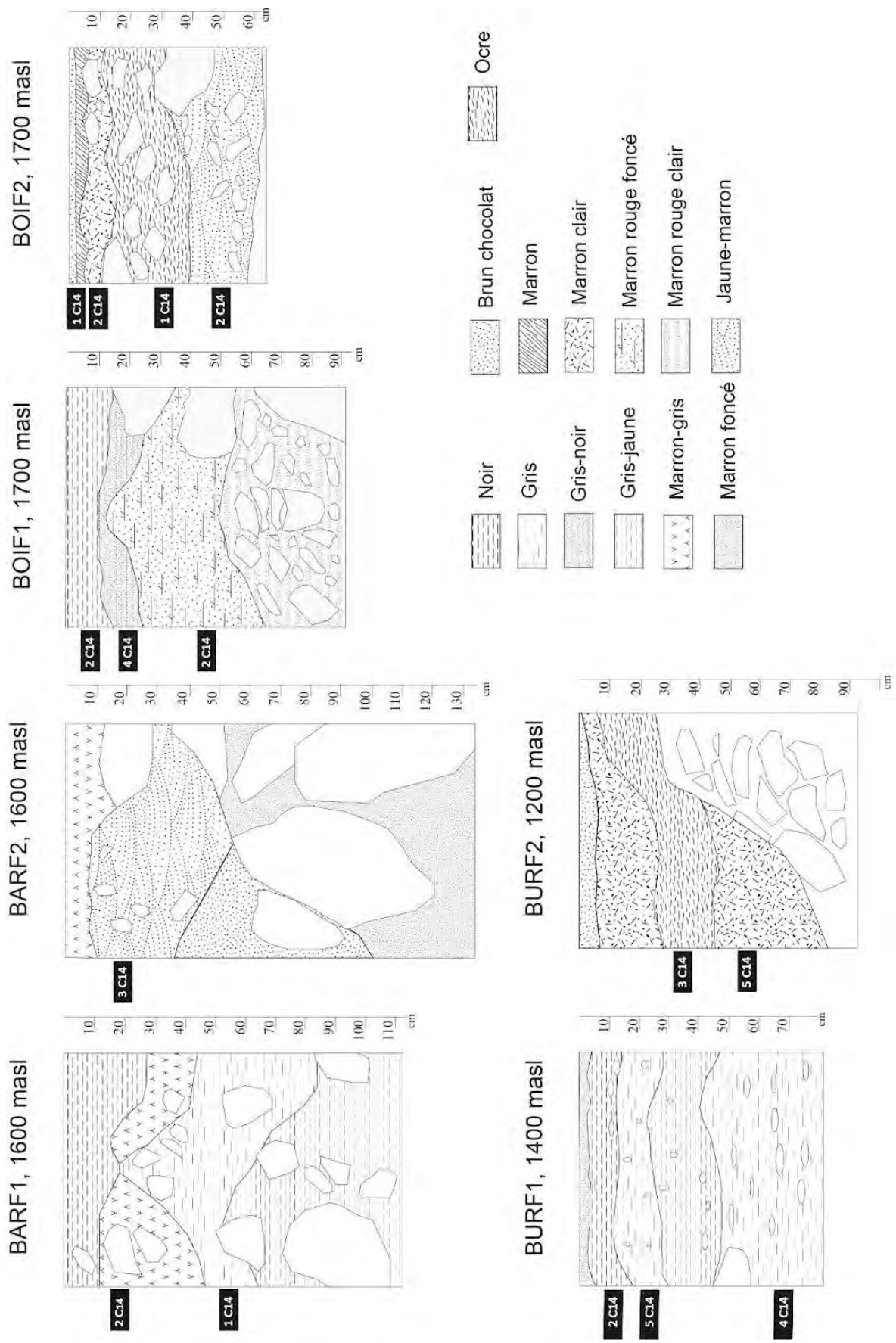


Figure 35 : Profils des fosses réalisées dans les vieilles forêts © Parrilla & ANR BENDYS

3.1.3. Les forêts anciennes

Les forêts anciennes des Pyrénées ariégeoises ont été étudiées selon une méthodologie différente (*tab. 29*). Les sols de Bernadouze sont basiques et se développent sur des substrats calcaires. BERF2 et BERF3 sont des sols bruns forestiers, tandis que BERF1 est un sol de type dépôt pédo-sédimentaire avec une transition brusque entre la couche organique et la couche minérale (Saulnier *et al.*, 2020). Les sols des fosses de Lacore (LACF1 et LACF2) présentent des structures pédologiques simplifiées. LACF1 comprend un horizon A et un horizon B, lequel, dès le niveau d'échantillonnage IV, correspond à un horizon de transition vers le substrat (B/C). La même structure est observée pour LACF2, avec l'horizon C identifié dès le niveau IV (Py-Saragaglia *et al.*, 2017).

Tableau 29 : Données pédologiques sur les sols des forêts anciennes des Pyrénées ariégeoises, avec Prof. = profondeur (exprimée en cm), H. = hydromorphie, Niv. = niveau de prélèvement, C = couleur, T. = texture et S. = structure. N.M. = non mesuré, N.R. = Non renseigné

Fosse	Prof.	Fond géol.	Niv	H.	C.	T.	S.
BERF2	120	Kimméridgien-Tithonien. Brèches, marbres dolomitiques et marbres du pic de Grantès ; marbres (Labouche)	I	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			II	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			III	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			IV	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			V	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			VI	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
BERF3	100	Moraines du stade d'extension glaciaire	I	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			II	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			III	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			IV	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			V	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			VI	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			VII	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			VIII	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
LACF1	100	Silurien supérieur Lochkovien. Alternance silto-carbonatée ; calcaire à entroques à la base	I	N.M.	Brun sombre	N.R.	N.R.
			II	N.M.	Marron foncé	N.R.	N.R.
			III	N.M.	Ocre brun	N.R.	N.R.
			IV	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			V	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
LACF2	90	Praguien-Emsien inférieur. Calcaire de Salaur, dolomitique à l'est du granite de Salau	I	N.M.	Noir-marron	N.R.	N.R.
			II	N.M.	Marron-ocré	N.R.	N.R.
			III	N.M.	N.R.	N.R.	N.R.
			IV	N.M.	Gris-Marron	N.R.	N.R.

Dix datations ont été réalisées sur des charbons sur les sites de Bernadouze et Lacore (Py-Saragaglia *et al.*, 2017 ; Saulnier *et al.*, 2020) (*tab. 30*).

Tableau 30 : Datation des charbons dans les fosses des forêts anciennes des Pyrénées ariégeoises

Fosse	Niveau	Code Labo.	Essence	Date Cal BC/AD	Publication
LACF1	II	Poz-81264	<i>Fagus sylvatica</i>	1682 – 1935 cal AD	Py-Saragaglia <i>et al.</i> , 2017
LACF1	V	Poz-82894	Angiosperme	9664 – 9292 cal BC	Py-Saragaglia <i>et al.</i> , 2017
LACF2	I	Poz-81264	<i>Abies alba</i> t.	1219 – 1284 cal AD	Py-Saragaglia <i>et al.</i> , 2017
LACF2	I	Poz-82892	<i>Fagus sylvatica</i>	1679 – 1940 cal AD	Py-Saragaglia <i>et al.</i> , 2017
BERF2	II	Poz-94227	<i>Fagus sylvatica</i>	1150 – 1256 cal AD	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
BERF2	IV	Beta-462320	<i>Abies alba</i>	1050 – 895 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
BERF3	I	Poz-94228	<i>Fagus sylvatica</i>	653 – 722 cal AD	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
BERF3	IV	Beta-462318	<i>Taxus baccata</i>	1090 – 917 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
BERF3	V	Beta-462317	<i>Taxus baccata</i>	1111 – 927 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
BERF3	V	Poz-94229	<i>Abies alba</i>	610 – 687 cal AD	Saulnier <i>et al.</i> , 2020

Toutes les fosses ouvertes dans les forêts italiennes ont été creusées sur des pentes faibles (*tab. 31* et *fig. 36*). Ces fosses offrent des séquences plus ou moins profondes, avec 60 cm pour MONF1 et 120 cm pour GERF1 (*tab. 31* et *fig. 36*). La texture du sol est à dominante argileuse pour toutes les fosses, mais les fractions sableuses et limoneuses y sont également bien représentées. Deux structures de sol ont été identifiées : soufflée et biomicrostructurée, favorisant un drainage important et une bonne aération du sol. L'activité racinaire est limitée au niveau supérieur dans les fosses GERF1 et MONF1, tandis qu'elle est extrêmement importante et continue dans la séquence de MAGF1 (*fig. 36*). Les fonds géologiques diffèrent pour les trois fosses (*tab. 31*).

Tableau 31 : Données pédologiques sur les sols des forêts anciennes italiennes, avec Prof. = profondeur (exprimée en cm), H. = hydromorphie, Niv. = niveau de prélèvement, C = couleur, T. = texture et S. = structure

Fosse	Prof.	Fond géol.	Niv.	H.	C.	T.	S.
GERF1	120	Marne et marnes calcaires de faciès pélagique	I	0	Marron-jaune	<u>AL</u>	Soufflée
			II	0	Marron clair	<u>AS</u>	Soufflée
			III	0	Marron-gris	<u>AS</u>	Soufflée
MAGF1	80	Serpentines, serpentinoscites et chloritoscites (ophiolites et pierres vertes)	I	0	Brun noir	<u>AL</u>	Biomicrostructurée
			II	0	Marron-rouge	<u>AL</u>	Biomicrostructurée
			III	0	Ocre-gris	A	Soufflée
MONF1	60	Unités arénacées et arénacées-marneuses (turbiditiques) (Paléogène)	I	0	Brun chocolat	<u>AL</u>	Biomicrostructurée
			II	0	Marron-gris	<u>AS</u>	Soufflée
			III	0	Marron-ocre	<u>AS</u>	Soufflée

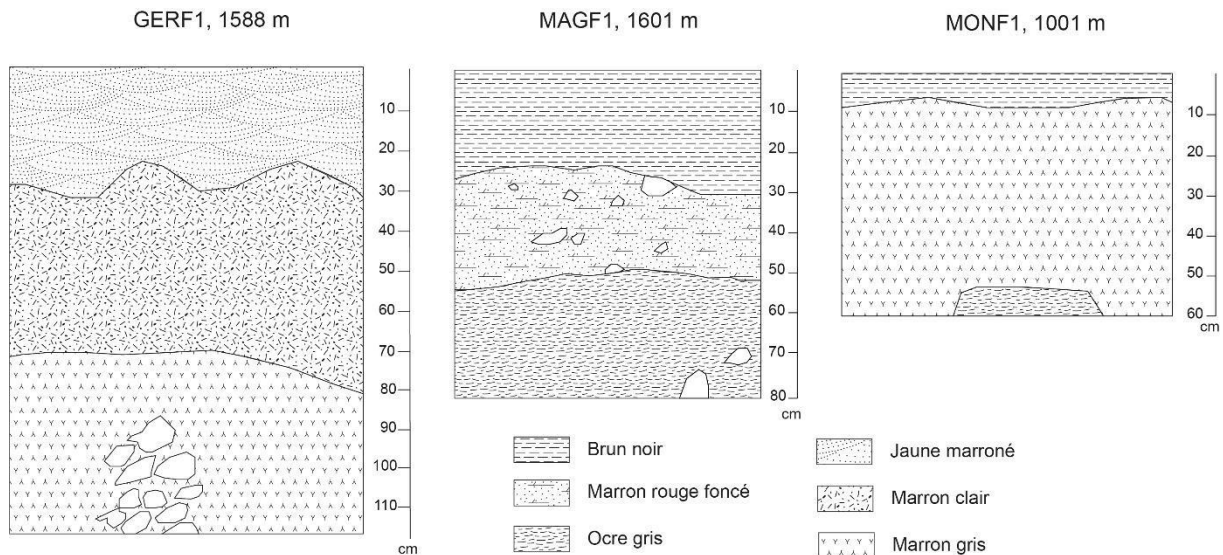


Figure 36 : Profils des fosses réalisées dans les forêts anciennes italiennes. © Parrilla

3.1.4. Les prairies d'altitudes

ARGF3 a été creusée sur seulement 60 cm de profondeur en raison de l'encombrement causé par de nombreux blocs et par la présence d'un rocher. Une concentration de charbon a été identifiée au niveau III (Saulnier *et al.*, en préparation).

BERF1 a été creusée sur 120 cm de profondeur sans atteindre le substrat. Il s'agit d'un sol basique présentant une transition abrupte entre la couche organique et la couche minérale (Saulnier *et al.*, 2020).

MALF1 est un colluviosol, reposant sur un paléosol situé à la base du substrat. Les niveaux sont mal différenciés les uns des autres, car relativement homogènes (*tab. 32 et fig. 37*).

La fosse PIAF1 se distingue des trois autres fosses car elle offre une séquence pédosédimentaire complexe. À la base de la séquence, on retrouve un paléosol (2ABb, séparé en trois niveaux de prélèvement : 6, 7 et 8) contenant des inclusions d'argiles et des charbons de bois. Ce niveau est recouvert par une couche colluviale (Cg, niveau 5 de prélèvement), récente et à faible pédogénèse, qui montre des signes d'hydromorphie. Dans l'horizon AB (subdivisé en trois niveaux de prélèvement : 2, 3 et 4), des couches de micro-charbons ont été observées. L'horizon A est perturbé par le travail agricole, il a donc été prélevé à partir de 10 cm de profondeur) (Pescini *et al.*, en relecture) (*tab. 32 et fig. 37*).

Tableau 32 : Données pédologiques sur les sols des prairies d'altitudes, avec Prof. = profondeur (exprimée en cm), H. = hydromorphie, Niv. = niveau de prélèvement, C = couleur, T. = texture et S. = structure. N.M. = non mesuré

Fosse	Prof.	Fond géol.	Niv.	H.	C.	T.	S.
ARGF3		Moraines d'altitude, moraines de stade de retrait	I	N.M.	Marron clair	/	/
			II	N.M.	Marron clair	/	/
			III	N.M.	Marron clair	/	/
			IV	N.M.	Marron clair	/	/
			V	N.M.	Marron clair	/	/
BERF1	120	Moraines du stade d'extension maximum glaciaire	I	N.M.	/	/	/
			II	N.M.	/	/	/
			III	N.M.	/	/	/
			IV	N.M.	/	/	/
			V	N.M.	/	/	/
			VI	N.M.	/	/	/
			VII	N.M.	/	/	/
			VIII	N.M.	/	/	/
			IX	N.M.	/	/	/
MALF1	125	Granodiorites altérées, associées à de l'ardoise qui provient de l'affleurement local	I	N.M.	Marron-gris	L	Granulaire
			II	N.M.	Marron-gris	<u>L</u> S	Granulaire
			III	N.M.	Marron-gris	<u>L</u> S	Granulaire
			IV	N.M.	Marron-gris foncé	<u>L</u> S	Granulaire grumeleuse à
			V	N.M.	Marron-gris foncé	<u>L</u> S	Granulaire grumeleuse à
			VI	N.M.	Brun-gris	<u>L</u> S	Granulaire grumeleuse à
			VII	N.M.	Brun-orangé	/	/
PIAF1	100	Conglomérats et grès du Trias inférieur	A	Non	Marron	<u>L</u> AS	Granulaire
			AB	Non	Marron-jaune clair	<u>L</u> AS	Subangulaire
			Cg	Oui	Marron pâle	<u>L</u> AS	Angulaire
			2ABb	Non	Marron-jaune foncé	<u>L</u> AS	Prismatique

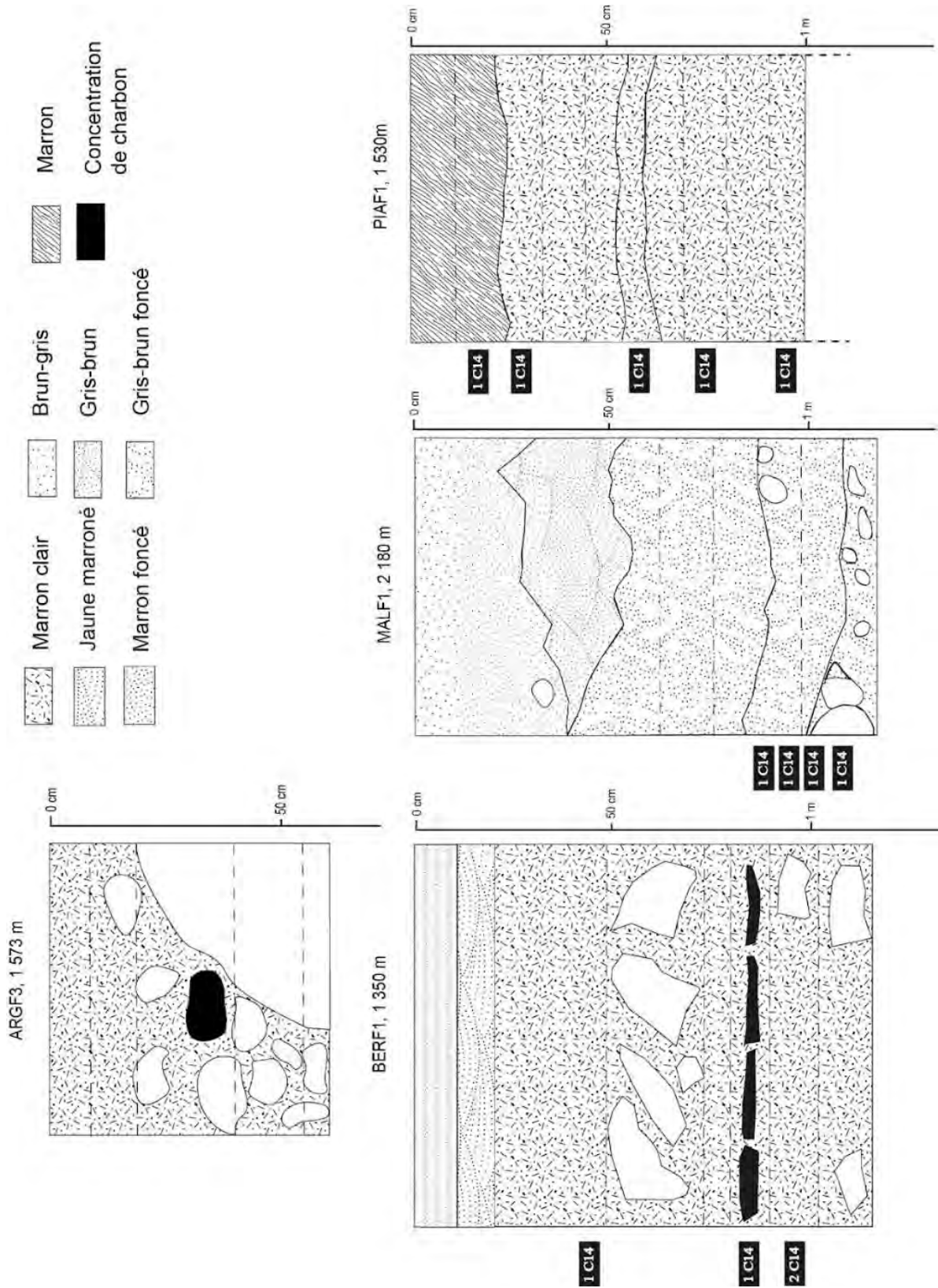


Figure 37 : Profils des fosses de prairies d'altitudes © Parrilla

Cinq datations ont été réalisées sur des charbons provenant de Pian Rosso (Pescini *et al.*, en relecture) et de la fosse ARGF3 (Saulnier *et al.*, en préparation) (*tab. 33*). Quatre datations supplémentaires ont été effectuées sur les charbons prélevés dans les niveaux les plus profonds de la fosse BERF1 (Saulnier *et al.*, 2020) et dans la fosse de MALF1 (Pescini *et al.*, en préparation) (*tab. 33*).

Tableau 33 : Tableau des datations réalisées sur charbons, dans les prairies d'altitudes

Fosse	Niv.	Code Labo.	Essence	Date Cal BC/AD	Publication
ARGF3	I	Poz-121063	<i>Taxus baccata</i>	2025 - 1773 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , en préparation
ARGF3	II	Poz-120225	<i>Taxus baccata</i>	2282 - 2032 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , en préparation
ARGF3	III	Poz-159556	<i>Fraxinus</i> sp.	3649 - 3527 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , en préparation
ARGF3	IV	Poz-159557	<i>Corylus</i> sp.	3765 - 3533 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , en préparation
ARGF3	IV	Poz-160045	<i>Abies</i> sp.	2336 - 2041 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , en préparation
ARGF3	V	N.R.	<i>Taxus baccata</i>	2462 - 2206 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , en préparation
BERF1	IV	Beta-481687	<i>Fagus sylvatica</i>	1470 – 1640 cal AD	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
BERF1	VII	Poz-94225	<i>Fagus sylvatica</i>	137 – 347 cal AD	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
BERF1	VIII	Poz-94226	<i>Taxus baccata</i>	1209 -1016 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
BERF1	VIII	Beta-462319	<i>Abies alba</i>	1301 – 1118 cal BC	Saulnier <i>et al.</i> , 2020
MALF1	V		/	/	Pescini <i>et al.</i> , en préparation
MALF1	VI		/	/	Pescini <i>et al.</i> , en préparation
MALF1	VII		/	/	Pescini <i>et al.</i> , en préparation
MALF1	VIII		/	/	Pescini <i>et al.</i> , en préparation
PIAF1	I	LuS18318	<i>Pinus sylvestris</i> t.	1693 – 1918 cal AD	Pescini <i>et al.</i> , en relecture
PIAF1	II	LuS18319	<i>Pinus sylvestris</i> t.	1669 - ... cal AD	Pescini <i>et al.</i> , en relecture
PIAF1	V	Poz-179504	Cf. <i>Triticum</i> sp	1299 – 1404 cal AD	Pescini <i>et al.</i> , en relecture
PIAF1	VI	LuS18320	<i>Fagus sylvatica</i>	16 cal BC – 218 cal AD	Pescini <i>et al.</i> , en relecture
PIAF1	VIII	Poz-179505	Cf. Monocotyledon	98 cal BC – 106 cal AD	Pescini <i>et al.</i> , en relecture

3.2. Identification et distribution des téguements dans les fosses

3.2.1. Le technosol des Argentières

Le signal insecte diffère fortement entre les fosses ARGF1 et ARGF2 (*fig. 38*). Près de quatre fois plus de sclérites d'insectes ont été retrouvés dans ARGF1 que dans ARGF2. Au total, ces deux fosses ont livré 348 sclérites, dont 224 ont pu être identifiés au-delà du rang de l'ordre. L'ensemble présente une diversité taxonomique notable, avec 42 taxons identifiés. La répartition est toutefois très contrastée : 39 taxons dans la fosse ARGF1, contre seulement 11 dans ARGF2 (*tab. 34*).

Les Coléoptères sont bien représentés dans les deux fosses. Cependant, à ARGF1, les Hyménoptères occupent une place importante dans le corpus (NMI = 75). Le corpus des Coléoptères de la fosse ARGF1 est dominé par les Carabidae (NMI = 26) et les Curculionidae (NMI = 19). À ARGF2, dont le corpus est plus restreint que celui d'ARGF1, les Carabidae sont

presque absents (NMI = 5), tandis que les Curculionidae y sont trois fois plus représentés (NMI = 14) (tab. 34).

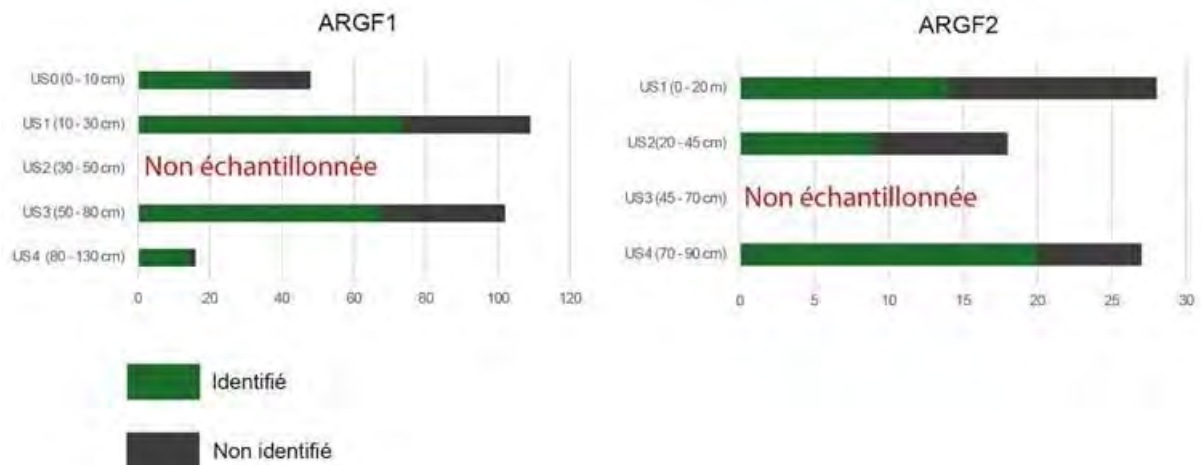


Figure 38 : Nombre de sclérites d'insectes dans les fosses du site archéologique des Argentières (secteur minier), avec séparation des sclérites déterminés et non déterminés. © Parrilla

Cinq taxons ont été identifiés à l'espèce pour les Carabidae avec *Amara ovata* Fabricius, 1792 (NMI = 2) ; *Carabus convexus* Fabricius, 1775 (NMI = 2) ; *Carabus coriaceus* Linnaeus, 1758 (NMI = 1) ; *Pterostichus pumilio* (NMI = 1) et *Pterostichus vernalis* Panzer, 1796 (NMI = 4). Quatre taxons ont été identifiés au genre *Carabus* sp. (NMI = 1), *Harpalus* sp. (NMI = 4), *Ophonus* sp. (NMI = 6) et *Pterostichus* sp. (NMI = 5).

Les Curculionidae qui occupent une grande part du corpus sont représentés par *Phyllobius* cf. *pomaceus* Gyllenhal, 1834 (NMI = 1), *Barynotus* sp. (NMI = 9), *Brachytemnus* sp. (NMI = 3), *Otiorhynchus* sp. (NMI = 20) et *Phyllobius* sp. (NMI = 3).

Les Formicidae, dominant dans le corpus d'ARGF1 présentent un nombre important de taxon (n=8). Ainsi, la famille est composée de *Formica fusca* Linnaeus, 1758 (NMI = 10), *Messor* cf. *capitatus* Latreille, 1798 (NMI = 3) ; *Myrmica* cf. *specoides* Bondroit, 1918 (NMI = 1) et *Tetramorium caespitum* Linnaeus, 1758 (NMI = 8). Quatre taxons ont été identifiés au genre : *Formica* sp. (NMI = 34), *Lasius* sp. (NMI = 3), *Myrmica* sp. (NMI = 8) et *Tetramorium* sp. (NMI = 6).

Le corpus est complété par des représentants de différentes familles de Coléoptères, notamment une variété de saprophages et coprophages. Les Aphodiidae sont présents avec deux genres identifiés : *Agrilinus* sp. (NMI = 1) et *Aphodius* sp. (NMI = 2). *Onthophagus* sp. (NMI = 1) est le seul Scarabaeidae identifié au genre dans le corpus. Deux taxons de la famille des Geotrupidae ont aussi été identifiés : *Geotrupes* sp. (NMI = 1) et *Trypocopris vernalis* Linnaeus, 1758 (NMI = 1). Pour finir, un sclérite de *Saprinus aenus* Fabricius, 1775 (Histeridae)

a été collecté, ainsi que, trois sclérites appartenant à la famille des Tenebrionidae (NMI = 2), deux sclérites appartenant au Lucanidae (NMI = 1) et un sclérite appartenant à la famille des Staphylinidae (NMI = 2). L'état de fragmentation de ces cinq derniers sclérites n'a pas permis une identification au-delà du rang de la famille.

Deux taxons de Chrysomelidae ont été identifiés dans les US superficielles des deux fosses *Apteropeda* sp. (NMI = 1) et *Longitarsus* sp. (NMI = 1). Des pupes de Diptères complètent ce corpus.

Tableau 34 : Liste des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères identifiés dans les sondages archéologiques des Argentières (ARGF1 et ARGF2), avec A = nombre de sclérites, B = NMI

	ARGF1								ARGF2					
	US0		US1		US3		US4		US1		US2		US4	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
COLEOPTERA														
ADEPHAGA														
Carabidae														
Carabidae indéter.			1	1					2	1			5	3
<i>Carabus convexus</i>					7	2								
<i>Carabus coriaceus</i>	3	1												
<i>Carabus</i> sp.													1	1
<i>Harpalus</i> sp.			3	2	2	2								
<i>Ophonus</i> sp.	1	1	2	2	3	3								
<i>Pterostichus pumilio</i>					1	1								
<i>Pterostichus vernalis</i>			1	1	5	3								
<i>Pterostichus</i> sp.	2	2	3	2	1	1								
<i>Amara ovata</i>			2	2										
POLYPHAGA														
Histeridae														
<i>Saprinus aeneus</i>							1	1						
Staphylinidae														
Staphylinidae indéter.	1	1							1	1				
Lucanidae														
Lucanidae indéter.			2	1	1	1								
Geotrupidae														
Geotrupidae indéter.					1									
<i>Geotrupes</i> sp.							1	1						
<i>Trypocopris vernalis</i>					1	1								
Aphodiidae														
<i>Aphodiini</i> indéter.			1	1					1	1				
<i>Agrilinus</i> sp.					1	1								
<i>Aphodius</i> sp.			3	1	2	1								
Scarabaeidae														
Scarabaeidae indéter.					5	1			1	1				
<i>Onthophagus</i> sp.					1	1								
Tenebrionidae														
Tenebrionidae indéter.	2	1	1	1										
Chrysomelidae														
<i>Apteropeda</i> sp.	1	1												
<i>Longitarsus</i> sp.							1	1						
Curculionidae														
Curculionidae indéter.									1				1	
<i>Brachytemnus</i> sp.			3	1	1	1			2	1				
<i>Barynotus</i> sp.	4	3			3	2	1	1			3	3		
<i>Otiorhynchus</i> sp.	1	1	10	5	9	4	6	2	3	2	3	3	5	3
<i>Phyllobius</i> cf. <i>pomaceus</i>			3	1										
<i>Phyllobius</i> sp.					3	1			1	1			5	1
DIPTERA														
Diptera indéter.			4	3	1	1								
HYMENOPTERA														
Formicidae														

	ARGF1								ARGF2					
	US0		US1		US3		US4		US1		US2		US4	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Formicidae indéter.	1				3		2						2	1
<i>Formica fusca</i>	1	1	6	6	3	3								
<i>Formica</i> sp.	6	6	22	22	6	6	1	1						
<i>Lasius</i> sp.									3	3				
<i>Messor</i> cf. <i>capitatus</i>	2	2			1	1								
<i>Myrmica</i> cf. <i>specoides</i>					1	1								
<i>Myrmica</i> sp.			3	3	3	3	2	2						
<i>Tetramorium caespitum</i>			6	6			1	1			1	1		
<i>Tetramorium</i> sp.	1	1			3	3			2	2				
Total	26	21	77	61	68	44	16	10	17	13	7	7	19	9

3.2.2. Les vieilles forêts

Les fosses des vieilles forêts peuvent être regroupées en deux ensembles distincts : d'un côté BARF1, BARF2, BOIF1, BURF2, et de l'autre BURF1 et BOIF2 (*fig. 39*). La séparation s'opère en fonction de la qualité du signal insecte, le premier groupe présentant un enregistrement moins bon que le second. En effet, BARF1 ne présente qu'une trentaine de sclérites répartis dans tous les niveaux. BOIF1 a livré peu de sclérites, concentrés dans les niveaux supérieurs, entre 0 et 25 cm de profondeur. BARF2 présente un nombre relativement important de sclérites dans le niveau superficiel (0 – 27,5 cm de profondeur), mais leur quantité chute fortement dès le niveau II (entre 10 et 50 cm). À BURF2, le nombre de sclérites d'insectes est élevé dans le niveau superficiel (entre 0 – 5 cm), puis diminue nettement à partir du niveau II (0 – 30 cm de profondeur). Les fosses du second groupe ont livré davantage de sclérites, dont la répartition est plus homogène. Dans la fosse BURF1, la quantité de sédiments prélevée dans les deux premiers niveaux est relativement faible (inférieure à 1 kg, voir *Annexe, tab. 58*) ; cette contrainte doit être prise en compte dans la lecture du diagramme de répartition. Dans cette fosse, une nette diminution du nombre de sclérites d'insectes est observée à partir de 30 cm de profondeur.

Sur les 1137 sclérites comptabilisés dans les six fosses des vieilles forêts (*fig. 39*), seuls 656 ont pu être identifiés au-delà de l'ordre (*tab. 35, 36, 37 et 38*). Les Coléoptères dominent le corpus, quelques Hyménoptères et Diptères (pupes) ont été retrouvés, principalement dans le niveau d'échantillonnage supérieur (I), sauf dans la fosse 2 de Bois-Neuf où une pupa a été retrouvée dans le niveau II.

Au total, 42 taxons ont été déterminés. BARF2 est la fosse qui a livré le moins de taxons (n=10) tandis que BOIF2 est celle qui en a livré le plus (n=18) (*tab. 35 et 36*).

Le corpus est clairement dominé par deux familles : les Curculionidae (phytophages ; n=342, NMI = 111) et les Carabidae (prédateurs ; n=228, NMI = 132), retrouvées de manière exclusive dans les niveaux les plus profonds (IV à V). En comparaison, les autres familles

identifiées sont représentées par 86 sclérites pour un NMI de 62. L'identification des Curculionidae s'est principalement arrêtée au genre (*Barynotus* sp. ; *Otiorhynchus* sp. ; *Polydrusus* sp.). En effet, en France, certains genres possèdent trop d'espèces similaires pour qu'une identification, réalisée à partir d'un fragment de sclérite, puisse être réalisée au rang de l'espèce avec certitude. Un seul Curculionidae a été identifié à l'espèce : *Strophosoma melanogrammum* Forster, 1771.

Chez les Carabidae, l'identification a pu être réalisée jusqu'au rang de l'espèce dans de nombreux cas. Une espèce de Carabidae domine nettement le corpus issu des vieilles forêts, avec un NMI de 70 individus : *Pterostichus pumilio*. D'autres Carabidae sont présents mais en moins grand nombre : *Abax parallelepipedus* (NMI = 2), *Carabus splendens* (NMI = 1), *Harpalus* sp. (NMI = 8), *Leistus nitidus* (NMI = 3), *Notiophilus biguttatus* Fabricius, 1779 (NMI = 1), *Pterostichus amoenus* (NMI = 18).

Les saproxyliques sont quasiment absents du corpus. Le peu de sclérites identifiés proviennent majoritairement des niveaux superficiels peu profonds (I et II), à l'exception d'un sclérite de *Quedius* sp. qui a été retrouvé dans le niveau III de BURF1. Le groupe des saproxyliques est composé de : *Ampedus* sp., *Hylastes* sp., *Rhyncolus* sp., *Triplax rufipes* Fabricius, 1781 et *Thymalus limbatus* Fabricius, 1787. Ce cortège est accompagné de prédateurs : *Quedius* sp. et *Scydmaenus* sp.

Quatre sclérites d'*Aphodius* sp. (NMI = 3) et onze sclérites d'*Anoplotrupes stercorosus* Hartmann in Scriba, 1791 (NMI = 1) ont été identifiés. Pour finir quatre larves d'Elateridae identifiées grâce à leur segment caudal.

Les insectes de grande taille (supérieure à 18 mm) sont absents du corpus à l'exception de *Carabus splendens* (BARF2) et de *Abax parallelepipedus* (BARF1 et BURF2), retrouvés dans le niveau superficiel de chaque fosse.

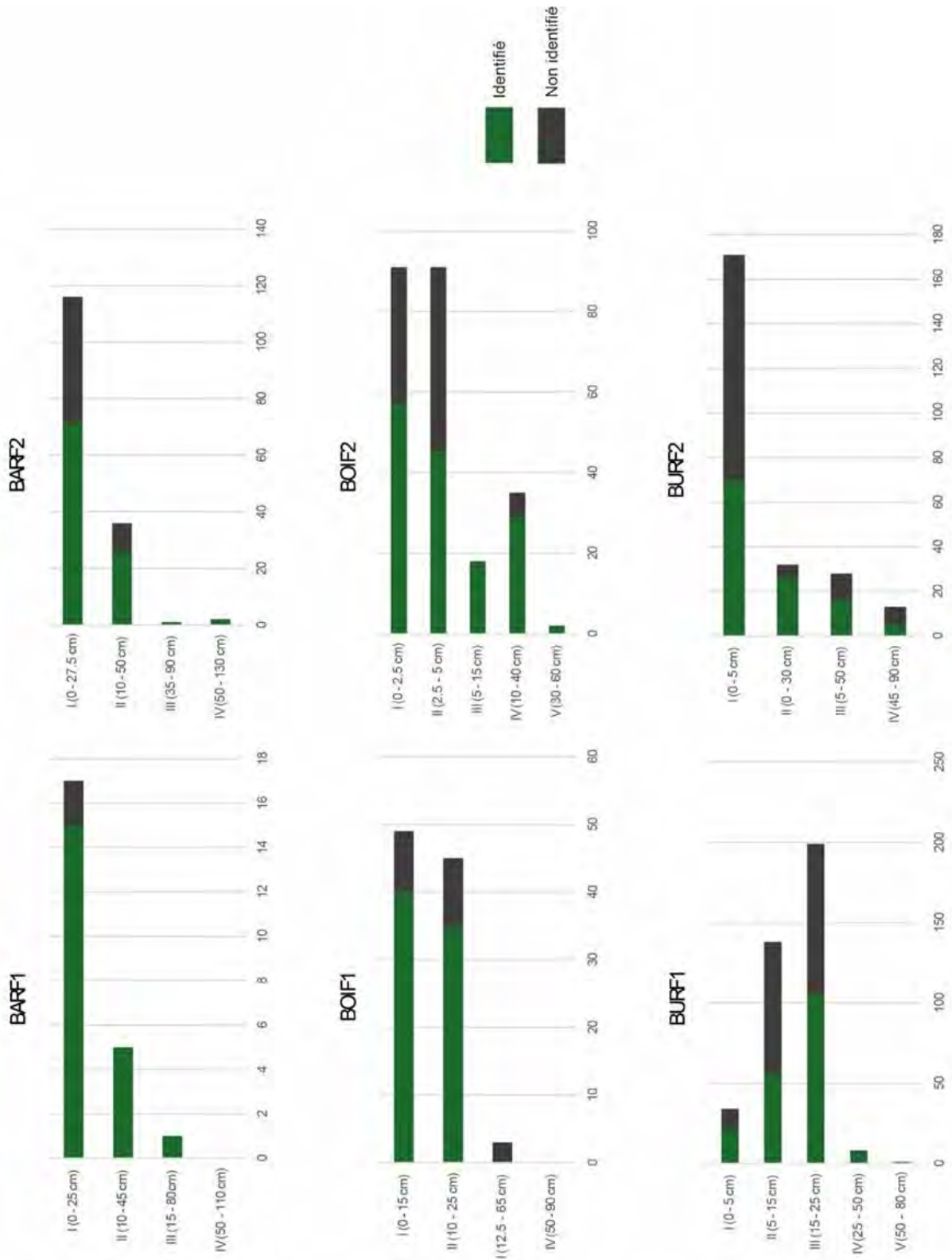


Figure 39 : Nombre de sclérites d'insectes dans les fosses des vieilles forêts (Barrada, Bois-Neuf et Burat), avec distinction entre sclérites déterminés et non déterminés. © Parrilla

Tableau 35 : Liste des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères identifiés dans les fosses de Barrada (BARF1 et BARF2), avec A = nombre de sclérites, B = NMI

	BARF1								BARF2									
	I		II		III		IV		I		II		III		IV			
	A	B	A	B	A	B	A	A	B	A	B	A	B	A	B			
COLEOPTERA																		
ADEPHAGA																		
Carabidae																		
Carabidae indéter.	2																	
<i>Carabus splendens</i>							1		1									
<i>Abax parallelepipedus</i>	1	1																
<i>Pterostichus amoenus</i>							1		1									
<i>Pterostichus pumilio</i>	2	2	3	2			5		1	2	1							
POLYPHAGA																		
Staphylinidae																		
<i>Ocypus olens</i>			1	1														
Elateridae																		
<i>Ampedus</i> sp.	1	1																
<i>Athous</i> sp.							2		2	2	2							
Trogossitidae																		
<i>Thymalus limbatus</i>							1		1									
Cerambycidae																		
Cerambycidae indéter.	1	1																
Curculionidae																		
Curculionidae indéter.	3	1			1		26		2	4	1	1	2		1			
<i>Barynotus</i> sp.							7		4	2	2							
<i>Otiorhynchus</i> sp.	1	1	1	1			18		3	16	3							
<i>Polydrusus</i> sp.							1		1									
DIPTERA																		
Diptera indéter.	1	1																
HYMENOPTERA																		
Apocrita indéter.							1		1									
Formicidae																		
Formicidae indéter.	1	1																
<i>Formica rufa</i>	2	2																
Total	15	11	5	4	1	0	-	70	24	26	9	1	0	2	1			

Tableau 36 : Liste des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères identifiés dans les fosses de Bois-Neuf (BOIF1 et BOIF2), avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	BOIF1								BOIF2									
	I		II		III	IV	I		II		III		IV		V			
	A	B	A	B	A	A	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B		
COLEOPTERA																		
ADEPHAGA																		
Carabidae																		
Carabidae indéter.							1				1							
<i>Notiophilus biguttatus</i>							2		1									
<i>Pterostichus amoenus</i>	1	1																
<i>Pterostichus pumilio</i>	10	5	5	3			19		10	5	3	19		8	2	1		
<i>Pterostichus</i> sp.							3		2									
POLYPHAGA																		
Staphylinidae																		
Staphylinidae indéter.	1																	
Geotrupidae																		
<i>A. stercorosus</i>							11		1									
Aphodiidae																		
<i>Aphodius</i> sp.							1		1	1	1	1	2	1				
Scarabaeidae																		
Scarabaeidae indéter.	1	1	1	1			3		1	3	1							
Elateridae																		
Elateridae indéter.			1	1														
<i>Athous</i> sp.	1	1	1	1														
Erotylidae																		

	BOIF1								BOIF2							
	I		II		III	IV	I		II		III		IV		V	
	A	B	A	B	A	A	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
<i>Triplax rufipes</i>									4	2						
Latridiidae																
Latridiidae indéter.											1	1				
Tenebrionidae																
Tenebrionidae indéter.			1	1												
Chrysomelidae																
Alticinae indéter.									2	1						
Curculionidae																
Curculionidae indéter.	5	1	6	1			6	1	2		2	2	2	1	1	
<i>Rhyncolus</i> sp.	7	7	2	2												
<i>S. melanogrammum</i>							5	4	2	1						
<i>Barynotus</i> sp.	3	2	1	1					2	1	1	1				
<i>Otiorhynchus</i> sp.	8	2	17	3			5	2	15	6	13	6	4	1	1	1
<i>Hylastes</i> sp.									7	7						
DIPTERA																
Diptera indéter.	2	2					2	2	1	1						
HYMENOPTERA																
Formicidae																
Formicinae indéter.	1	1					1	1								
Total	40	23	35	14	0	0	56	24	47	26	18	11	29	12	4	2

Tableau 37 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse BURF1, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	BURF1									
	I		II		III		IV		V	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
COLEOPTERA										
ADEPHAGA										
Carabidae										
Carabidae indéter.	1		4		7					
<i>Leistus nitidus</i>					3	1				
<i>Bembidion</i> sp.					2	1				
<i>Harpalus</i> sp.					11	7			1	1
<i>Pterostichus amoenus</i>	4	2	2	1	24	13				
<i>Pterostichus pumilio</i>	5	2	9	7	16	10	4	1		
<i>Pterostichus</i> sp.	2	1	6	5	14	14	3	3		
POLYPHAGA										
Staphylinidae										
<i>Heterothops</i> sp.			1	1	1	1				
<i>Quedius</i> sp.					2	2				
Scarabaeidae										
Scarabaeidae indéter.			1							
Apionidae										
Apionini indéter.					1	1				
Curculionidae										
Curculionidae indéter.	2	1	19		12	2				
<i>Barynotus</i> sp.			2	1	1	1				
<i>Otiorhynchus</i> sp.	7	3	12	3	10	3				
HYMENOPTERA										
Formicidae										
Formicidae indéter.					1	1				
Total	21	9	56	18	105	57	7	4	1	1

Tableau 38 : Liste des Coléoptères et Diptères identifiés dans la fosse BURF2, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	BURF2							
	I		II		III		IV	
	A	B	A	B	A	B	A	B
COLEOPTERA								
ADEPHAGA								
Carabidae								
Carabidae indéter.					4			
<i>Leistus nitidus</i>	2	2						
<i>Abax parallelepipedus</i>	1	1						
<i>Pterostichus amoenus</i>					1	1		
<i>Pterostichus pumilio</i>	15	12	1	1	1	1		
POLYPHAGA								
Staphylinidae								
Staphylinidae indéter.	1	1						
<i>Dasycerus sulactus</i>	1	1						
<i>Scydmaneus</i> sp.	2	2						
Chrysomelidae								
Chrysomelidae indéter.					2	1		
Aphodiidae								
<i>Aphodius</i> sp.	1	1						
Elateridae								
Elateridae indéter.	1	1						
Apionidae								
Apionidae indéter.	4	1						
Curculionidae								
Curculionidae indéter.	1		4		3	1		
<i>Barynotus</i> sp.	1	1						
<i>Otiorhynchus</i> sp.	23	4	19	8	5	4	5	2
<i>Polydrusus</i> sp.	16	4						
DIPTERA								
Diptera indéter.			3	2				
Total	69	31	27	11	16	8	5	2

3.2.3. Les forêts anciennes

Deux types d'enregistrement sont à distinguer dans les forêts anciennes des Pyrénées (fig. 40). À BERF2 et BERF3, les sclérites d'insectes sont concentrés dans le niveau de surface, respectivement entre 0 et 15 cm de profondeur pour BERF2 et 0 et 10 cm pour BERF3. Deux autres niveaux ont donné un sclérite chacun : le niveau II de BERF2 et le niveau V de BERF3. À Lacore, les sclérites d'insectes sont également concentrés dans le niveau superficiel (0 – 5 cm pour LACF1 et 0 – 18 cm pour LACF2). À LACF1, on retrouve un signal plus faible jusqu'au niveau III (20 – 40 cm) avec un sclérite d'insecte au niveau V (70 – 100 cm), tandis qu'à LACF2 le signal s'arrête au niveau II (18 – 45 cm).

Dans les fosses des forêts anciennes italiennes (fig. 40), le signal insecte, faible, est limité aux niveaux superficiels, à savoir entre 0 et 30 cm pour GERF1 et MAGF1 et entre 0 et 10 cm pour MONF1. Un sclérite isolé a toutefois été retrouvé dans le niveau III de MAGF1, entre 50 et 80 cm de profondeur.

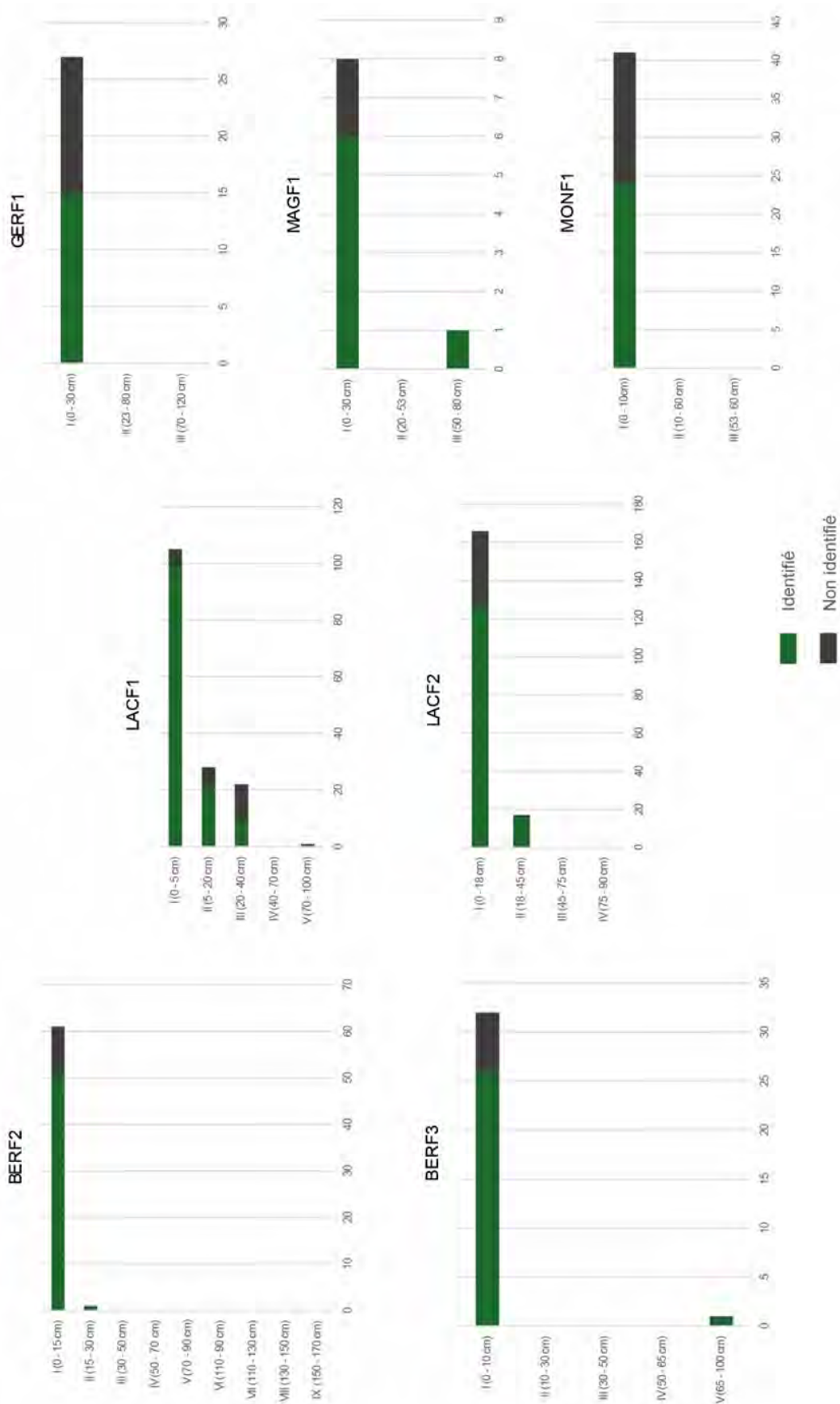


Figure 40 : Nombre de sclérites d'insectes dans les fosses des forêts anciennes (Bernadouze, Lacore, Gerbonte, Maggiorasca et Montieri), avec distinction des sclérites déterminés et non déterminés. © Parrilla

Les sept registres de sol des forêts anciennes italiennes et françaises ont livré 511 sclérites d'insectes (*fig. 40*). Au total, 398 sclérites ont pu être identifiés au-delà de l'ordre (*tab. 39, 40, 41, 42 et 43*). La proportion de sclérites identifiés est plus importante que celle du corpus des vieilles forêts en raison d'un taux de fragmentation moins important. La répartition des sclérites dans ces sept fosses est très inégale. Les trois fosses italiennes ont livré seulement 77 sclérites, dont 46 ont pu être identifiés. Les quatre fosses françaises ont livré 434 sclérites dont 352 ont pu être identifiés. Les Coléoptères dominent le corpus avec 385 sclérites (NMI = 232). Seulement 7 sclérites d'Hyménoptères (NMI = 6) ont été retrouvés et 6 pupes de Diptères (NMI = 3).

Au total, 54 taxons ont été identifiés dans ce corpus : 13 taxons en Italie contre 45 en France. GERF1 est la fosse du corpus ayant livré le moins de taxons (n=2), tandis que LACF2 est celle qui a livré le plus de taxons (n=27). Le corpus est largement dominé par la famille des Curculionidae avec 289 sclérites (NMI = 153), contre 59 sclérites (NMI = 50) pour les Carabidae et 50 sclérites répartis dans les autres familles (NMI = 38).

Deux individus complets retrouvés en Italie ont permis une identification à l'espèce pour deux taxons de la famille des Curculionidae : *Acalles fallax* Boheman, 1844 et *Aparopion chevrolati* Jacquelin du Val, 1855. *Acalles fallax* a été retrouvé en grand nombre à MONF1 (NMI = 6), tandis que *Aparopion chevrolati* ne compte que deux individus dans cette même fosse.

Quatre autres Curculionidae ont été identifiés à l'espèce : *Phyllobius* cf. *oblongus* Linnaeus, 1758 ; *Phyllobius* cf. *pomaceus* ; *Polydrusus* cf. *cervinus* Linnaeus, 1758 et *Polydrusus* cf. *manteroi* A. Solari & F. Solari, 1904. D'autres Curculionidae ont été identifiés dans ce corpus, uniquement au rang du genre : *Acalyptus* sp. ; *Barynotus* sp. ; *Brachytemnus* sp. ; *Dichotrachelus* sp. ; *Otiorhynchus* sp. ; *Sciaphilus* sp. ; *Tanymecus* sp.

La majorité du corpus des Carabidae a été identifiée à l'espèce : *Carabus convexus* (NMI = 1), *Poecilus versicolor* (NMI = 1), *Pterostichus niger* Schaller, 1783 (NMI = 1), *Pterostichus pumilio* (NMI = 22), *Pterostichus vernalis* (NMI = 1) et *Pterostichus unctulatus* Duftschmid, 1812 (NMI = 1). Trois individus du genre *Harpalus* ont été identifiés et proviennent tous des niveaux superficiels, ainsi qu'un sclérite d'*Ophonus* (Dejean, 1821) sp.

Plusieurs autres familles minoritaires ont été identifiées dans ce corpus : les Apionidae (NMI = 6) ; les Chrysomelidae (NMI = 3) ; les Geotrupidae (NMI = 4) ; les Histeridae (NMI = 2) ; les Ptinidae (NMI = 1) ; les Aphodiidae (NMI = 2) ; les Staphylinidae (NMI = 8) ; les Tenebrionidae (NMI = 3).

Les Hyménoptères ont été identifiés majoritairement au genre, *Formica lugubris* Zetterstedt, 1838, est le seul taxon identifié au rang de l'espèce pour cet ordre.

Les insectes de grande taille (supérieure à 18 mm) sont absents du corpus à l'exception de *Carabus convexus* et *Pterostichus niger* retrouvés dans le niveau superficiel de LACF1 et BERF2. Ces deux insectes sont représentés par deux pronotums très fragmentaires.

Tableau 39 : Liste des Coléoptères et Diptères Hyménoptères identifiés dans les fosses de Bernadouze (BERF2 et BERF3), avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	BERF2										BERF3							
	I		II		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	I	II	III	IV	V		
	A	B	A	B	A	A	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A	B	
COLEOPTERA																		
ADEPHAGA																		
Carabidae																		
Carabidae indéter.												1						
<i>Carabus</i> sp.																1	1	
<i>Harpalus</i> sp.	1	1										1	1					
<i>Ophonus</i> sp.												1	1					
<i>Poecilus</i> sp.	1	1																
<i>Pterostichus niger</i>	1	1										2	1					
<i>Pterostichus pumilio</i>	17	9																
<i>Pterostichus vernalis</i>	1	1																
<i>Pterostichus</i> sp.	6	6										1	1					
POLYPHAGA																		
Staphylinidae																		
Staphylinidae indéter.	1	1										1	1					
<i>Atrecus</i> sp.												2	1					
Geotrupidae																		
<i>Geotrupes</i> sp.	1	1																
Aphodiidae																		
<i>Aphodius</i> sp.	1	1																
Apionidae																		
Apionini indéter.	2	1										1	1					
Curculionidae																		
<i>Acalyptus</i> sp.	2	2																
<i>Brachytemnus</i> sp.	5	3																
<i>Otiorhynchus</i> sp.	5	2	1	1								3	1					
<i>Phyllobius</i> sp.												2	1					
<i>Sciaphilus</i> sp.	1	1										9	3					
<i>Acalles</i> sp.	4	2																
DIPTERA																		
Diptera indéter.	2	1										1	1					
HYMENOPTERA																		
Formicidae																		
<i>Myrmica</i> sp.												1	1					
Total	51	34	1	1	-	-	-	-	-	-	-	26	14	-	-	-	1	1

Tableau 40 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans les fosses de Lacore (LACF1 et LACF2), avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	LACF1										LACF2					
	I		II		III		IV		V		I		II		III	IV
	A	B	A	B	A	B	A	A	B	A	B	A	B	A	A	
COLEOPTERA																
ADEPHAGA																
Carabidae																
Carabidae indéter.	9				1	1										
<i>Carabus convexus</i>										1	1					
Harpalinae indéter.												1	1			
<i>Harpalus</i> sp.												1	1			
<i>Pterostichus pumilio</i>	5	4										2	2			
POLYPHAGA																
Histeridae																
Histeridae indéter.	1	1														
Staphylinidae																
<i>Paederus</i> sp.										1	1					
<i>Nudobius lentus</i>										1	1					
<i>Xantholinus linearis</i>										1	1					
Geotrupidae																
<i>Geotrupes</i> sp.	1	1	4	1						1	1					
Elateridae																
<i>Athous</i> sp.										3	3					
Ptinidae																
<i>Gibbium</i> sp.										1	1					
Tenebrionidae																
Tenebrionidae indéter.										1	1	4	1			
Chrysomelidae																
Alticinae indéter.										1	1					
<i>Psylliodes</i> sp.										1	1					
Apionidae																
Apionini indéter.										1	1	1	1			
Curculionidae																
Curculionidae indéter.	2															
Entiminae indéter.										13	5	1	1			
<i>Dichotrachelus</i> sp.	4	4														
<i>Barynotus</i> sp.	10	8	5	3						18	12					
<i>Otiorhynchus</i> sp.	38	18	10	5	8	6		1	1	33	16	3	2			
<i>Phyllobius</i> cf. <i>oblongus</i>	8	5	1	1						1	1					
<i>Phyllobius</i> cf. <i>pomaceus</i>	4	1														
<i>Phyllobius</i> sp.	1	1								6	2	2	1			
<i>Sciaphilus</i> sp.	1	1								4	1					
<i>Polydrusus</i> cf. <i>cervinus</i>	4	2														
<i>Polydrusus</i> cf. <i>manteroi</i>										8	3					
<i>Polydrusus</i> sp.	1	1														
<i>Tanymecus</i> sp.										2	1					
<i>Acalles</i> sp.	7	6	1	1						26	10					
HYMENOPTERA																
Formicidae																
Formicidae indéter.	2	1								1	1					
<i>Formica lugubris</i>												1	1			
<i>Myrmica</i> sp.										1	1					
Total	99	55	21	11	9	7	-	1	1	127	66	16	11	-	-	-

Tableau 41 : Liste des Coléoptères identifiés dans la fosse GERF1, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	GERF1			
	I		III	
	A	B	A	A
COLEOPTERA				
POLYPHAGA				
Curculionidae				
		<i>Otiorhynchus</i> sp.	12	2
		<i>Phyllobius</i> sp.	3	2
Total			15	4
				-
				-

Tableau 42 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse MAGF1, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	MAGF1				
	I		II	III	
	A	B	A	A	B
COLEOPTERA					
ADEPHAGA					
Carabidae					
Carabidae indéter.	1				
<i>Poecilus versicolor</i>	1	1			
<i>Pterostichus unctulatus</i>	1	1			
POLYPHAGA					
Curculionidae					
<i>Otiorhynchus</i> sp.	2	1			
<i>Phyllobius</i> sp.	1	1			
HYMENOPTERA					
Formicidae					
<i>Lasius (Cautolasius)</i> sp.				1	1
Total	6	4	-	1	1

Tableau 43 : Liste des Coléoptères et Diptères identifiés dans la fosse MONF1, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	MONF1			
	I		II	III
	A	B	A	A
COLEOPTERA				
ADEPHAGA				
Carabidae				
	Carabidae indéter.	1		
POLYPHAGA				
Histeridae				
	Histeridae indéter.	1	1	
Staphylinidae				
	Pselaphinae indéter.	1	1	
	<i>Bisnius</i> sp.	1	1	
Apionidae				
	Apionini indéter.	1	1	
Curculionidae				
	<i>Otiorhynchus</i> sp.	2	1	
	<i>Phyllobius</i> sp.	1	1	
	<i>Acalles fallax</i>	2	2	
	<i>Acalles cf. fallax</i>	9	4	
	<i>Aparopion chevrolati</i>	2	2	
DIPTERA				
	Diptera indéter.	3	1	
Total		24	15	

3.2.4. Les prairies d'altitudes

L'enregistrement est relativement uniforme dans les fosses des prairies d'altitude (BERF1, MALF1 et PIAF1), à l'exception de ARGF3 où les sclérites d'insectes sont plus nombreux, jusqu'à une vingtaine pour le niveau profond (*fig. 41*). Cet enregistrement ne dépasse pas les 35 cm de profondeur à BERF1. À MALF1 et PIAF1, le signal insecte est continu, mais il devient extrêmement faible en profondeur. Dans la fosse ARGF3, le signal insecte est détecté tout au long de la séquence, mais diminue également de façon drastique à partir de 20 cm de profondeur. Le nombre d'insectes retrouvés à ARGF3 dépasse très largement celui des trois autres fosses.

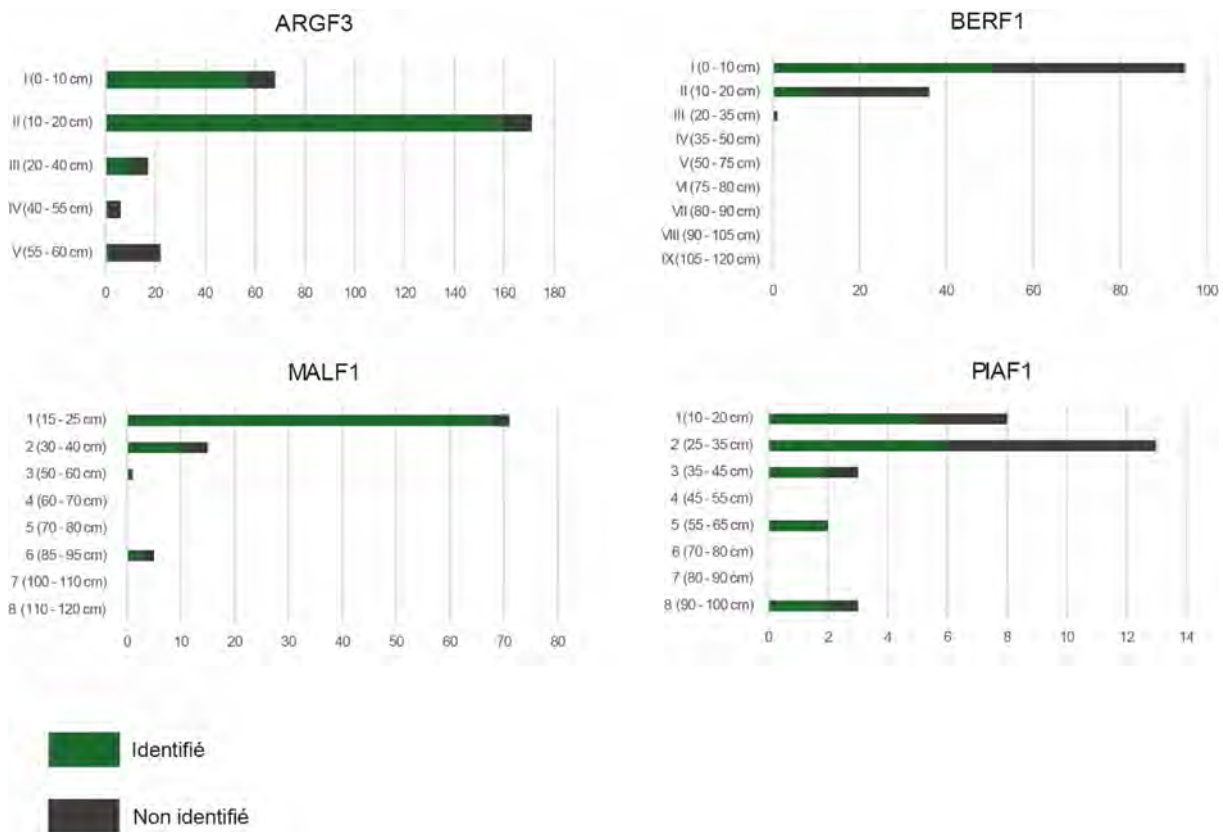


Figure 41 : Nombre de sclérites d'insectes dans les fosses des prairies d'altitudes (Argentières, Bernadouze, Malniu et Pian Rosso), avec distinction des sclérites déterminés et non déterminés. © Parrilla

Les sites de Malniu et Pian Rosso présentent un signal insecte très faible et inutilisable. Dans ces deux fosses, 114 sclérites ont été collectés, dont 85 rien que pour MALF1. Ce signal est amplifié par une surreprésentation de pattes de Curculionidae, qui représentent presque la moitié du corpus de MALF1. Le signal insecte est biaisé avec l'absence de Curculionidae pour PIAF1 (*tab. 47*) et l'absence de Carabidae pour MALF1 (*tab. 46*). Deux taxons ont été

identifiés à l'espèce pour PIAF1 : *Megalonotus* cf. *chiragra* Fabricius, 1794 (Rhyparochromidae) et *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861 (Formicidae). À Malniu, deux genres de Curculionidae ont été identifiés : *Barynotus* et *Otiorhynchus*. Le reste des identifications est majoritairement resté au rang de la famille (tab. 46).

Dans la prairie de Bernadouze (BERF1), 132 sclérites ont été retrouvés, dont 62 identifiables au-delà de l'ordre (tab. 45). Cette fosse présente une grande diversité de taxons (n=20). Le corpus est dominé par les Coléoptères, avec la famille des Carabidae (NMI = 5) et des Scarabaeidae (NMI = 4) (tab. 45). Parmi les Carabidae, seul un taxon a pu être identifié à l'espèce : *Poecilus versicolor* (NMI = 2). Deux genres ont été identifiés : *Poecilus* et *Pterostichus*. Les coprophages ont tous été identifiés à l'ordre : *Agrilinus* sp. (NMI = 3), *Aphodius* sp. (NMI = 1) pour la famille des Aphodiidae et *Onthophagus* sp (NMI = 1) pour la famille des Scarabaeidae. Ces sclérites sont en association avec un sclérite de *Trypocopris vernalis* (Geotrupidae). Deux Curculionidae ont été identifiés au genre : *Acalles* sp. (NMI = 2) et *Otiorhynchus* sp. (NMI = 1). Un membre de la tribu des Cetoniini a été identifié (NMI = 1), ainsi qu'un sclérite de *Nudobius lentus* Gravenhorst, 1806 (Staphylinidae). Enfin, les fourmis sont assez bien représentées avec la présence de quatre taxons. Deux taxons sont identifiés au genre : *Lasius* sp. et *Myrmica* sp. Deux autres taxons sont identifiés à l'espèce : *Myrmica* cf. *sulcinodis* Nylander, 1846 (NMI = 1) et *Camponotus lateralis* Olivier, 1792 (NMI = 1).

Sur le site des Argentières, la fosse ARGF3 a livré 283 sclérites dont 212 ont pu être identifiés au-delà de l'ordre (tab. 44). Une certaine diversité de taxons a pu être identifiée (n=21). Le corpus est dominé par les Coléoptères. Trois groupes sont dominants dans ce corpus : les coprophages/saprophages (NMI = 24), les Curculionidae (NMI = 22) et les Carabidae (NMI = 10) dans une moindre mesure. Le rapport de dominance évolue entre les niveaux I et II. Les Curculionidae dominent en nombre le premier niveau. Le second niveau révèle une codominance entre les Carabidae et les coprophages/saprophages.

Deux taxons ont été identifiés au genre pour les Aphodiidae : *Agrilinus* sp. (NMI = 2) et *Aphodius* sp. (NMI = 24). Pour les Curculionidae, deux taxons ont été identifiés au genre : *Barynotus* sp. (NMI = 6) et *Otiorhynchus* sp. (NMI = 13), et un autre à l'espèce : *Strophosoma melanogrammum* (NMI = 4). Quatre taxons ont pu être identifiés à l'espèce pour les Carabidae : *Abax parallelepipedus* (NMI = 2), *Calathus* cf. *luctuosus* (NMI = 1), *Harpalus* cf. *latus* Linnaeus, 1758 (NMI = 5) et *Pterostichus cristatus* (NMI = 1). Enfin, un taxon a été identifié au genre : *Pterostichus* sp.

Ce corpus est complété pour le niveau I, d'un Cerambycidae indéterminé et d'un Geotrupidae indéterminé. Pour le niveau II, il est complété par un membre du genre *Athous*, un *Silpha* cf. *obscura* Linnaeus, 1758 et un sclérite de Tenebrionidae indéterminé.

Tableau 44 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse ARGF3, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	ARGF3									
	I		II		III		IV		V	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
COLEOPTERA										
ADEPHAGA										
Caraboidea indéter.	2		57		1				1	1
<i>Abax parallelepipedus</i>	1	1	2	1						
<i>Harpalus cf. latus</i>			10	5						
<i>Pterostichus cristatus</i>			2	1						
<i>Pterostichus sp.</i>			1	1						
<i>Calathus cf. luctuosus</i>			1	1						
POLYPHAGA										
Silphidae										
<i>Silpha cf. obscura</i>			2	1						
Staphylinidae										
Staphylinidae indéter.	1		2							
Geotrupidae										
Geotrupidae indéter.	1									
Aphodiidae										
<i>Agrilinus sp.</i>			3	2						
<i>Aphodius sp.</i>	9	4	47	17	2	2	1	1		
Elateridae										
<i>Athous sp.</i>			1	1						
Elateridae indéter.	1	1	1	1						
Tenebrionidae										
Tenebrionidae indéter.			1	1						
Cerambycidae										
Cerambycidae indéter.	1									
Curculionidae										
Curculionidae indéter.	5		3							
<i>Strophosoma melanogrammum</i>	1	1	8	3						
<i>Barynotus sp.</i>	7	5	1	1	3	1				
<i>Otiorhynchus sp.</i>	26	11	1	1	3	1				
HYMENOPTERA										
Formicidae										
<i>Formica sp.</i>	3	3								
Total	58	26	143	37	9	4	1	1	1	1

Tableau 45 : Liste des Coléoptères, Diptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse BERF1, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	BERF1											
	I		II		III	IV		V	VI	VII	VIII	IX
	A	B	A	B	A	A	B	A	A	A	A	A
COLEOPTERA												
ADEPHAGA												
Carabidae												
Carabidea indéter.	15		9	1		1						
<i>Poecilus versicolor</i>	2	2										
<i>Poecilus sp.</i>	1	1										
<i>Pterostichus sp.</i>	2	2										
POLYPHAGA												
Staphylinidae												
Staphylinidae indéter.	1	1	1	1								
<i>Nudobius lentus</i>	1	1										
Geotrupidae												
<i>Trypocopris vernalis</i>	1	1										
Aphodiidae												
<i>Agrilinus sp.</i>	5	3										
<i>Aphodius sp.</i>	2	1										
Scarabaeidae												
Scarabaeidae indéter.	2											
<i>Onthophagus sp.</i>	1	1										
Cetoniini indéter.	5	1										

	BERF1											
	I		II		III	IV		V	VI	VII	VIII	IX
	A	B	A	B	A	A	B	A	A	A	A	A
Curculionidae												
Curculionidae indéter.	1											
<i>Otiorhynchus</i> sp.	2	1										
<i>Acalles</i> sp.	2	2										
DIPTERA												
Diptera indéter.	5	5										
HYMENOPTERA												
Formicidae												
<i>Camponotus lateralis</i>						1	1					
<i>Lasius</i> sp.	1	1										
<i>Myrmica</i> cf. <i>sulcinodis</i>	1	1										
<i>Myrmica</i> sp.	1	1										
Total	51	25	10	2	0	2	1	0	0	0	0	0

Tableau 46 : Liste des Coléoptères et Diptères identifiés dans la fosse MALF1, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	MALF1											
	I		II		III	IV		V	VI	VII		VIII
	A	B	A	B	A	B	A	A	A	B	A	A
COLEOPTERA												
POLYPHAGA												
Chrysomelidae												
Chrysomelidae indéter.	1	1										
Cerambycidae												
Cerambycidae indéter.					1	1						
Apionidae												
Apionidae indéter.									1	1		
Curculionidae												
Curculionidae indéter.	42		4	2					1			
<i>Barynotus</i> sp.	1	1	3	2								
<i>Otiorhynchus</i> sp.	22	8	3	1					1	1		
DIPTERA												
Diptera indéter.	1	1										
Total	67	11	10	5	1	1	0	0	3	2	0	0

Tableau 47 : Liste des Coléoptères et Hyménoptères identifiés dans la fosse PIAF1, avec A = nombre de sclérite, B = NMI

	PIAF1												
	I		II		III		IV	V	VI	VII	VIII		
	A	B	A	B	A	B	A	A	B	A	A	B	
COLEOPTERA													
ADEPHAGA													
Carabidae													
Carabidae indéter.	4	2	2	1	2	1							
POLYPHAGA													
Chrysomelidae													
Chrysomelidae indéter.			1	1									
DIPTERA													
Phoridae													
Phoridae indéter.								2	2				
HEMIPTERA													
Rhyparochromidae													
<i>Megalonotus</i> cf. <i>chiragra</i>	1	1											
HYMENOPTERA													
Apocrita indéter.													
Apocrita indéter.			3	1									
Formicidae													
Formicidae indéter.											1	1	
<i>Myrmica sabuleti</i>											1	1	
Total	5	3	6	3	2	1	0	2	2	0	0	2	2

3.3. Éléments de chronologie : l'indice de dégradation *post-mortem* et la datation radiocarbone

3.3.1. L'indice de dégradation *post-mortem*

L'application de la grille d'ancienneté aux sclérites d'insectes, en incluant les sclérites d'insectes non déterminés, a montré des résultats différents entre chaque modalité, mais aussi au sein de ces dernières.

3.3.1.1. Résultats pour le site archéologique des Argentières

L'état de fragmentation des sclérites dans la fosse ARGF1 est homogène à travers les différentes unités stratigraphiques, avec au moins la moitié des individus conservés intacts (*fig. 42* et *Annexe, tab. 60*). Les sclérites d'insectes retrouvés sont majoritairement brillants et bien conservés (*fig. 43*), y compris dans les US dont les charbons sont datés de l'âge du Fer et de l'époque romaine. Seul un petit nombre d'entre eux est classé en stade 2 de dégradation. Il s'agit majoritairement de têtes de fourmis où l'on peut noter l'absence des yeux. Des connexions anatomiques ont été retrouvées jusque dans l'US 4 (profondeur entre 80 et 135 cm) datée de 151 cal BC - 55 cal AD, avec deux têtes d'*Otiorhynchus* sp., qui ont conservé les premiers articles de leurs antennes. On retrouve aussi dans cette même US une connexion anatomique tibia/fémur de Curculionidae et des têtes en S1 ayant conservé leurs yeux composés. Dans l'US 3 (profondeur entre 50 et 80 cm), datée de 366 - 192 cal BC, un sclérite de la famille des Scarabaeidae présente une perte d'épaisseur.

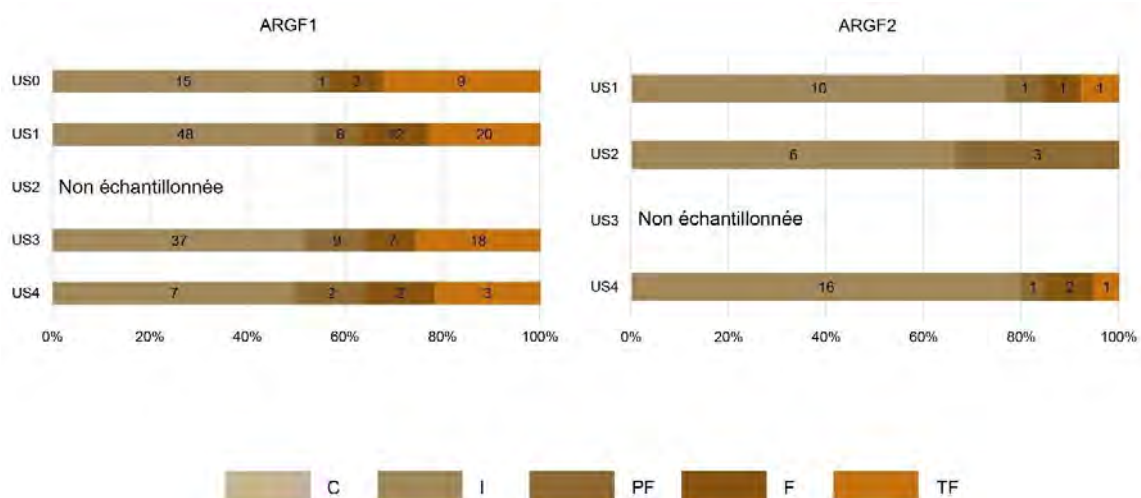


Figure 42 : Répartition des degrés de fragmentation des sclérites identifiés dans les fosses archéologiques, avec C = corps complet, I = intact, PF = peu fragmentaire, F = fragmentaire et TF = très fragmentaire. © Parrilla

La fosse ARGF2 présente un profil différent. Les connexions anatomiques se retrouvent jusque dans l'US 4 (profondeur entre 70 et 90 cm) avec deux connexions fémur/tibia de Curculionidae. De manière générale, les sclérites d'insectes contenus dans la fosse sont peu fragmentés, plus de 60 % des sclérites sont intacts (*fig. 42* et *Annexe, tab. 60*). Les sclérites sont de petite taille, brillants, et bien conservés (*fig. 43*).

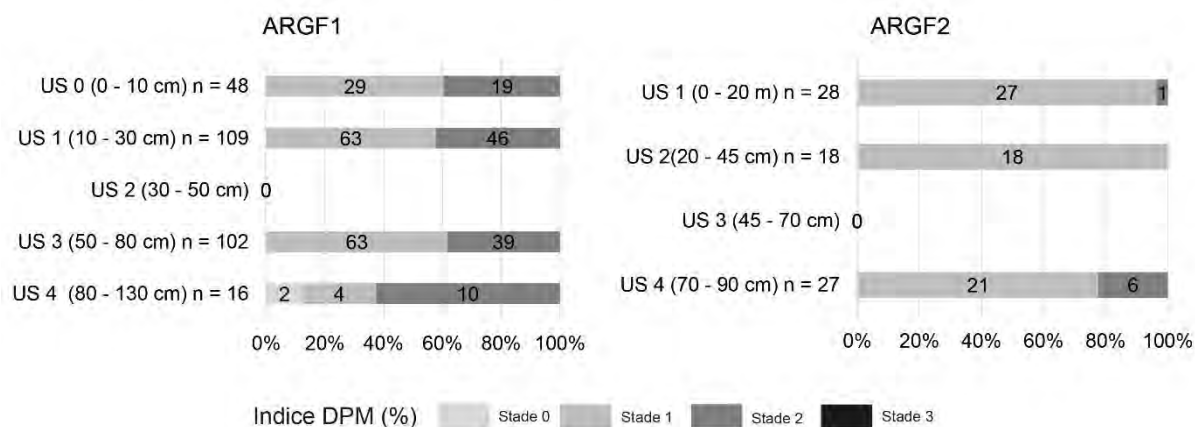


Figure 43 : Résultats de l'application de la grille de dégradation *post-mortem* sur le site archéologique des Argentières (secteur minier), exprimés sur des barres relatives, les sclérites identifiables et non-identifiables ne sont pas différenciés. Valeurs réelles affichées. © Parrilla

3.3.1.2. Résultats pour les vieilles forêts

Les données obtenues dans les vieilles forêts sont réparties dans deux groupes distincts : un premier groupe (1) dominé par les sclérites de stade 1 jusque dans les niveaux les plus profonds (BARF1, BARF2 et BOIF1), et un second groupe (2) dominé par le stade 1 dans les niveaux d'échantillonnage superficiels, puis par les stades 2 et 3 dans les autres niveaux (*fig. 44*).

Groupe 1 :

À BARF1, les sclérites sont bien conservés (*fig. 44* et *Annexe, tab. 60*), intacts pour la plupart (*fig. 45*) et brillants. Un *Pterostichus pumilio*, conservé dans son entièreté, a été retrouvé dans le niveau I (profondeur entre 0 et 25 cm). Ce dernier a probablement été collecté vivant pendant l'échantillonnage.

Dans la fosse de BARF2, les insectes présentent une fragmentation relativement faible (*Annexe, tab. 60*). Dans le niveau I, les sclérites sont majoritairement intacts, bien que l'on observe également la présence de sclérites fragmentaires et très fragmentaires, ces derniers étant légèrement plus nombreux que les fragmentaires (*fig. 45*). Dans le second niveau, cette tendance se maintient : la majorité des sclérites sont intacts. Sur le plan de la dégradation, l'état de conservation est globalement très bon. Deux larves d'*Athous* sp. ont été retrouvées (stade 0) dans le niveau supérieur (entre 0 et 27,5 cm de profondeur), ainsi que deux autres dans le second niveau (entre 10 et 50 cm de profondeur). Ces larves conservées dans leur intégralité avec leurs soies sont considérées comme des stades 0. Dans le niveau I, les sclérites d'insectes sont brillants et huit connexions anatomiques ont été dénombrées (sept connexions entre le tibia et le fémur, et une connexion tête/premier article des antennes cette dernière est comptabilisée comme un stade 0). Un seul élément du niveau I est très fragmentaire : le pronotum de *Carabus splendens*. Dans le second niveau, les sclérites sont toujours brillants. Trois connexions anatomiques fémur/tibia ont été comptabilisées (stade 1), ainsi qu'une connexion tête/antennes (plusieurs articles) comptée comme un stade 0. Les trois derniers restes, contenus dans les deux derniers niveaux et classés en S1, sont sûrement liés à des mouvements de percolation.

Dans la fosse BOIF1, au niveau I, 45 % des sclérites sont complets ou intacts, contre 55 % de sclérites fragmentés (la moitié étant très fragmentaire) (*Annexe, tab. 60*). Les sclérites du niveau II présentent un état de fragmentation plus important, avec plus de 60 % du corpus fragmentés, pour lequel les deux tiers au moins sont très fragmentaires (*fig. 45*). À BOIF1 niveau I (profondeur entre 0 et 15 cm), les sclérites sont brillants, et plusieurs connexions anatomiques ont été retrouvées à divers stades de DPM :

- Un individu complet (*Pterostichus pumilio*), probablement collecté vivant pendant le prélèvement ;
- Un abdomen, les deux élytres et le thorax d'un Staphylinidae associés à ces pattes (fémur/tibia), comptabilisés en stade 0 ;
- Enfin, une connexion fémur/tibia comptabilisée en stade 1.

Deux sclérites présentant des altérations très visibles ont été retrouvés dans ce niveau : un en stade 2 (pupe de Diptère) et un en stade 3 (pronotum de *Pterostichus pumilio*). Dans le niveau II (profondeur entre 10 et 25 cm), des sclérites en parfait état de conservation (stade 1) sont associés à des sclérites de *Pterostichus pumilio* en stade 3 de dégradation. Les sclérites du niveau III (profondeur entre 12,5 et 65 cm) sont extrêmement fragmentaires (non identifiés, ils sont absents de la figure de fragmentation).

Groupe 2 :

Dans la fosse de BOIF2, un changement net dans la fragmentation des sclérites est observable dès le niveau II (*fig. 45* et *Annexe, tab. 60*). Le niveau I se caractérise par une bonne conservation avec 65 % des sclérites complets ou majoritairement intacts, contre 35 % des sclérites fragmentés. Au niveau II, la situation s'inverse partiellement : seuls 40 % des sclérites sont intacts, tandis que 60 % sont fragmentés. Cette tendance se renforce au niveau III, où les sclérites très fragmentaires deviennent la catégorie la plus représentée, traduisant une dégradation mécanique plus marquée des insectes. Toutefois, une anomalie est observée au niveau V, où la part des sclérites intacts augmente à nouveau, et où elle redevient majoritaire au sein du corpus. Dans le niveau I (entre 0 et 2,5 cm), un corps complet de *Pterostichus pumilio*, là encore, probablement récolté vivant pendant le prélèvement a été retrouvé. Dans ce même niveau, des sclérites d'un *Anoplotrupes stercorosus* ont été retrouvés, séparés. Ces restes appartiennent probablement au même individu. Les sclérites de ce niveau sont brillants ; les têtes présentent encore leurs yeux et sept connexions anatomiques fémur/tibia ont été retrouvées. Un changement notable s'observe également dès le niveau III (profondeur entre 5 et 15 cm) dans l'état de dégradation des sclérites (*fig. 44*). Ceux-ci deviennent ternes et présentent les premiers signes d'altérations, tels qu'un changement de couleur, une perte d'épaisseur et l'apparition des premières perforations.

La fragmentation des sclérites dans la fosse de BURF1 est homogène à travers les niveaux (*fig. 45* et *Annexe, tab. 60*). Les sclérites intacts représentent quasiment systématiquement au moins la moitié de ces derniers. Dans le niveau I (profondeur entre 0 et 5 cm), les sclérites sont majoritairement brillants, ils sont cependant associés à d'autres plus ternes. Les têtes ont conservé leurs yeux et quatre connexions anatomiques ont été dénombrées : trois tête/premier article des antennes et une fémur/tibia. Dès le niveau II (profondeur entre 5 et 15 cm), les sclérites apparaissent plus ternes, avec des altérations limitées. Trois connexions anatomiques ont été retrouvées ; les têtes présentent toujours leurs yeux composés. À partir du niveau III (profondeur entre 15 et 25 cm), les sclérites deviennent plus ternes et présentent des altérations très marquées (*fig. 44*). Les têtes (de très petites tailles) présentent encore leurs yeux composés.

Dans la fosse BURF2, un changement dans la fragmentation des sclérites est perceptible dès le niveau I, où l'on observe un ratio équilibré entre les sclérites intacts et fragmentés (*fig. 45* et *Annexe, tab. 60*). Dès le niveau II, la fragmentation s'accroît nettement : les sclérites intacts ne représentent plus qu'environ 25 % du corpus, tandis que les fragmentés deviennent majoritaires, avec une nette dominance pour les éléments très fragmentaires. Cet état de fragmentation marqué se retrouve jusqu'au niveau III. Toutefois,

une inversion de tendance est observée au niveau IV, où les sclérites intacts redeviennent largement dominants, atteignant environ 80 % du corpus (*fig. 45*). Dans le niveau I, les sclérites sont brillants à l'exception de quelques fragments d'*Otiorhynchus* sp. qui apparaissent plus ternes. Huit connexions anatomiques, dont cinq connexions fémur/tibia et trois tête/premier article des antennes. Dans le niveau II (profondeur entre 0 et 30 cm), on observe un changement avec une altération colorimétrique des sclérites, notamment de Curculionidae. On retrouve cependant deux connexions anatomiques fémur/tibia. Dès le niveau III (profondeur entre 5 et 50 cm), les sclérites sont de très petite taille, majoritairement délavés et certains présentent une perte d'épaisseur importante (stade 3) (*fig. 44*). Les connexions anatomiques et les yeux composés ont totalement disparu. Le niveau IV présente lui aussi des sclérites altérés, mais dans une moindre mesure puisque le ternissement est plus léger et l'altération colorimétrique moins prononcée et plus localisée.

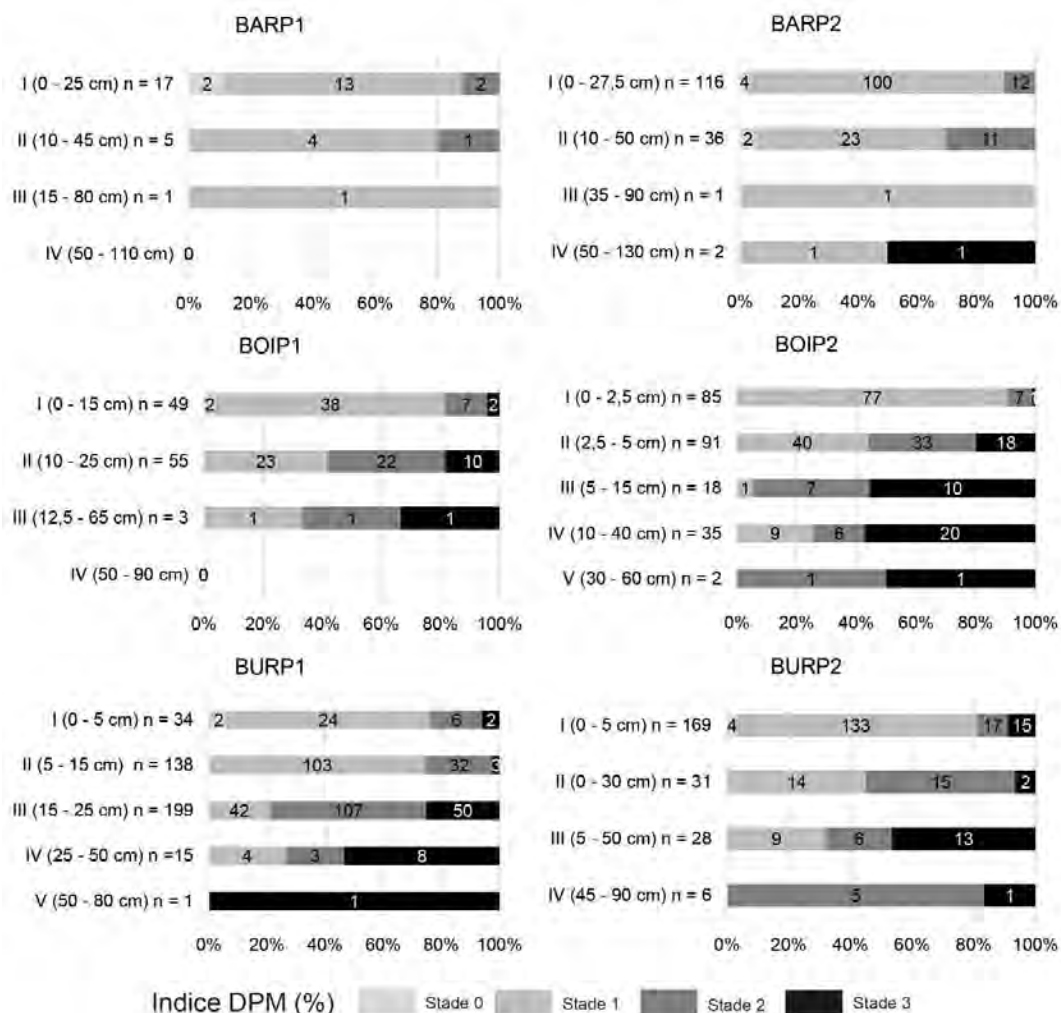


Figure 44 : Résultats de l'application de la grille de dégradation *post-mortem* sur les fosses des vieilles forêts, exprimés sur des barres relatives, les sclérites identifiables et non-identifiables ne sont pas différenciés. Valeurs réelles affichées. © Parrilla

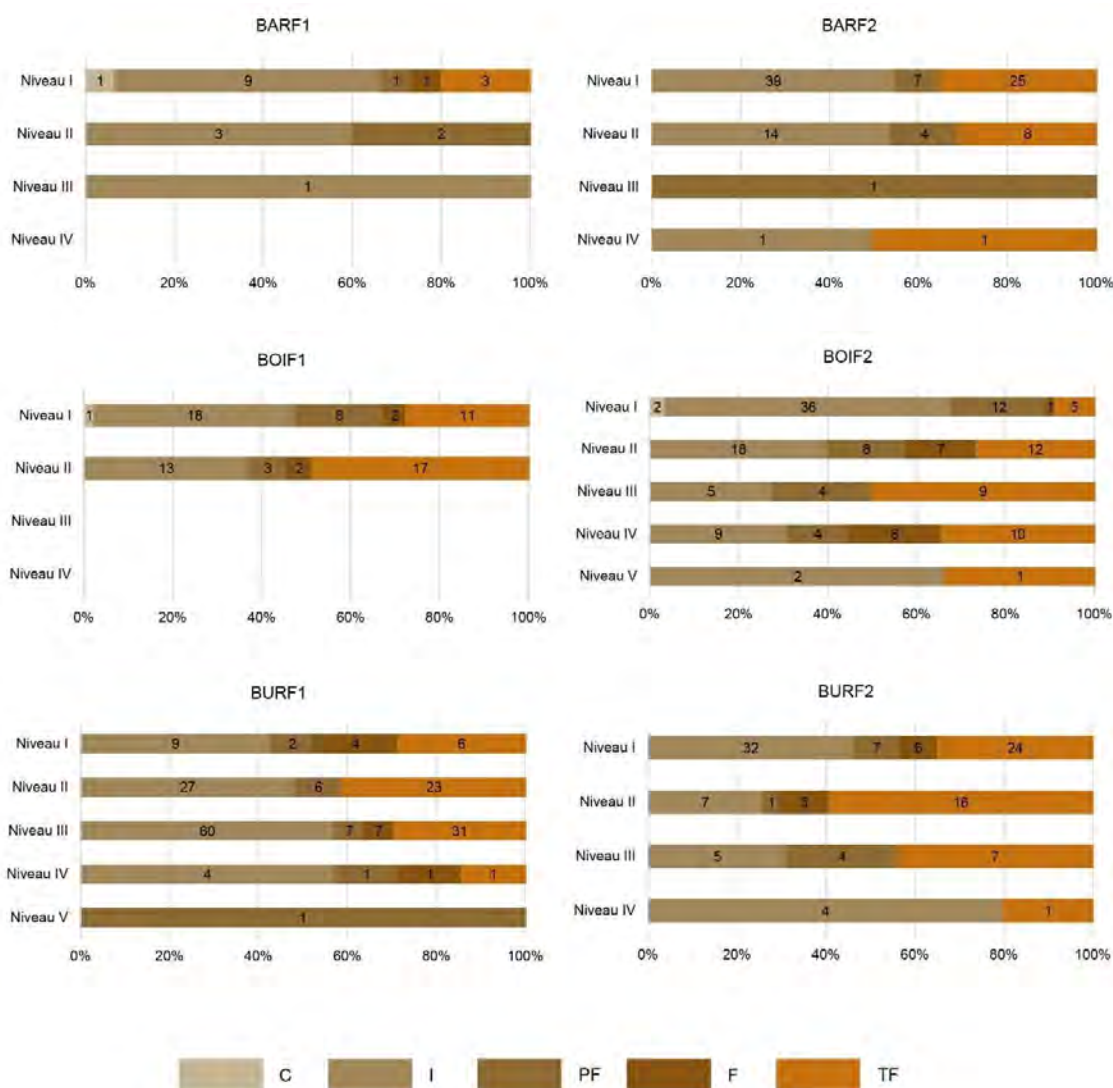


Figure 45 : Répartition des degrés de fragmentation des sclérites identifiés dans les fosses pédologiques des vieilles forêts, avec C = corps complet, I = intact, PF = peu fragmentaire, F = fragmentaire et TF = très fragmentaire. © Parrilla

3.3.1.3. Les forêts anciennes

Dans les fosses des forêts anciennes, peu de sclérites classés en stade 3 ont été retrouvés. Les sols des forêts anciennes italiennes ne permettent pas de discuter de changement dans l'état de conservation des sclérites des niveaux les plus profonds. Il en va de même pour BERF3 où une « pollution récente » a été détectée dans le niveau V.

Dans la fosse GERF1, les sclérites d'insectes sont autant intacts que fragmentés, avec une dominance des éléments très fragmentaires (*fig. 46 et Annexe, tab. 60*). Cette fosse a livré peu de sclérites, lesquels sont essentiellement brillants. Cependant, aucune connexion

anatomique n'a été retrouvée. Les sclérites sont associés à un fragment d'*Otiorhynchus* sp. en stade 3 présentant des traces de pré-perforations et des perforations (*fig. 47*).

À l'instar de GERF1, les sclérites contenus dans la fosse MAGF1 se répartissent de manière équitable entre sclérites fragmentés et sclérites intacts (*fig. 46* et *Annexe, tab. 60*). Peu de sclérites d'insectes ont été retrouvés dans cette fosse, la majorité étant concentrée dans le niveau superficiel. Dans ce premier niveau, les élytres associés aux pièces sternales et à deux paires de pattes de *Pterostichus unctulatus* ont été retrouvés écrasés et attribués au stade 0. Dans ce même niveau, une tête de Curculionidae en stade 0 présente encore une liaison avec les premiers articles de ses antennes et ses mandibules. Le seul sclérite issu du niveau III est une tête de *Lasius* sp. en stade 1, présentant encore ses yeux.

Dans la fosse de MONF1, les sclérites d'insectes se répartissent, une fois encore, de manière similaire entre sclérites fragmentés et individus complets (*fig. 46* et *Annexe, tab. 60*). Les sclérites d'insectes retrouvés à MONF1 sont concentrés dans le niveau I (profondeur entre 0 et 10 cm). Deux Curculionidae, respectivement *Acalles fallax* et *Aparopion chevrolati*, ont été retrouvés complets (tarses et antennes conservées) et ont donc été classés en stade 0. Ces derniers ont probablement été collectés vivants au moment du prélèvement ou sont morts très récemment. Les sclérites sont brillants et bien conservés (*fig. 47*), mais aucune connexion anatomique n'a été observée, à l'exception des élytres de *Acalles fallax* retrouvés en connexion avec leurs parties sternales et leur métasternum. Un sclérite de *Otiorhynchus* sp. classé en stade 2, a été retrouvé très fragmenté et présente une altération légère de l'exosquelette, associée à une perforation circulaire parfaite sur l'apex.

Dans la fosse de BERF2, le niveau I se caractérise par une nette dominance des sclérites intacts, représentant plus de 60 % du corpus (*fig. 46* et *Annexe, tab. 60*). De manière générale, les sclérites fragmentés sont marginaux sur l'ensemble de la séquence, les très fragmentaires ne dépassant pas 20 % de l'accumulation composite totale. Cette accumulation témoigne donc d'un bon état de conservation global, avec une fragmentation relativement limitée. Dans le niveau I de BERF2 (profondeur entre 0 et 15 cm), l'essentiel des sclérites d'insectes sont brillants et bien conservés (*fig. 47*) ; les élytres de *Pterostichus pumilio* sont très souvent intacts et soudés entre eux. Plusieurs têtes avaient encore leurs yeux conservés. Dans une moindre mesure, elles sont associées à d'autres ayant perdu leurs yeux. Un sclérite en stade 3 a été découvert, avec des perforations et une altération colorimétrique.

La situation dans la fosse BERF3 est similaire celle observée dans BERF2, avec une majorité du corpus composé de sclérites intacts, et seulement 25 % de sclérites très fragmentaires (*fig. 46* et *Annexe, tab. 60*). Dans le niveau I (profondeur entre 0 et 10 cm), les sclérites fragmentaires, attribués au stade 2, présentent des traces d'altérations légères et

diverses, ainsi que des concrétions (*fig. 47*). Les éléments les moins altérés, attribués au stade 1, sont brillants, peu fragmentaires, et incluent des têtes ayant conservé leurs yeux. Associés à ces deux ensembles, un élytre de *Harpalus* sp. attribué au stade 3 présente des traces de perforations importantes et une perte d'épaisseur.

Dans la fosse de LACF1, les niveaux I et II présentent une très bonne conservation avec une nette dominance des sclérites intacts, associés à quelques individus complets (*fig. 46* et *Annexe, tab. 60*). Les sclérites du niveau I sont particulièrement bien préservés, avec environ 80 % intacts, tandis que le niveau II en compte 65 % environ. En revanche, au niveau III, un basculement s'opère avec une forte fragmentation des vestiges. Les éléments très fragmentaires y deviennent dominants, représentant à eux seuls près de 65 % du corpus. Dans le corpus de LACF1, trois larves en stade 0 ont été dénombrées dans les deux premiers niveaux. L'accumulation composite du niveau I (profondeur entre 0 et 7 cm) est très bien préservée ; les sclérites ont conservé leur dureté et leur brillance (*fig. 47*). Dès le niveau II (profondeur entre 7 et 22 cm), l'aspect de l'accumulation change (*fig. 47*). Les sclérites sont concrétionnés et plus fragmentés. Quelques fragments d'Aphodiinae indéterminés sont présents ; ils sont fins, fragiles et présentent des traces de dépigmentation. Les sclérites issus du niveau III (profondeur entre 22 et 43 cm) sont très concrétionnés. Cependant, on note tout de même quatre connexions anatomiques dans ce niveau (non concrétionnées) : une liaison fémur/tibia de Curculionidae, une liaison tête/premier article des antennes de Curculionidae, et deux ensembles de pièces sternales en connexion. Le signal insecte est perdu au niveau IV (profondeur entre 43 et 73 cm), mais on le retrouve au niveau V (profondeur entre 73 et 105 cm) avec la présence d'une tête d'*Otiorhynchus* sp., en stade 2 avec des pré-perforations sur le vertex.

Dans la fosse LACF2, le niveau I présente une répartition équilibrée entre les éléments non fragmentés et fragmentés, avec une proportion notable de sclérites très fragmentaires (*fig. 46* et *Annexe, tab. 60*). Un changement s'observe au niveau II, où les sclérites intacts deviennent majoritaires, représentant environ 65 % du corpus. À la différence de LACF1, les sclérites d'insectes sont très concrétionnés (*fig. 47*) dès le premier niveau (profondeur entre 0 et 18 cm), en particulier ceux retrouvés dans la maille 2 mm. Trois larves d'*Athous* sp. ont été dénombrées dans ce niveau. Plusieurs connexions anatomiques ont été observées : quatre têtes de Curculionidae conservent encore leurs liaisons avec les premiers articles des antennes, treize liaisons fémur/tibia ont été identifiées, ainsi qu'un abdomen de Staphylinidae en connexion avec ses élytres. Les sclérites retrouvés dans le niveau II (profondeur entre 18 et 45 cm) sont eux aussi majoritairement concrétionnés, bien que la moitié des sclérites restent encore brillants. Ces derniers sont principalement de petite taille.

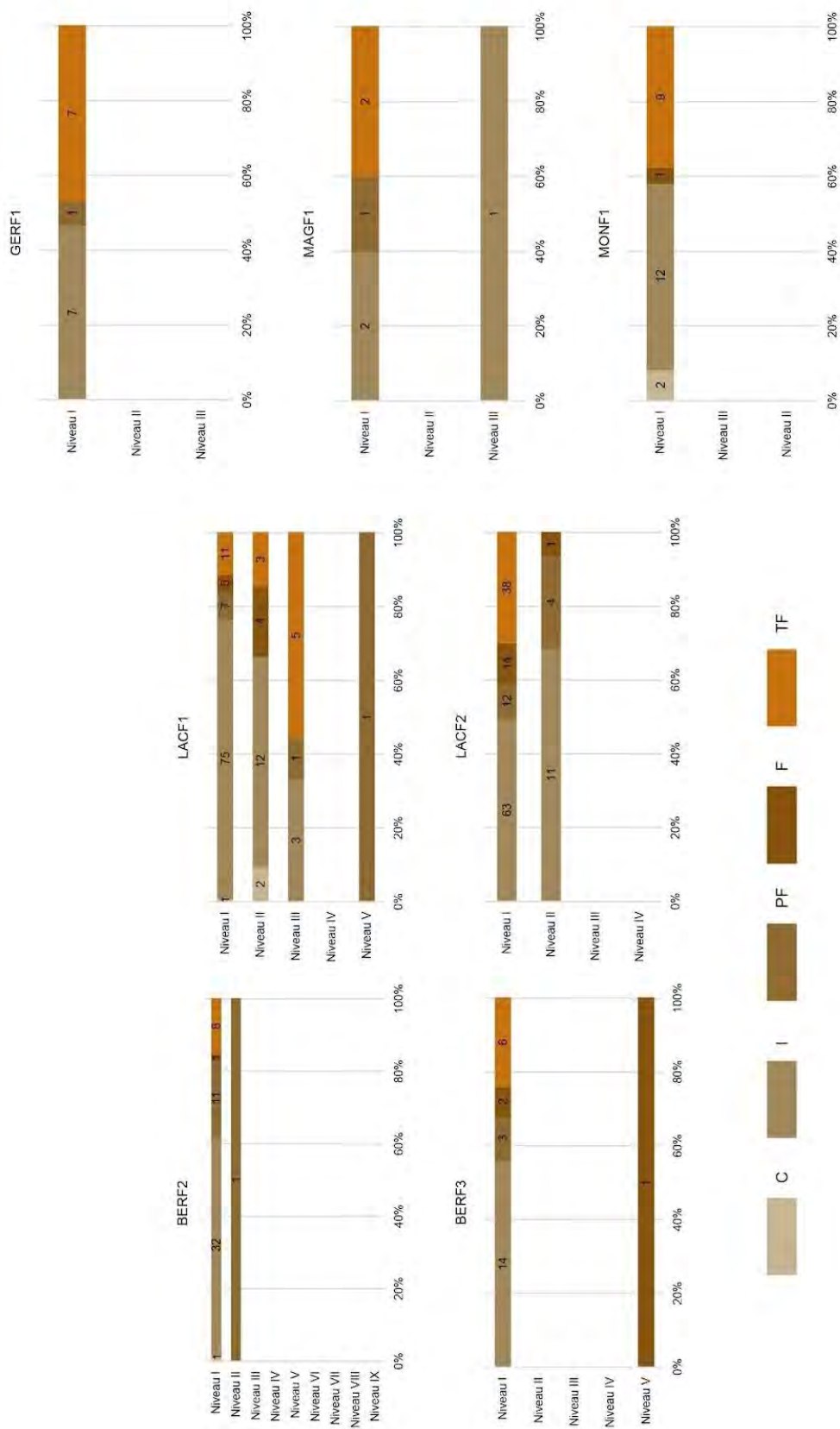


Figure 46 : Répartition des degrés de fragmentation des sclérites identifiés dans les fosses pédologiques des forêts anciennes, avec C = corps complet, I = intact, PF = peu fragmentaire, F = fragmentaire et TF = très fragmentaire. © Parrilla

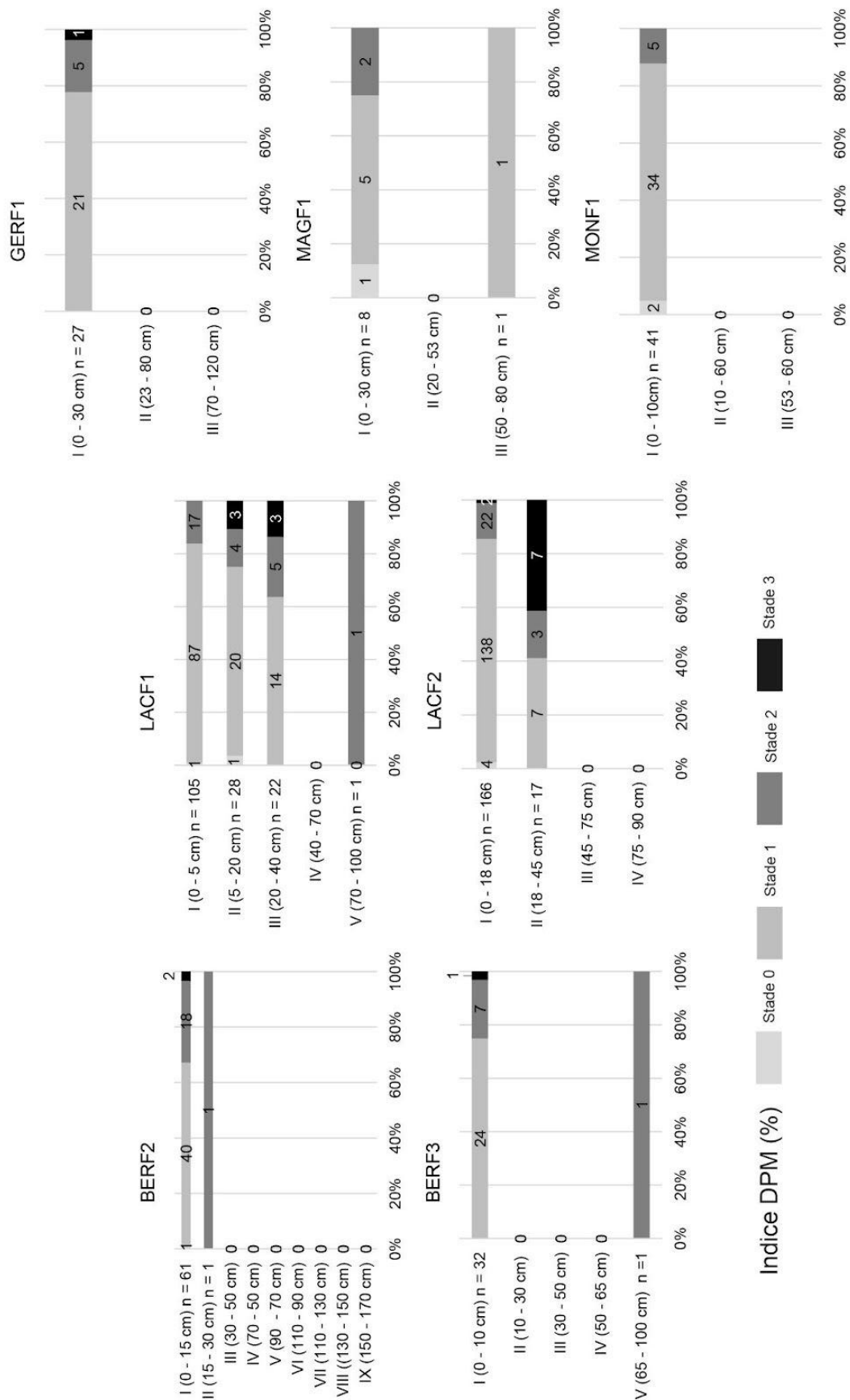


Figure 47 : Résultats de l'application de la grille de dégradation *post-mortem* sur les fosses des forêts anciennes, exprimés sur des barres relatives, les sclérites identifiables et non-identifiables ne sont pas différenciés. Valeurs réelles affichées. © Parrilla

3.3.1.4. Les prairies d'altitudes

Les fosses des prairies d'altitudes peuvent être scindées en deux groupes. Le premier comprend BERF1 et PIAF1, qui ne présentent aucun sclérites en stade 3. Le deuxième groupe est composé de ARGF3 et MALF1, où des sclérites en stade 3 ont été observés.

Groupe 1 :

Dans la fosse BERF1, les sclérites sont majoritairement intacts. Lorsqu'une fragmentation est observée, elle reste généralement faible (*fig. 48* et *Annexe, tab. 60*). Dans le niveau I (profondeur entre 0 et 10 cm) de BERF1, les sclérites sont brillants et plusieurs connexions anatomiques ont été notées. Au niveau II (profondeur entre 10 et 20 cm), certaines connexions anatomiques subsistent, mais de nombreux sclérites présentent une altération colorimétrique marquée, sans autre altération visible (*fig. 49*).

Dans la fosse PIAF1, peu de sclérites ont été retrouvés. Seuls deux sclérites fragmentaires ont été observés (*fig. 48* et *Annexe, tab. 60*). Les sclérites de la fosse sont brillants et ne présentent aucune altération d'origine taphonomique (*fig. 49*) si ce n'est un léger ternissement pour deux *pupa* et une pièce sternale. Un individu complet de *Megalonotus* cf. *chiragra* (tarses et antennes compris), classé en stade 0 et probablement collecté lors du prélèvement a été retrouvé dans cette fosse. Les sclérites retrouvés dans le niveau le plus profond (8 : 90 – 100 cm) appartiennent à une fourmi. La tête, ayant conservé ces soies et ses yeux, a été classée en stade 0.

Groupe 2 :

Dans la fosse ARGF3, les sclérites très fragmentaires dominent très largement l'accumulation composite dès le niveau I. Au niveau II, les sclérites intacts atteignent une proportion équivalente à celle des fragmentés (*fig. 48* et *Annexe, tab. 60*). ARGF3 présente ainsi, dans les niveaux supérieurs, des sclérites peu dégradés tandis que les niveaux inférieurs contiennent des sclérites plus altérés. Peu de connexions anatomiques ont été observées : quatre pour le niveau I (entre 0 et 10 cm de profondeur) et cinq pour le niveau II (entre 10 et 20 cm de profondeur). Les sclérites contenus dans le niveau I sont majoritairement brillants. Des sclérites brillants sont mêlés à d'autres très altérés dans le niveau II (*fig. 49*). Ces derniers sont principalement des *Aphodius* extrêmement fragmentés (pour les pronotums et les élytres)

présentant des altérations colorimétriques et une perte d'épaisseur importante. Des sclérites ternes d'*Otiorhynchus* sp. présents dans ce niveau ont été attribués au stade 2.

Dans la fosse de MALF1, le niveau I est dominé par les sclérites intacts. Un changement de proportion est observé au niveau II (fig. 48), avec une diminution nette des éléments intacts. Cette fosse se distingue dans le corpus par le fait que tous les sclérites sont fortement concrétionnés y compris celui d'une larve, parfaitement conservée (en stade 0) (fig. 49 et Annexe, tab. 60). Toutes les têtes ont perdu leurs yeux, elles ont donc été enregistrées comme étant en stade 2. Le nombre important de sclérites classés en stade 1, notamment dans le niveau supérieur (entre 15 et 25 cm de profondeur), est lié à l'accumulation de pattes de Curculionidae encore en connexion anatomique (fémur/tibia). Le niveau VI (entre 85 et 95 cm de profondeur) a livré très peu de sclérites, qui sont extrêmement fragmentaires et présentent des perforations importantes, un amincissement de l'exosquelette, des altérations colorimétriques ainsi que des traces de concrétions.

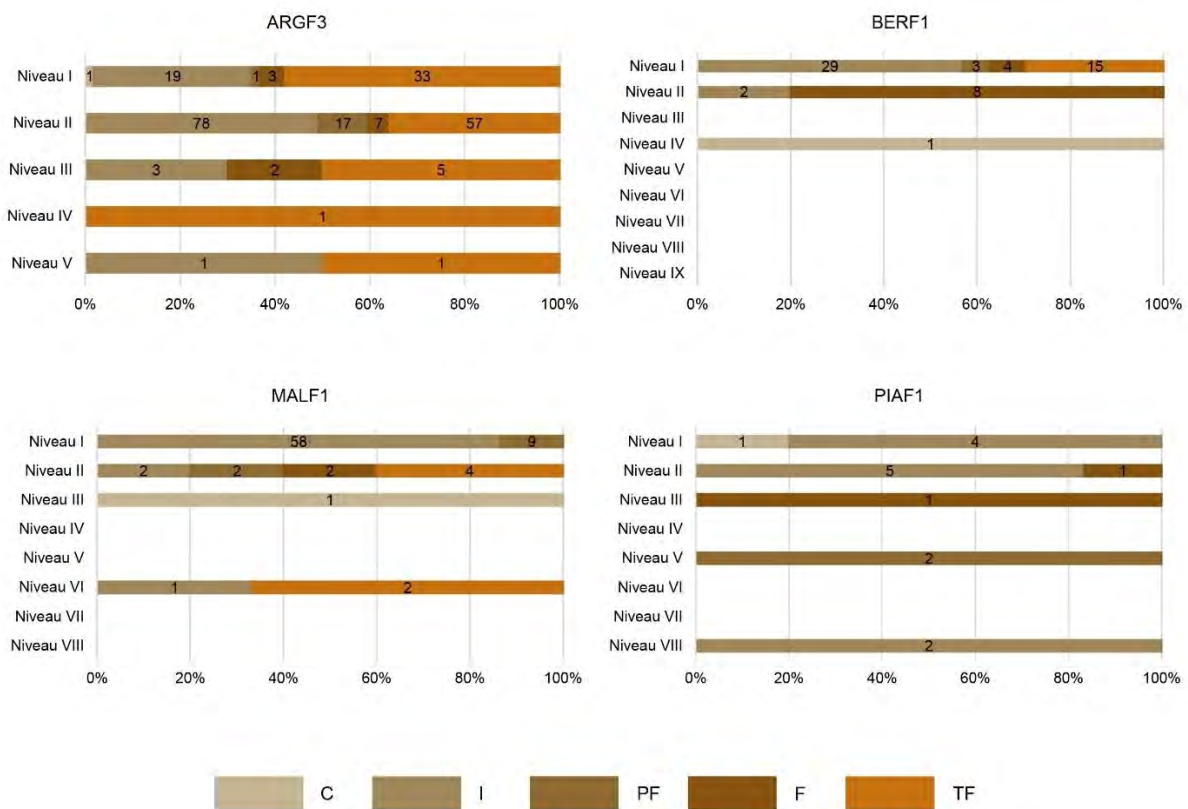


Figure 48 : Répartition des degrés de fragmentation des sclérites identifiés dans les fosses pédologiques des prairies d'altitudes, avec C = corps complet, I = intact, PF = peu fragmentaire, F = fragmentaire et TF = très fragmentaire. © Parrilla

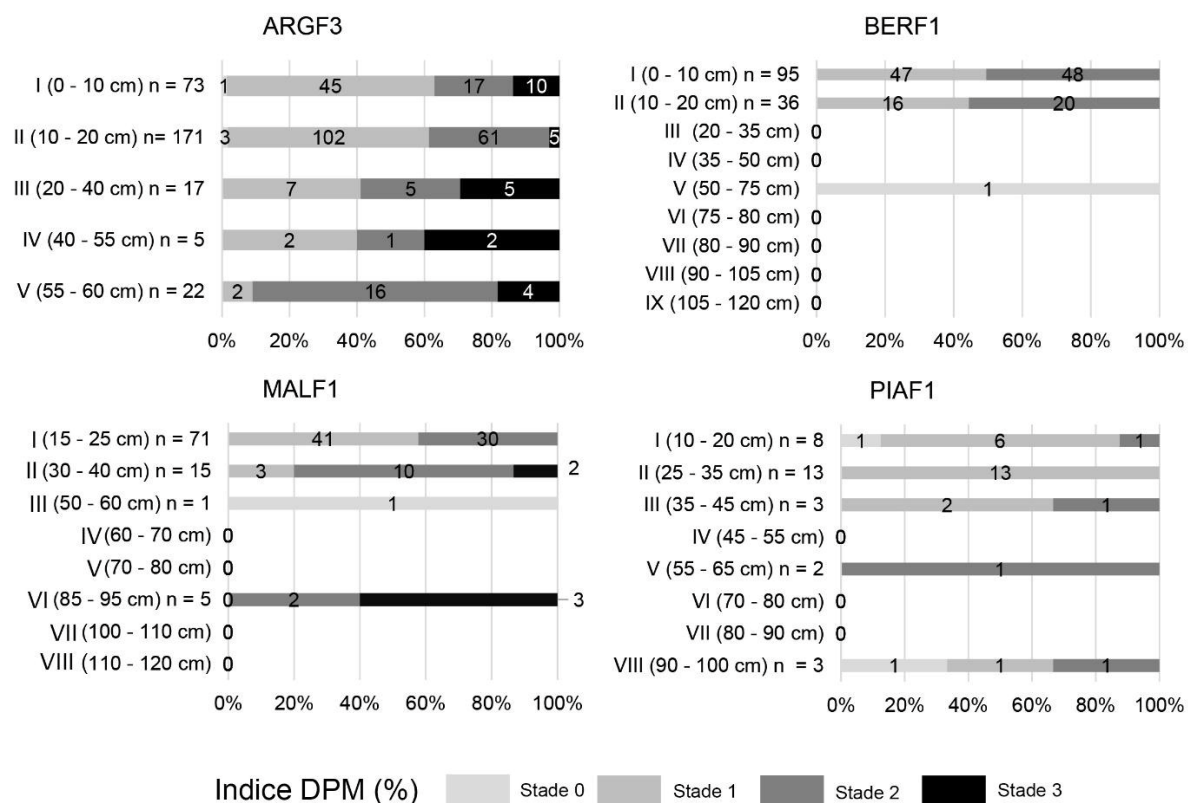


Figure 49 : Résultats de l'application de la grille de dégradation *post-mortem* sur les fosses des prairies d'altitudes, exprimés sur des barres relatives, les sclérites identifiables et non-identifiables ne sont pas différenciés. Valeurs réelles affichées. © Parrilla

3.3.2. La datation radiocarbone

Tous les insectes soumis à datation présentent des taux très faibles de carbone mesurable (exprimé en mgC) (*tab. 48*), pour la plupart inférieurs au seuil recommandé pour ce type d'analyses, soit 1 mg.

Tableau 48 : Taux de carbone mesurable conservé dans les sclérites d'insectes issus des fosses datées, mesures réalisées par le laboratoire de Poznań et le laboratoire Beta Analytic

Code laboratoire	Code échantillon	Pièce anatomique	Poids (mg)	Carbone (mgC)
Poz-146896	PP-BAR-F1	Elytre	0.3	0.127
Poz-146894	EL-BOI-F1	Elytre	1	0.441
Poz-146895	CU-BOI-F1	Elytres et pièces ventrales	1	0.368
Poz-157251	OT-BOI-F2	Pronotum	1	0.123
Poz-157095	PP1-BOI-F2	Elytre	<0.1	0.045
Poz-157263	PP2-BOI-F2	Pronotum	<0.1	0.027
Poz-146849	CU1-BUR-F1	Elytres et pièces ventrales	0.9	0.328
Poz-146847	CU2-BUR-F1	Elytres et pièces ventrales	0.2	0.141
Poz-146848	PP-BUR-F1	Elytre	0.3	0.164
Poz-157258	HA-BUR-F1	Elytre	<0.1	0.023
Poz-157247	PA-BUR-F2	Elytre	<0.1	0.023
Poz-160729	CC-ARG-F1	Elytre	0.7	0.3
Beta-745476	MIX-BUR-F1	Elytres, pronotum, tête	/	0.7

Les datations obtenues sur les sclérites d'insectes (11 provenant des vieilles forêts et 1 du site archéologique des Argentières) indiquent majoritairement des âges subactuels, situés entre la fin de l'époque moderne et le début du XX^e siècle (*tab. 49* et *fig. 51*). Deux sclérites d'insectes se distinguent toutefois par des datations relativement plus anciennes, couvrant la fin Moyen-Âge et le début de l'Époque moderne : un *Otiorhynchus* sp. à BOIF1 (1480 – 1648 cal AD) et un *Pterostichus pumilio* à BURF1 (1475 – 1640 cal AD) (*fig. 50* et *tab. 49*).

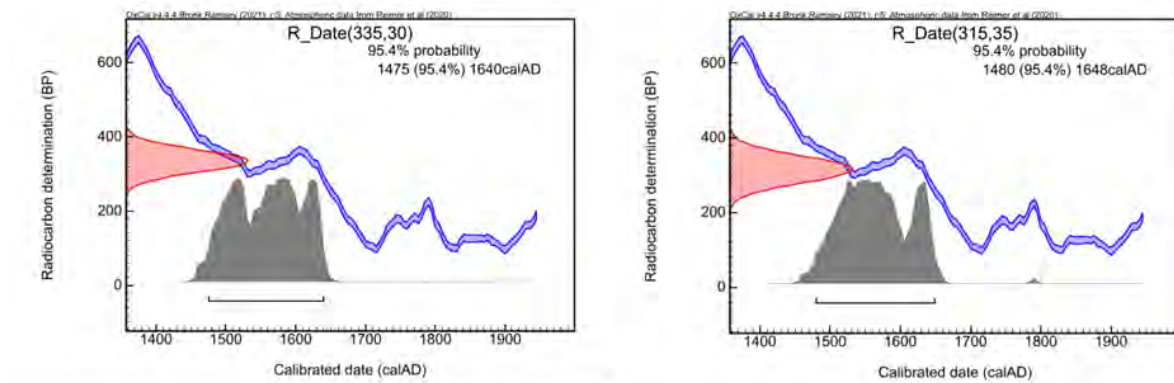


Figure 50 : Calibration des dates obtenues sur *Otiorhynchus* sp. et *Pterostichus pumilio*, intervalle à 95,4 % de probabilité. OxCal v4.4.4 Bronk Ramsey (2021):r:5: Atmospheric data from Reimer et al. (2020). © Parrilla, sous oxcal

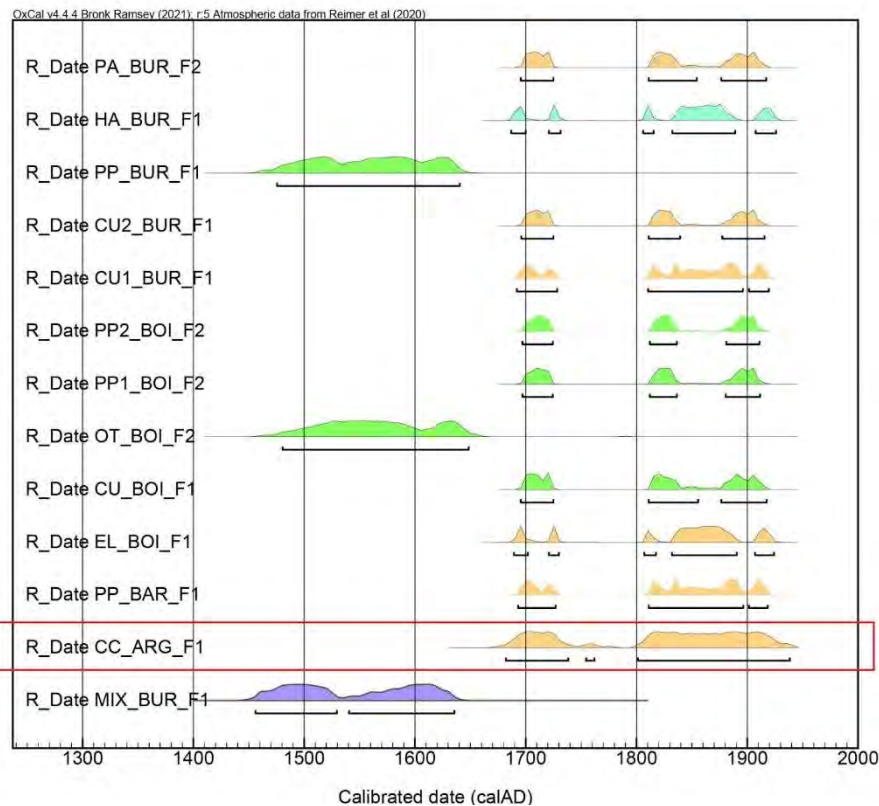


Figure 51 : Dates radiocarbones calibrées des sclérites d'insectes, avec un intervalle à 95,4 % de probabilité. En orange les dates issues de sclérites en stade 1 de DPM, en vert de sclérites en stade 2 de DPM et en bleu le stade 3, en violet le groupement de sclérites, encadré en rouge le sclérite issu de la fosse archéologique (ARGF1). © Parrilla, d'après OxCal v4.4.4 Bronk Ramsey (2021):r:5: Atmospheric data from Reimer *et al.* (2020)

Si la majorité des sclérites d'insectes sont datés de la période contemporaine, les datations obtenues à partir des charbons couvrent une grande partie de l'Holocène, entre 8801 – 8491 cal BC et 1509 – 1796 cal AD (voir Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025) (*tab. 49*). Si on écarte les datations des sclérites insectes, on constate que les niveaux les plus profonds ont livré généralement les fragments de charbons les plus anciens. On note cependant, que chaque niveau de sol peut contenir des charbons de bois datés de périodes différentes, parfois séparées de plusieurs millénaires. Par exemple, le niveau IV de la fosse BURF2 (profondeur entre 40 et 90 cm), les quatre charbons datés ont fourni des dates comprises entre 8801 – 8419 cal BC pour le plus ancien (*Acer* sp.) et 1505 – 1315 cal BC pour le plus récent (*Abies alba*).

Une des datations de sclérite d'insecte provient de L'US 3 de la fosse ARGF1 des Argentières, une unité stratigraphique située à un mètre de profondeur et bien scellée par un niveau de grosses pierres. La datation radiocarbone de cet insecte ne correspond pas à celle des charbons de la même US : l'élytre très peu fragmenté de *Carabus convexus*, espèce de grande taille, a été datée post-1945 (*fig. 52* et *tab. 49*), tandis que le charbon d'*Abies alba* de ce même niveau a été daté entre 366 – 192 cal BC (*fig. 52* et *tab. 49*).

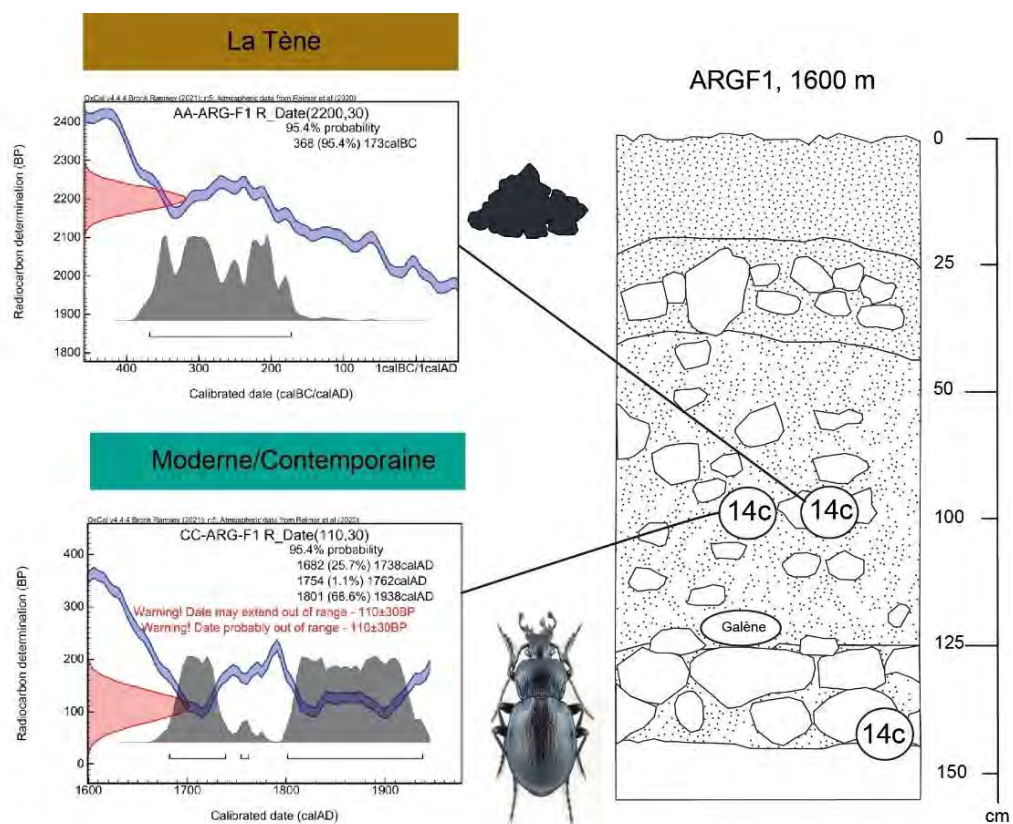


Figure 52 : Calibration des dates obtenues sur *Carabus convexus* et *Abies alba*, dans l'US 3 des ARGF1 en relation avec la coupe stratigraphique, intervalle à 95,4 % de probabilité. © Parrilla, d'après OxCal v4.4.4 Bronk Ramsey (2021):r:5: Atmospheric data from Reimer *et al.* (2020)

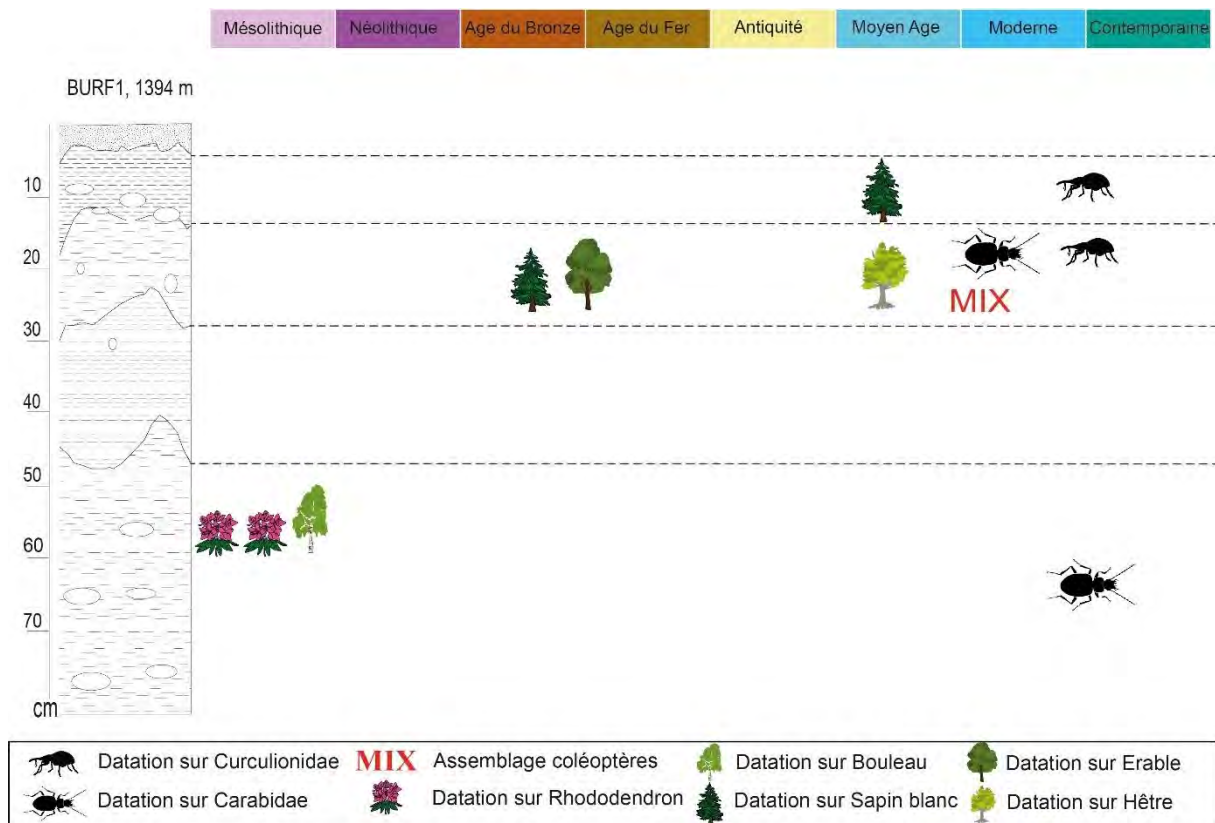


Figure 53 : Projection des datations radiocarbone sur la coupe de BURF1. © Parrilla

Le groupement d'insectes issu du niveau III de la fosse BURF1 (15 - 25 cm de profondeur) a fourni une datation relativement ancienne, comprise entre 1456 et 1635 cal AD (à 95.4 %) (*tab. 49*). Dans ce même niveau, les trois charbons datés présentent un intervalle temporel important, allant de l'Âge du Bronze au début du Moyen-Âge (*fig. 53* et *tab. 49*). On notera que la masse de carbone de ce groupement (0,7 mgC) est nettement supérieure à celle des sclérites traités individuellement (entre 0,02 et 0,44 mgC, voir *tab. 48*).

Tableau 49 : Différences de datations entre les insectes et les charbons issus des mêmes fosses ; en rouge les datations récentes présentant le message « Avertissement : la date pourrait ne pas se situer dans l'intervalle valide », en gras les datations réalisées sur les insectes. La calibration des dates a été effectuée à l'aide de OxCal v4. N. = Niveau, Prof. = profondeur (exprimée en cm)

Fosse	Code labo.	N.	Prof.	Espèces	Date BP	Date calibrée BC/AD	
BARF1	Poz-146896	II	10 - 45	<i>Pterostichus pumilio</i>	113.99±0.51	1693 - 1918 cal AD	
	Poz-157308	II	10 - 45	<i>Abies alba</i>	3150±30	1500 - 1314 cal BC	
	Poz-156561	III	15 - 80	<i>Abies alba</i>	1630±30	382 - 541 cal AD	
BARF2	Poz-159551	II	10 - 50	<i>Fagus sylvatica</i>	55±30	1694 - 1917 cal AD	
	Poz-157307	II	10 - 50	<i>Fagus sylvatica</i>	111.42±0.36	1694 - 1918 cal AD	
	Poz-157261	II	10 - 50	<i>Abies alba</i>	2435±30	751 - 406 cal BC	
BOIF1	Poz-160042	I	0 - 15	<i>Fagus sylvatica</i>	1380±30	601 - 758 cal AD	
	Poz-160041	I	0 - 15	<i>Abies alba</i>	1435±30	580 - 655 cal AD	
	Poz-146894	II	10 - 25	Elateridae	126.07±0.38	1689 - 1925 cal AD	
	Poz-146895	II	10 - 25	Curculionidae	106.55±0.31	1695 - 1917 cal AD	
	Poz-148017	II	10 - 25	<i>Acer</i> sp.	1950±30	37 cal BC - 201 cal AD	
	Poz-147651	II	10 - 25	<i>Abies alba</i>	1355±30	610 - 774 cal AD	
	Poz-148018	III	12,5 - 65	<i>Abies alba</i>	1215±30	689 - 890 cal AD	
	Poz-159552	III	12,5 - 65	<i>Acer</i> sp.	2940±35	1260 - 1017 cal BC	
	BOIF2	Poz-157309	II	2,5 - 5	<i>Fraxinus</i> sp.	275±30	1509 - 1796 cal AD
		Poz-156505	III	5 - 15	<i>Abies alba</i>	2525±30	791 - 544 cal BC
Poz-157251		III	5 - 15	Otiorhynchus sp.	315±35	1480 - 1648 cal AD	
Poz-157095		IV	10 - 40	<i>Pterostichus pumilio</i>	101.51±1.43	1697 - 1911 cal AD	
Poz-157263		V	30 - 60	<i>Pterostichus pumilio</i>	100.61±1.74	1697 - 1911 cal AD	
Poz-157254		V	30 - 60	<i>Abies alba</i>	2075±30	172 cal BC - 8 cal AD	
BURF1	Poz-146849	II	5 - 15	Curculionidae	115.42±0.32	1692 - 1919 cal AD	
	Poz-157310	II	5 - 15	<i>Abies alba</i>	1085±30	892 - 1021 cal AD	
	Poz-146847	III	15 - 25	Curculionidae	103.34±0.35	1696 - 1915 cal AD	
	Poz-146848	III	15 - 25	<i>Pterostichus pumilio</i>	335±30	1475 - 1640 cal AD	
	Beta-745476	III	15 - 25	Groupement sclérites	360±30	1456 - 1635 cal AD	
	Poz-147649	III	15 - 25	<i>Acer</i> sp.	2655±30	899 - 787 cal BC	
	Poz-148015	III	16 - 25	<i>Abies alba</i>	2850±30	1114 - 924 cal BC	
	Poz-147650	III	17 - 25	<i>Fagus sylvatica</i>	1580±30	420 - 556 cal AD	
	Poz-159480	V	50 - 65	<i>Cf. Rhododendron</i>	8590±50	7732 - 7537 cal BC	
	Poz-160040	V	50 - 65	<i>Betula</i> sp.	8030±50	7128 - 6701 cal BC	
	Poz-148016	V	50 - 65	<i>Cf. Rhododendron</i>	8580±80	7935 - 7480 cal BC	
Poz-157258	V	65 - 80	<i>Harpalus</i> sp.	130.27±3.5	1687 - 1926 cal AD		
BURF2	Poz-157247	III	5 - 50	<i>Pterostichus amoenus</i>	104.88±2.91	1695 - 1917 cal AD	
	Poz-153156	III	5 - 50	<i>Abies alba</i>	3310±30	1669 - 1504 cal BC	
	Poz-159481	III	5 - 50	<i>Corylus</i> sp.	6250±40	5312 - 5066 cal BC	
	Poz-153672	IV	45 - 90	<i>Fagus sylvatica</i>	1990±30	46 cal BC - 117 cal AD	
	Poz-153673	IV	45 - 90	<i>Quercus</i> sp.	6095±35	5208 - 4853 cal BC	
	Poz-153675	IV	45 - 90	<i>Acer</i> sp.	9390±50	8801 - 8491 cal BC	
	Poz-160038	IV	45 - 90	<i>Abies alba</i>	3160±35	1505 - 1315 cal BC	
	Poz-160039	IV	45 - 90	<i>Abies alba</i>	3270±30	1616 - 1456 cal BC	
ARGF1	Poz-160729	III	45 - 125	<i>Carabus convexus</i>	110±30	1682 - 1938 cal AD	
	Poz-77848	III	45 - 125	<i>Abies alba</i>	2200±30	366 - 192 cal BC	
	Poz-68041	IV	125 - 145	<i>Abies alba</i>	2025±30	151 cal BC - 55 cal AD	

3.4. Classement écologique du corpus ancien

Pour la majorité des identifications, une information écologique a pu être associée au taxon concerné. Toutefois, cela n'a pas été possible lorsque la famille et le genre présentent des gammes écologiques très variées. Par conséquent, les taxons pour lesquels l'identification

n'est pas suffisamment précise pour fournir des informations paléoécologiques fiables ont été classés en VB1.

OUV : Le groupe OUV-4 regroupe les espèces strictement inféodées aux milieux ouverts, c'est-à-dire celles qui dépendent exclusivement des caractéristiques propres aux habitats non boisés : forte luminosité, contrastes thermiques marqués, prédominance de la végétation herbacée, sols généralement plus secs et absence d'un couvert arboré fermé. Le groupe OUV-3 rassemble quant à lui les taxons principalement associés aux milieux ouverts, où ils affichent généralement leurs densités maximales ; toutefois, ces espèces peuvent également être rencontrées ponctuellement dans des milieux semi-ouverts tels que les lisières ou les clairières. Ces taxons bénéficient dans les milieux ouverts de conditions écologiques optimales (ensoleillement, structure végétale basse) sans pour autant se limiter exclusivement à ces habitats. Enfin, le groupe OUV-2 inclut des taxons fréquemment observés en milieux ouverts mais également présents dans d'autres contextes, y compris forestiers. Ces espèces présentent ainsi une amplitude écologique importante, tolérant une diversité de conditions environnementales. Les milieux ouverts constituent alors pour elles un habitat favorable parmi d'autres, sans dépendance exclusive.

OUV-4 : Parmi les taxons fortement associés aux milieux ouverts, on observe diverses amplitudes de tolérance d'habitat. *Messor capitatus* est une fourmi qui s'accommode de différents types de milieux, du moment qu'ils sont ouverts. Dans les environnements secs du Sud-Ouest de la France, on la retrouve dans les pentes des pelouses calcaires (Hölldobler & Wilson, 1990). Selon l'étude de Lebas (2021), l'implantation de cette espèce est influencée par les pratiques agricoles. *Poecilus versicolor* occupe une variété d'habitats comme les prairies, les bords d'eau, les pâturages ou les clairières forestières, à condition qu'il n'y ait pas de zones ombragées (Hürka, 1996 ; Della Roca *et al.*, 2021). *Amara ovata* est une espèce de milieu ouvert à tendance mésophile (Brigić *et al.*, 2014). *Silpha obscura* se trouve principalement dans les champs (Hastir & Gaspar, 2001). *Myrmica sabuleti* est une fourmi commune en prairie (Elmes & Wardlaw, 1982), les conditions biotiques et abiotiques pour une taille optimale des nids varient selon l'emplacement géographique (Durrett *et al.*, 2024).

OUV-3 : Ce groupe est composé de taxons préférant les habitats ouverts, mais que l'on peut ponctuellement retrouver dans d'autres habitats. Dans ce groupe, on retrouve deux taxons identifiés à l'espèce chez les Formicidae : *Myrmica sulcinodis* et *Myrmica specioides*. *Myrmica sulcinodis* est une espèce pionnière, qui colonise les milieux avant leur fermeture (Seppä *et al.*, 1995). *Myrmica specioides* est documenté dans toute l'Europe, ce taxon se développe dans les espaces ouverts à végétation basse (Czekes

et al., 2012). Les genres *Harpalus* et *Bembidion* ont été placés dans ce groupe. Le genre *Harpalus* a été classé dans le groupe OUV-3 par précaution, en raison de la large amplitude écologique observée chez ses espèces. Celles-ci présentent une nette préférence pour les milieux ouverts. Bien qu'elles soient parfois détectées en lisière forestière, comme l'attestent les résultats des campagnes de piégeage (ex. : *Harpalus latus*). Cependant, leur occurrence au sein des peuplements forestiers denses à forte couverture arborée demeure très faible, y compris dans les trouées forestières où aucune espèce n'a été capturée. *Harpalus latus* a été placé en OUV-3, car dans l'étude de Coulon & Boucher (1985), ce taxon est défini comme une espèce caractéristique des landes et prairies. Cependant, Jeannel (1942) indique que cette espèce se trouve en sous-bois, dans la litière, ce qui est cohérent avec les données des piégeages.

OUV-2 : Deux taxons ont été identifiés à l'espèce pour ce groupe et un au genre. *Xantholinus linearis* (Staphylinidae) a été placé dans ce groupe car il a une préférence pour les milieux ouverts tout en étant associé à la matière organique (Buckland *et al.*, 2016). Les fourmis *Tetramorium caespitum*, bien que présentes dans une très large gamme d'habitats, préfèrent généralement les milieux ouverts et bien exposés, comme les landes (Brian *et al.*, 1967) ou les prairies où elles peuvent être très abondantes (Hölldobler & Wilson, 1990). Le genre *Ophonus* a été placé dans ce groupe, c'est un genre que l'on retrouve souvent dans les espaces ouverts perturbés (Buckland *et al.*, 2016).

FOR : Le groupe FOR-4 comprend les espèces strictement inféodées aux environnements forestiers, caractérisées par une dépendance significative aux conditions écologiques propres à la forêt telles que le couvert arboré fermé, un microclimat stable, une litière abondante et une humidité relativement constante. Ces taxons sont rarement observés, voire absents, en dehors de contextes forestiers et leur occurrence constitue un indicateur fiable de la stabilité et de l'établissement du milieu forestier. Le groupe FOR-3 regroupe les espèces forestières préférentielles, principalement liées aux habitats forestiers mais susceptibles d'être rencontrées ponctuellement dans des milieux périphériques tels que les lisières, haies, bocage ou espaces semi-ouverts. Ces espèces bénéficient en forêt de conditions optimales en termes de ressources trophiques, abris et microclimat, sans toutefois s'y limiter exclusivement. Enfin, le groupe FOR-2 rassemble des espèces à affinité forestière, fréquemment observées en forêt mais également bien représentées dans d'autres milieux, parfois ouverts. Pour ces taxons, la forêt constitue un habitat favorable parmi d'autres, sans qu'une dépendance stricte ou une préférence exclusive soit établie. FOR-4 : Dans ce groupe, l'entomofaune du sol est dominante, avec trois Carabidae, un Staphylinidae et un Formicidae. *Abax parallelepipedus* et *Pterostichus pumilio* sont des espèces fréquentes en forêt. La

première vit dans la litière forestière (Marcus, 2017), tout comme la seconde, que l'on peut aussi retrouver dans des formations buissonnantes de l'étage subalpin des Pyrénées, à condition qu'elles comportent une litière de feuilles mortes (Ponel *et al.*, 1999 ; Sedlmeier & Faille, 2022 ; Moret & Gobbi, 2024). Ces deux espèces ont été capturées lors des piégeages effectués à Burat et Bernadouze. *Pterostichus pumilio* a été trouvé très majoritairement en contexte forestier ; à Burat, seul deux spécimens ont été retrouvés en lisière forestière. La majorité des *Abax parallelepipedus* ont été piégés en forêt, seuls quelques individus ayant été capturés dans des pièges situés en milieux ouverts à proximité de la forêt. Un autre carabique est fortement associé à la forêt : *Pterostichus unctulatus*. Certaines études soulignent son caractère bioindicateur en raison de sa sensibilité aux changements de milieux (Jambrošić Vladić & Šerić Jelaska, 2020). *Nudobius lentus* (Staphylinidae) est une espèce paléarctique vivant principalement sous l'écorce de conifères (majoritairement épicéa et pin, plus rarement sapin et mélèze) et très rarement dans les feuillus. Cette espèce prédate les scolytes à divers stades de développement (Pietrzykowska-Tudruj *et al.*, 2019). *Formica lugubris* (Formicidae) est une espèce forestière, son abondance diminue fortement lorsque la densité d'arbre est faible (Arnan *et al.*, 2009).

FOR-3 : Ce groupe est constitué uniquement de taxons vivants au sol. Il comprend quatre taxons de la famille des Carabidae, un taxon de la famille des Staphylinidae et un de la famille des Formicidae. *Carabus splendens* est une espèce spécialiste des forêts, endémique de la chaîne des Pyrénées, mais elle peut également être présente dans les milieux ouverts (Brouat *et al.*, 2004). Abondante dans les piégeages en sous-bois de Burat, elle a également été retrouvée dans les trouées forestières. *Carabus convexus* se rencontre principalement en forêt, mais sa présence est aussi attestée dans des milieux agricoles, voire urbains (Magura *et al.*, 2021). Plus petits que les membres du genre *Carabus*, on retrouve aussi *Leistus nitidus* et *Ptersotichus cristatus*. *Leistus nitidus* est une espèce forestière montagnarde à subalpine, principalement retrouvée dans les forêts de sapin et de hêtre (Trautner *et al.*, 2022). Dans son ouvrage de synthèse, Jeannel (1941) indique cependant qu'elle peut être retrouvée dans des clairières humides. *Pterostichus cristatus* est une espèce généraliste que l'on retrouve principalement en forêt (Martínez *et al.*, 2009). Dans les piégeages effectués à Burat et Bernadouze, ce taxon a été retrouvé à la fois dans des modalités forestières et dans les trouées forestières, mais il est absent dans les piégeages en prairie. *Camponotus lateralis* est une fourmi que l'on retrouve principalement dans des environnements forestiers. Dans son étude, Vesnic *et al.* (2017) mettent en avant un lien entre les bois morts de gros diamètre et l'établissement des *Camponotus lateralis* en forêt. Pour finir,

un taxon identifié au genre, *Heterothops*, se retrouve dans la litière forestière ou dans les cavités, dans des biotopes humides.

FOR-2 : Ce groupe est là encore entièrement composé d'entomofaune évoluant au sol et comprend quatre taxons : trois Carabidae et un Staphylinidae. Le genre *Quedius* (Staphylinidae) est cosmopolite genre cosmopolite et se rencontre dans divers habitats (forêts, prairies, etc.). On le retrouve dans les débris du sol (litières de feuilles, mousses) ou bien sous les pierres et à proximité des cours d'eau (Hansen *et al.*, 2022). *Pterostichus amoenus* est probablement une espèce à tendance forestière pour l'altitude à laquelle les individus ont été retrouvés. C'est une espèce mal connue, très certainement à cause de sa distribution très réduite, ce qui implique des données écologiques lacunaires (Moret & Gobbi, 2020). On sait qu'elle est particulièrement bien adaptée aux conditions climatiques froides et humides (Sedlmeier & Faille, 2022). Lors des piégeages effectués à Burat, cette espèce n'a été retrouvée qu'en forêt et en faible nombre. Enfin, le taxon *Calathus luctuosus* complète ce groupe. Plusieurs études indiquent qu'il fréquente des milieux ouverts, tandis que Jeannel (1942) le mentionne comme recherchant les bois de pin et étant présent en forêt dans les Pyrénées.

SAPROX : Les espèces saproxyliques occupent une place centrale dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. En raison de leur importance écologique et de leur forte valeur indicatrice, elles ont été traitées séparément et réparties en trois catégories selon leur degré de dépendance au bois mort. Les SAPROX-4 sont dit saproxyliques obligatoires. Ce groupe rassemble les espèces strictement dépendantes du bois mort pour tout ou partie essentielle de leur cycle de vie (développement larvaire, alimentation, reproduction). Les SAPROX-3 sont des espèces exploitant le bois mort de manière opportuniste ou facultative, mais ne sont pas strictement inféodés à ce substrat. Ils peuvent utiliser d'autres ressources trophiques ou occuper différents micro-habitats au cours de leur cycle biologique. Le groupe SAPROX-2 compte les prédateurs associés au bois mort, c'est-à-dire des espèces qui ne se nourrissent pas directement du bois ou de ses produits de décomposition, mais qui sont liées aux communautés saproxyliques en tant que prédateurs ou commensaux.

SAPROX-4 : Dans ce groupe, sept taxons ont été identifiés. Cinq taxons ont été identifiés au genre, ne fournissant ainsi pas plus d'informations écologiques : *Atrecus* (Bouget *et al.*, 2019), *Ampedus*, *Hylastes* et *Rhyncolus*. Le genre *Acalles* a également été attribué à ce groupe, puisqu'il est associé à la litière et au bois mort. Deux Curculionidae ont été identifiés à l'espèce : *Acalles fallax* et *Aparopion chevrolati*. *Acalles fallax* est une espèce saproxylique (Dodelin, 2014) que l'on retrouve sur des

rameaux morts dans la litière des forêts de feuillus (Yunakov *et al.*, 2018). Cette espèce fait l'objet d'un débat sur sa préférence entre les forêts récentes et anciennes, sa préférence semblant varier en fonction des régions : en Italie elle n'est pas présente dans les forêts relictuelles (Perone *et al.*, 2022). *Aparopion chevrolati* est également une espèce saproxylique (Cateau *et al.*, 2016) qui se développe sur des arbres matures voire déperissant. Elle tolère bien les haies pour ces déplacements (Cateau, 2016). Selon Perone *et al.* (2022), cette espèce préfère les forêts de feuillus « altérées ». Même si elle est assez tolérante, son développement implique que la forêt ne soit pas isolée et que son apparition ne soit pas récente (Perone *et al.*, 2022).

SAPROX-3 : Trois taxons composent ce groupe, un Staphylinidae et un Troglossitidae. *Triplax rufipes* (Erotylidae) est une espèce fongicole, xylomycetophage associée aux feuillus (principalement *Fagus*, *Quercus* et *Betula*), avec une préférence pour les *Fomes* sp. et *Pleurotus* sp. et que l'on retrouve dans le bois mort de gros diamètre (Bouget *et al.*, 2019). *Dasycerus sulcatus* Brogniart, 1800 est une espèce saprophage que l'on peut rencontrer dans la végétation en décomposition et les champignons lignicoles ou non-lignicoles, préférentiellement sur le hêtre et le peuplier. Elle se retrouve aussi sur les pins et les chênes ainsi que sur les champignons suivants : *Polyporaceae*, *Coriolus*, *Cerrena*, *Trametes* (Bouget *et al.*, 2019). *Thymalus limbatus* est un coléoptère saproxylophage ayant une large gamme d'habitats arboricoles (feuillus et résineux). Il se développe dans le bois mort de gros diamètre. Héliophile et hygrophile, il est associé à des champignons ligneux ou non-ligneux, tels que *Fomes* et *Pycnoporus* sp. (Bouget *et al.*, 2019).

SAPROX-2 : Un membre du genre *Scydmaenus* a été retrouvé. Ce genre vit dans les zones humides des forêts (ou marais) et se retrouve dans la litière, les mousses, l'humus superficiel et les accumulations de débris végétaux (Orousset, 2018). Ce genre de prédateur est considéré comme saproxylique secondaire (Bouget *et al.*, 2019).

ARB : La catégorie ARB désigne les espèces écologiquement dépendantes des arbres, quel que soit leur habitat. Elle regroupe les taxons dont la vie, l'alimentation ou la reproduction sont liées directement aux structures arborées. Contrairement à d'autres classifications, ARB n'exprime pas un degré d'affinité mais une relation fonctionnelle spécifique avec les arbres, qu'ils soient dans une forêt, une haie, un bosquet ou isolés.

Strophosoma melanogrammum est un polyphage que l'on retrouve sur les conifères et les feuillus à feuillage caduc (Kotásková *et al.*, 2018). Il se rencontre particulièrement sur les pousses de *Sorbus aucuparia*, *Picea abies* et *Fagus sylvatica* (Urban, 1999), ainsi que sur *Quercus*, *Corylus*, *Acer*, *Crataegus* et *Pinus* (Hoffmann, 1950). L'imago

se retrouve aussi dans la végétation herbacée des sous-bois (notamment sur *Rumex obtusifolius* D. C. et *Aric fleuxosa* L.) (Hoffmann, 1950 ; Parry *et al.*, 1990). Quatre Curculionidae (Entiminae) ont été intégrés dans ce groupe : *Phyllobius oblongus*, présent sur des plantes hôtes telles que diverses rosacées, *Acer*, *Corylus*, *Fragaria*, *Pyrus*, *Prunus*, *Malus*, *Rubus*, *Tilia*, *Ulmus campestris* L. (Balalaikins, 2012 ; Hoffmann, 1950), *Phyllobius pomaceus*, que l'on retrouve sur *Alnus Symphytum*, *Corylus*, *Quercus*, *Ribes*, *Vicia*, *Crataegus*, *Filipendula*, *Fragaria*, *Malus*, *Salix* et *Urtica* (Balalaikins, 2012), *Polydrusus cervinus*, qui se trouve sur *Dactylis glomerata* L., 1753 (à l'état larvaire), *Cerasus mahaleb* Mill., *Crataegus*, *Quercus*, *Betula*, *Corylus* et *Acer* (Hoffmann, 1950 ; Rougon *et al.*, 1995), et *Polydrusus manteroi*, une espèce que l'on retrouve généralement sur *Juniperus communis* L. (Hoffmann, 1950). Enfin, les taxons identifiés au genre *Brachytemnus* ont été placés dans cette catégorie. Ces Curculionidae vivent sous l'écorce des arbres, certains dans l'aubier, d'autres dans le bois mort ou pourrissant (Hoffmann, 1986).

VEG : Tous les taxons de ce groupe sont polyphages, certains se concentrant sur toutes les strates végétales (herbacée, arbustive et canopée). Dans ce groupe dominant, dix taxons ont été identifiés au genre. Parmi ces derniers, beaucoup ont fourni assez peu d'informations écologiques précises en raison de leur trop grande diversité.

Par exemple, les genres *Barynotus* et *Otiorhynchus*, peuvent être retrouvés aussi bien en milieu ouvert qu'en milieu fermé. Les genres suivants complètent ce groupe : *Acalyptus*, *Apteropeda*, *Athous*, *Longitarsus*, *Sciaphilus*, et *Tanymecus*. Un autre taxon a été identifié au genre : *Dichotrachelus*. Il s'agit d'un genre orophile, qui se développe à moyenne altitude sur les mousses des pierres ou à plus haute altitude, aux pieds des *Saxifraga* (Delaunay, 2010).

EUR : Les espèces euryèces sont indifférentes à l'ouverture ou à la fermeture du milieu dans lequel elles se trouvent.

Ce groupe écologique est composé de trois taxons à grande tolérance : *Carabus coriaceus* (Dodelin & Lempérière, 2002), *Notiophilus biguttatus* (Eversham *et al.*, 1996) et *Ocypus olens*. Il est aussi composé de taxons ayant une affinité particulière pour les milieux humides, comme *Pterostichus niger* et *Pterostichus vernalis* (Hůrka, 1996 ; Della Roca *et al.*, 2021). Pour finir, deux Hyménoptères complètent ce groupe écologique : *Formica fusca* et *Formica rufa*.

COP : La catégorie COP regroupe des espèces coprophages, dont le cycle biologique dépend des excréments d'animaux. Le corpus est principalement composé d'espèces généralistes exploitant différents types de déjections. Les Coléoptères coprophages identifiés

suivent deux stratégies : les endocoprives, qui se développent directement dans les excréments sans déplacer le substrat, majoritairement chez les Aphodiinae ; et les paracoprives, qui creusent des galeries sous ou près des excréments pour y enfouir une partie de la ressource, comme *Anoplotrupes stercorosus*, *Onthophagus* sp., et *Trypocopris vernalis*. Le groupe COP-4 désigne les coprophages stricts, c'est-à-dire des espèces qui dépendent totalement des excréments pour se nourrir et se reproduire. Leur cycle de vie est entièrement lié à la disponibilité régulière de cette ressource. Le groupe COP-3 regroupe les coprophages préférentiels : ces espèces utilisent principalement les excréments, ce qui leur permet d'atteindre de fortes densités, mais elles peuvent parfois s'alimenter d'autres matières organiques en décomposition comme des végétaux ou des débris divers. Enfin, le groupe COP-2 réunit les espèces opportunistes que l'on rencontre dans les excréments, sans qu'elles en soient dépendantes ; elles exploitent plusieurs types de substrats organiques et présentent une grande diversité écologique.

COP-4 : *Trypocopris vernalis* est une espèce qui préfère les milieux ouverts et secs, mais que l'on peut retrouver en forêt si celle-ci est peu dense (Sonneville *et al.*, 2017). Le genre *Onthophagus* est fortement associé aux excréments.

COP-2 : *Anoplotrupes stercorosus* est un coprophage opportuniste que l'on retrouve aussi bien en forêt que dans les prairies fraîches à proximité des forêts (Sonneville *et al.*, 2017). Il peut cependant être trouvé dans des champignons pourris, de manière accidentelle pour Meirhofer & Athias-Binche (1997), ou de façon fréquente pour Sonneville *et al.* (2017). On le retrouve principalement dans les *Boletus* (L., 1753) et dans le polypore *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, 1920, principalement (Sonneville *et al.*, 2017). L'identification des Aphodiini est complexe, même à partir de spécimens complets. Cette tribu comprend majoritairement des espèces coprophages, mais certaines ne le sont pas strictement. Un taxon du genre *Agrilinus* a été identifié dans le corpus, certaines espèces de ce genre, comme *Agrilinus ater*, peuvent également se nourrir de plantes. Il en va de même pour les *Aphodius* identifiés dans le corpus, bien que leur reproduction dépende de la présence de déjections (Ponel *et al.*, 1992 ; Robinson, 1978). Les *Geotrupes* identifiés ont été classés dans ce groupe car ils ne sont pas uniquement coprophages. Les Histeridae vivent dans des matières d'origine animale (excréments, charognes) ou bien végétale (détritiques, sous les écorces, dans les champignons pourris, les arbres creux, etc.) (Yélamos, 1986 ; Secchi, 2002). Parmi les Histeridae identifiés, un taxon a été déterminé au rang de l'espèce : *Saprinus aeneus*. Cette espèce peut se retrouver dans divers habitats oroméditerranéens voire supraméditerranéens, plus ou moins ouverts (Martín-Vega *et al.*, 2015).

SAPROP : Pour les saprophages, l'identification est restée au genre.

On retrouve *Gibbium* (Ptinidae), les Latridiidae qui sont une famille de saprophages, particulièrement associés au bois mort et jouant un rôle clé dans la décomposition des matières organiques en forêt. Les Tenebrionidae font également partie du groupe des saprophages.

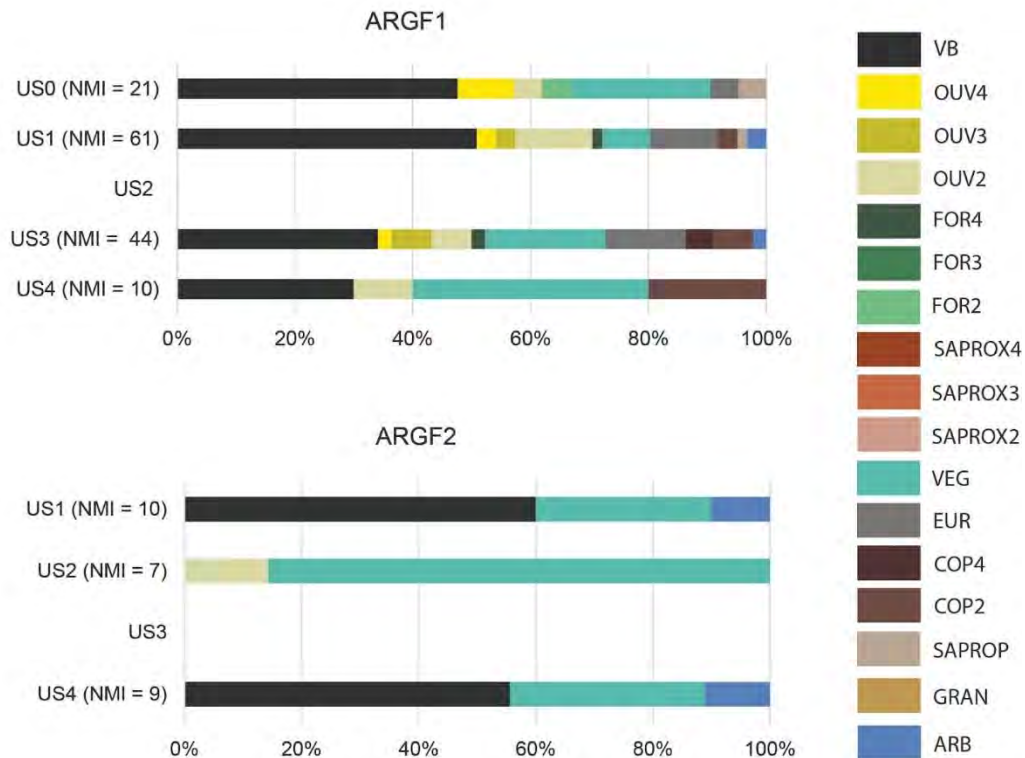


Figure 54 : Répartition des classes écologiques au sein des fosses du site minier des Argentières (halde), exprimée en %. © Parrilla

Dans les fosses du contexte archéologique, l'enregistrement est inégal. ARGF2 est dominé par les marqueurs de végétation, associés à un marqueur d'ouverture pour l'US2. Tout au long de la séquence d'ARGF1, les marqueurs de végétation sont bien représentés. Ils sont associés à des marqueurs d'ouverture, plus francs dans les US0, US1 et US3. Des marqueurs forestiers sont également présents, plus marqués dans l'US3 et l'US1. Les coprophages sont également bien représentés dans les US1, US3 et US4 (fig. 54).

Dans les corpus des vieilles forêts, la classe écologique dominante identifiée est « VEG », quelques saproxyliques apparaissent. Des marqueurs d'ouverture ont été retrouvés seulement dans la vieille forêt de Burat (BURF1). Des coprophages ont été retrouvés dans la vieille forêt de Bois-Neuf (BOIF1 et BOIF2) (fig. 55).

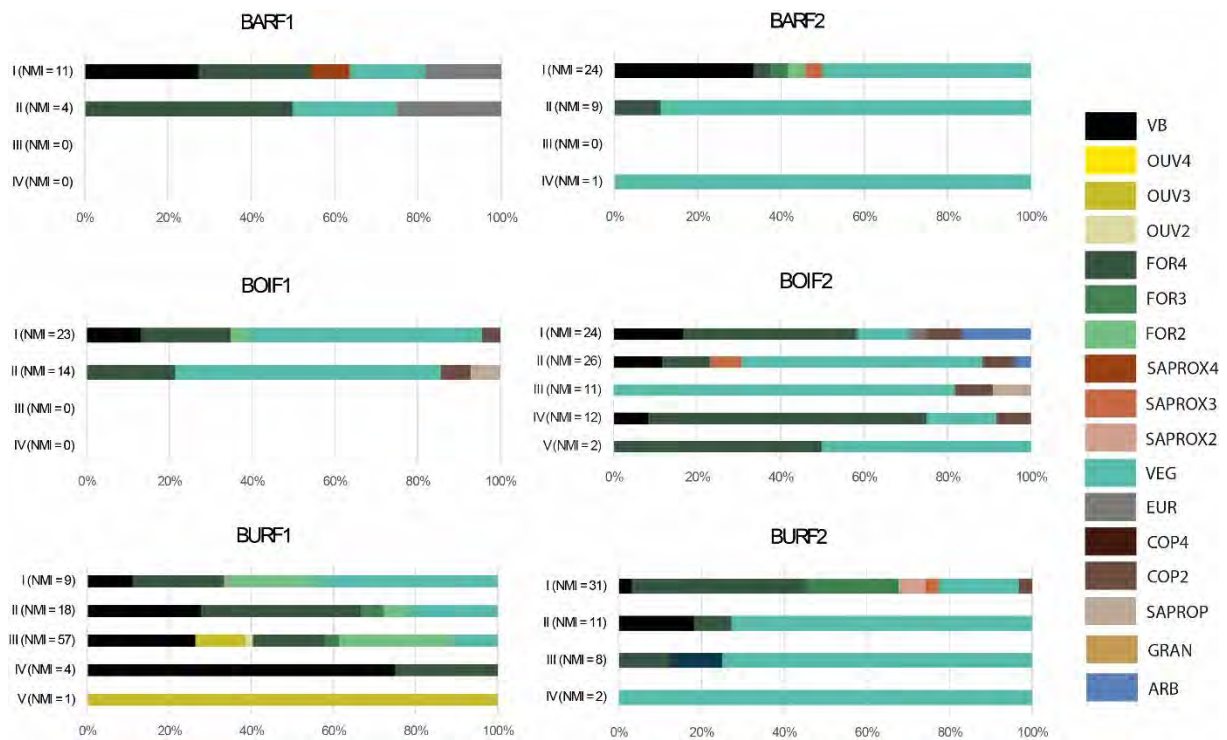


Figure 55 : Répartition des classes écologiques au sein des fosses des vieilles forêts (Barrada, Bois-Neuf et Burat), exprimée en %. © Parrilla

Dans les corpus des forêts anciennes, ce sont également les indicateurs de végétation qui dominent. Les marqueurs d'ouverture se retrouvent dans les fosses suivantes : BERF2 et BERF3, LACF2 et MAGF1. Dans le niveau supérieur de MONF1, un nombre important de saproxyliques ont été retrouvé. Des coprophages ont été identifiés dans les fosses de BERF2, LACF1 et LACF2 (*fig. 56*).

Dans les fosses des prairies d'altitudes, deux ensembles se distinguent. Dans les fosses ARGF3 et MALF1, le groupe écologique lié à la végétation occupe une place importante. À ARGF3, une codominance s'observe entre les catégories écologiques « VEG » et « COP ». BERF1 enregistre une grande diversité de classes écologiques, avec des marqueurs d'ouverture associés à des marqueurs forestiers et des coprophages. À PIAF1, l'enregistrement lacunaire du signal insecte ne permet pas de déterminer une dominance de classe écologique (*fig. 57*).

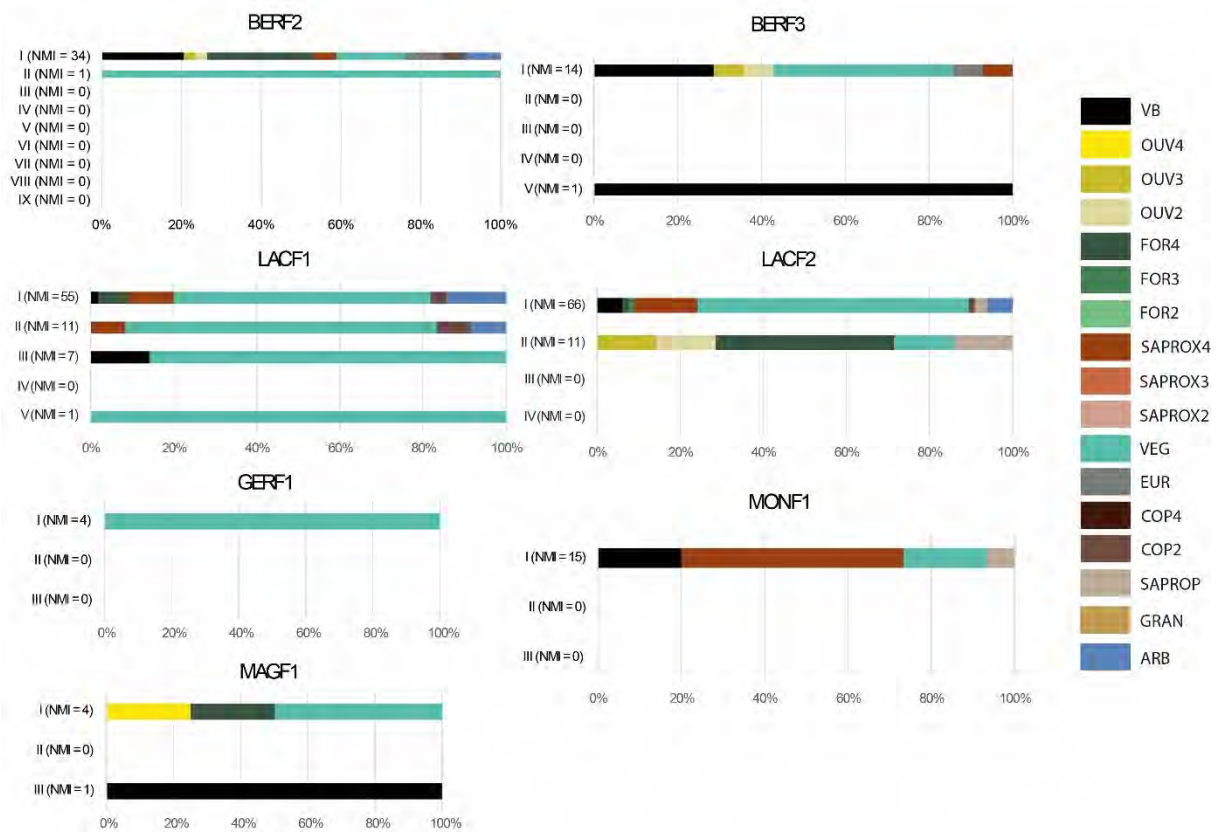


Figure 56 : Répartition des classes écologiques au sein des fosses des forêts anciennes (Bernadouze, Lacore, Gerbonte, Maggiorasca et Montieri), exprimée en %. © Parrilla

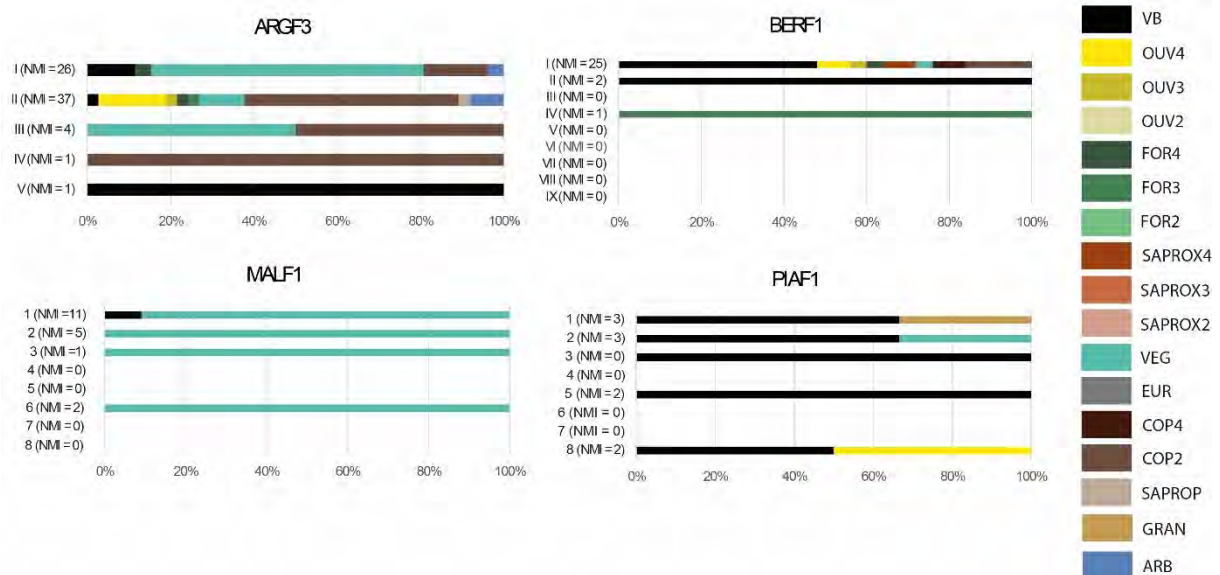


Figure 57 : Répartition des classes écologiques au sein des fosses des prairies d'altitudes (Argentières, Bernadouze, Mainiu et Pian Rosso), exprimée en %. © Parrilla

4. Analyses statistiques des accumulations composites et assemblages anciens

4.1. Propriétés physico-chimiques des sols et enregistrement du signal insecte

Le nombre de sclérites d'insectes enregistré dans les horizons A varie fortement d'une fosse à l'autre (*tab. 50*). Les fosses GERF1, MAGF1 et MONF1 n'ont livré aucun sclérite. Les fosses de BARF1, PIAF1, BARF2, BOIF1 et BURF2 ont livré peu de sclérites d'insectes. Tandis que les fosses de BOIF2 et BURF1 ont livré un nombre important de sclérites.

Tableau 50 : Paramètres mesurés du sol et nombres de restes retrouvés dans les niveaux A

Fosses	Hydromorphie	C/N	pH	Nombre de sclérites
BARF1	0	14,3	4,9	5
BARF2	0	18	5,2	36
BOIF1	0	19,7	3,9	55
BOIF2	0	18	4	91
BURF1	10	16,1	3,7	138
BURF2	0	18,6	4,2	31
GERF1	0	10,2	4,5	0
MAGF1	0	14,4	5,1	0
MONF1	0	9,4	4,4	0
PIAF1	0	13,7	7,8	13

La répartition des valeurs des trois paramètres étudiés (rapport C/N, hydromorphie et pH) est globalement homogène (*tab. 50*), à l'exception du C/N. Le rapport C/N varie de 9,4 pour MONF1 à 19,7 pour BOIF1, indiquant une certaine hétérogénéité. L'hydromorphie des horizons A est nulle dans l'ensemble des fosses, à l'exception de BURF1 (10). En ce qui concerne le pH, les sols sont majoritairement très acides à acide, avec des valeurs comprises entre 3,7 (BURF1) et 5,2 (BARF2). Seule la fosse PIAF1 présente un pH neutre de 7,8.

L'analyse visuelle des liens entre diverses variables du sol (rapport C/N, hydromorphie et pH) et le nombre de sclérites trouvés dans les horizons A des fosses pédo-entomologiques révèle certaines tendances (*fig. 58*). La courbe représentant le rapport C/N indique une relation positive : à mesure que la valeur du C/N augmente, le nombre de sclérites d'insectes augmente également. Toutefois, l'intervalle de confiance reste large et BURF1 apparaît comme un cas atypique. Une tendance similaire se dégage concernant l'hydromorphie, pour laquelle une relation positive est observée. BURF1 influence notablement la courbe avec son score de 10 en hydromorphie alors que les autres niveaux sont à 0 ; plusieurs autres cas

atypiques sont recensés dans cette catégorie (BOIF1, BOIF2 et MONF1). L'intervalle de confiance relatif à l'hydromorphie s'élargit au niveau de la fosse BURF1. En ce qui concerne le pH, la corrélation est négative : plus le pH est élevé, moins on trouve de sclérites. Trois cas particuliers sont identifiés (BURF1, GERF1 et MONF1), et là encore, l'intervalle de confiance est étendu.

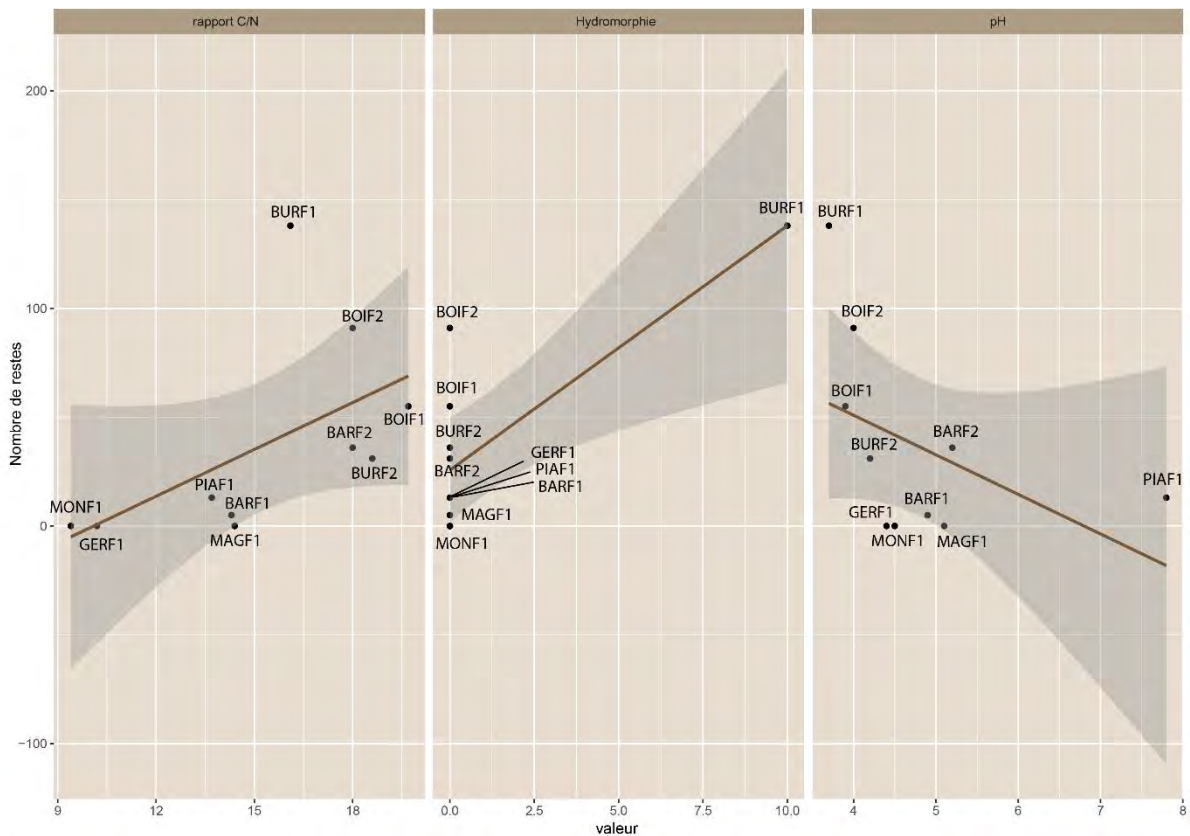


Figure 58 : Exploration visuelle de la relation entre les variables du sol (rapport C/N, hydromorphie et pH) et le nombre de sclérites contenu dans les niveaux A. © Parrilla & Saulnier, sous R

La moyenne des sclérites contenus dans les niveaux A est de 36,9, la simulation de comptage théorique a été effectuée en suivant une loi Poisson de moyenne 36,9. Les comptages observés présentent une forte dispersion, caractérisée par une fréquence accrue de valeurs extrêmes par rapport à la distribution théorique (fig. 59). Cette surdispersion, où la variance excède la moyenne, suggère que le modèle de Poisson classique n'est pas adapté à la description de ces données de comptage. Il convient donc d'envisager l'utilisation de modèles alternatifs, tels que le modèle binomial négatif, pour un ajustement plus approprié.

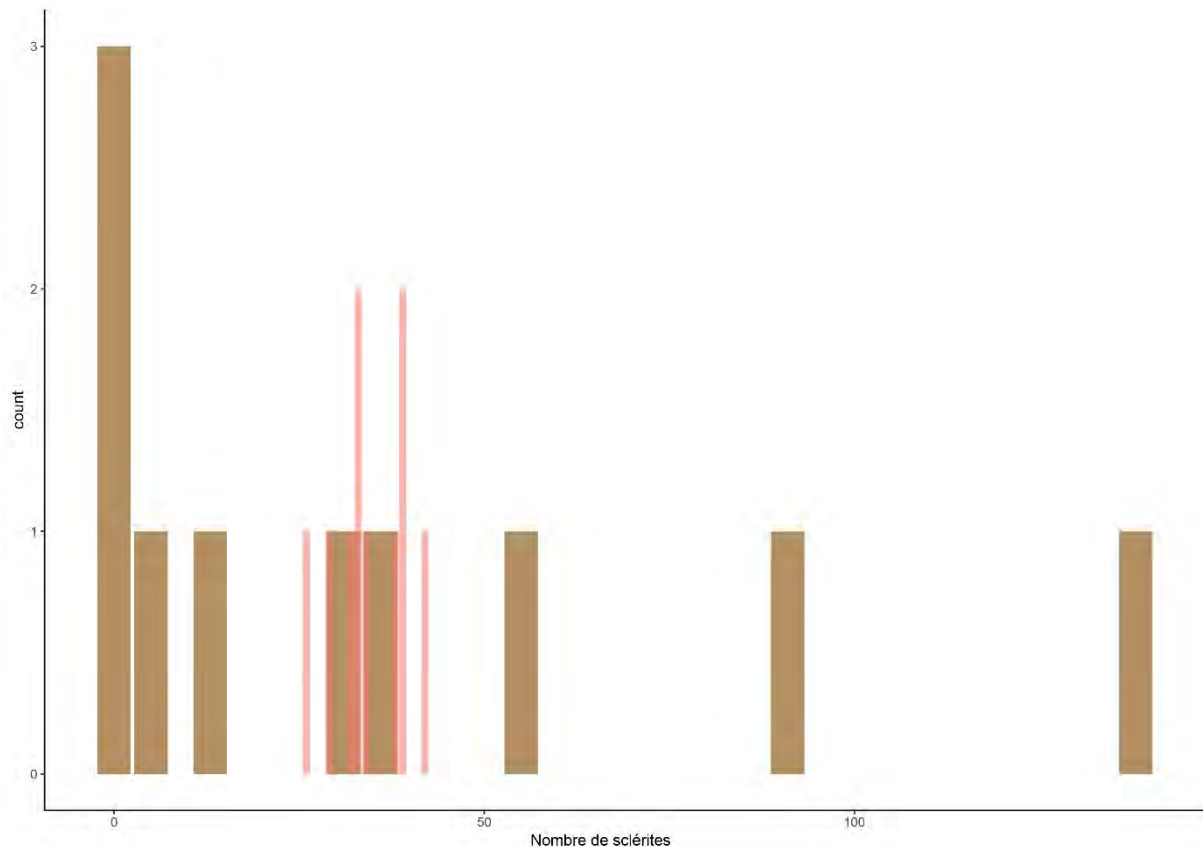


Figure 59 : Graphique montrant les comptages observés (en rouge) et les comptages théoriques (en marron). © Parrilla & Saulnier, sous R

Dans ces modèles, le jeu de données a été modifié, les variables hydromorphie et pH étant devenue catégorielles (*tab. 51*). Ainsi l'hydromorphie est désormais qualifiée par sa présence ou son absence, et le pH est classé au sein de 4 catégories : très acide, acide, neutre ou basique (voir *Chapitre II - Matériels et méthodes*).

Tableau 51 : Données brutes après mutation des données Hydromorphie et pH en variable qualitatives

Fosses	Hydromorphie	C/N	pH	Nombre de sclérites
BARF1	Absence	14,3	Acide	5
BARF2	Absence	18	Acide	36
BOIF1	Absence	19,7	Très acide	55
BOIF2	Absence	18	Acide	91
BURF1	Présence	16,1	Très acide	138
BURF2	Absence	18,6	Acide	31
GERF1	Absence	10,2	Acide	0
MAGF1	Absence	14,4	Acide	0
MONF1	Absence	9,4	Acide	0
PIAF1	Absence	13,7	Basique	13

Le modèle linéaire généralisé utilisant la loi de Poisson révèle une association significative entre les propriétés du sol et le nombre de sclérites d'insectes au niveau A (*tab.*

52). Une augmentation du rapport C/N est liée à une hausse du nombre de sclérites ($\beta = 0,619$; $p < 2 \times 10^{-16}$), ce qui signifie qu'une unité supplémentaire de C/N multiplie le nombre attendu de sclérites par environ 1,86. L'hydromorphie a également un impact important : les sols sans hydromorphie ont beaucoup moins de sclérites que ceux avec une forte hydromorphie ($\beta = -3,147$; $p < 2 \times 10^{-16}$), soit une baisse d'environ 96 %. Pour l'acidité, les sols très acides contiennent nettement moins de sclérites que les sols acides ($\beta = -0,838$; $p < 0,001$), alors qu'un pH basique entraîne une augmentation du nombre de sclérites par rapport aux sols acides ($\beta = 1,433$; $p < 0,001$). Cependant, comme certaines catégories ne contiennent qu'un seul site (comme le rapport C/N présent et le pH basique), il convient de rester prudent dans l'interprétation des résultats. De plus, ce modèle présente une dispersion élevée (> 1) : 14,64257. Le test formel de surdispersion fournit une estimation du paramètre de dispersion de 7,58. Bien que le test ne soit pas significatif ($p = 0,085$), la valeur estimée du paramètre de dispersion reste largement supérieure à 1, ce qui suggère une variabilité excédentaire par rapport aux attentes du modèle de Poisson.

Tableau 52 : Coefficients du modèle généralisé (GLM loi Poisson) expliquant l'abondance des sclérites

Coefficients	Estimate Std.	Error Z	Value	Pr(> z)
Intercept	-4.19720	1.07502	-3.904	9.45e-05
pH Basique	1.43252	0.42815	3.346	0.00082
pH Acide	-0.83770	0.19993	-4.190	2.79e-05
Rapport C/N	0.61877	0.07362	8.404	< 2e-16
Absence hydromorphie	-3.14748	0.30932	-10.175	< 2e-16

Dans le cadre du modèle quasi-poisson, les tendances observées restent similaires (*tab. 53*) : l'hydromorphie exerce un effet significatif sur le nombre de sclérites retrouvés dans les niveaux A lorsqu'elle est nulle, les sclérites diminuant nettement par rapport à une forte humidité (coefficient = -3,15, $p = 0,045$). Le rapport C/N présente une orientation positive sur le nombre de sclérites (coefficient = 0,62, $p = 0,08$), suggérant qu'une augmentation du rapport C/N pourrait être associée à une hausse du nombre de ces derniers, bien que cet effet ne soit pas statistiquement significatif ($p = 0,0795$). Le pH ne révèle aucun effet significatif sur les sclérites. La dispersion résiduelle, mesurée par le ratio de la somme des résidus de Pearson aux degrés de liberté, est élevée (14,64257), indiquant une surdispersion importante, c'est-à-dire que la variabilité des données observées excède celle attendue dans le modèle. De manière générale, le modèle explique une proportion importante de la variance observée dans les résidus ; la déviance résiduelle demeure nettement inférieure à la déviance nulle, indiquant que l'humidité constitue le facteur principal influençant la quantité de sclérites, alors que le pH et le rapport C/N présentent des impacts plus modestes dans ce jeu de données.

Tableau 53 : Coefficients du modèle généralisé (GLM, loi quasi-Poisson) expliquant l'abondance des sclérites

Coefficients	Estimate Std.	Error t	Value	Pr(> t)
Intercept	-4.1972	4.1136	-1.020	0.3544
pH Basique	1.4325	1.6383	0.874	0.4219
pH Acide	-0.8377	0.7650	-1.095	0.3234
Rapport C/N	0.6188	0.2817	2.196	0.0795
Absence hydromorphie	-3.1475	1.1836	-2.659	0.0449

En raison de la forte dispersion détectée dans les modèles Poisson et quasi-Poisson, le choix s'est porté sur un modèle de régression de type négatif binomial. Les analyses mettent en évidence un impact très marqué de l'humidité sur les résidus : lorsque l'humidité est absente, le nombre de sclérites chute nettement (coefficient = -3,77, $p < 0,001$) (tab. 54). De plus, le rapport C/N influence positivement et de manière significative les résidus (coefficient = 0,79, $p < 0,001$), ce qui indique qu'un rapport plus élevé favorise une augmentation du nombre de sclérites. Pour le pH, les effets divergent selon la catégorie : un milieu basique correspond à une hausse notable des sclérites (coefficient = 2,11, $p = 0,008$) tandis qu'un pH très acide tend à limiter leur présence (coefficient = -1,19, $p = 0,062$), bien que cet effet ne soit pas significatif. Le paramètre de dispersion mesuré ($\theta = 4,62$) révèle que le modèle négatif binomial gère efficacement la surdispersion, et la déviance résiduelle faible (10,89 avec 5 degrés de liberté) suggère un ajustement satisfaisant. En résumé, l'humidité et le rapport C/N apparaissent comme les facteurs déterminants pour les résidus, tandis que le pH montre un effet plus modéré, bien que les conditions basiques soient associées à une augmentation significative des sclérites (tab. 54).

Tableau 54 : Coefficients du modèle généralisé (GLM à loi binomiale négative) expliquant l'abondance des sclérites

Coefficients	Estimate Std.	Error z	Value	Pr(> z)
Intercept	-6.6057	2.0923	-3.157	0.00159
pH Basique	2.1064	0.7904	2.665	0.00770
pH Acide	-1.1943	0.6409	-1.863	0.06241
Rapport C/N	0.7905	0.1430	5.527	3.26e-08
Absence hydromorphie	-3.7658	0.8507	-4.427	9.56e-06

La modélisation a été effectuée à l'aide de trois méthodes différentes : le modèle Poisson classique, le quasi-Poisson et le modèle binomial négatif. Parmi ces approches, le modèle binomial se distingue par son AIC le plus faible (75,97), indiquant qu'il s'adapte mieux aux données que le modèle Poisson classique (AIC = 118,87). Ce résultat révèle une surdispersion dans les données. Par conséquent, l'interprétation des effets repose principalement sur le modèle binomial, qui montre que l'hydromorphie et le rapport C/N sont les facteurs majeurs influençant les résidus, tandis que le pH exerce une influence plus limitée.

4.2. Profils de dégradation des sols en fonction de l'histoire biotique du site

Pour cette analyse les technosols, présentant des caractéristiques de dépôts différentes des sols, sont exclus. Les sols des vieilles forêts concentrent le plus de sclérites dégradés (S2 et S3) (*fig. 60*). Les sols des forêts anciennes ont une majorité de sclérites en S1 de dégradation (*fig. 60*). Les prairies sont plus contrastées avec MALF1 et ARGF3 contenant des sclérites en S3 de dégradation et environ la moitié des sclérites dégradés (S2 et S3) (*fig. 60*) les sclérites des fosses PIAF1 et BERF1 apparaissent comme moins dégradés (*fig. 60*).

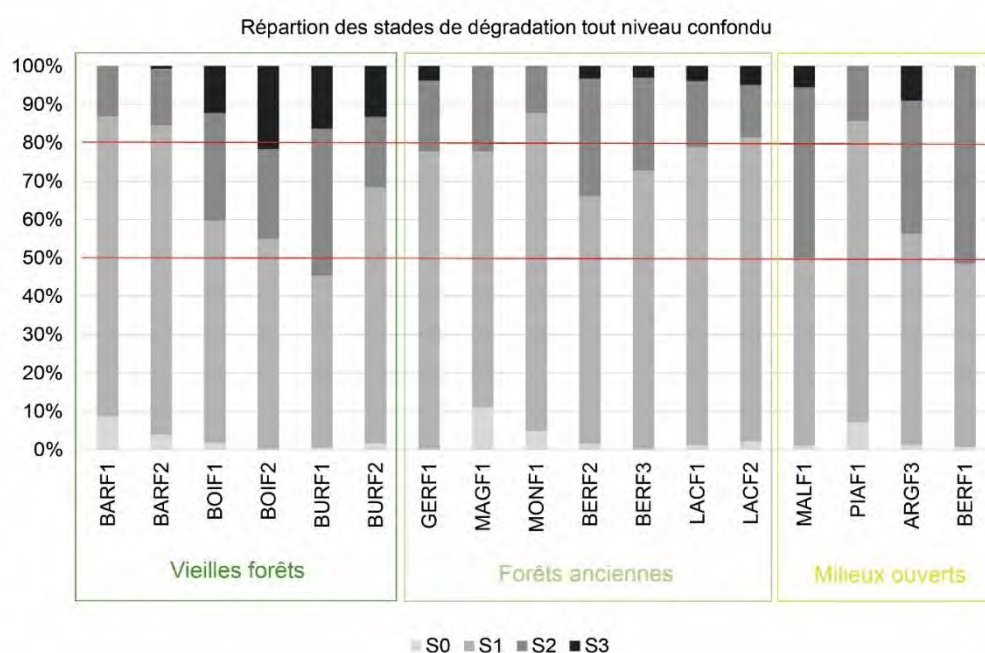


Figure 60 : Répartition des stades de dégradation tout niveau confondu par fosse. © Parrilla

Tableau 55 : Données brutes utilisée dans la régression linéaire multiple (nombre de sclérites, stades de dégradation)

Fosses	Nombre de sclérites	S0	S1	S2	S3
BARF1	23	2	18	3	0
BARF2	155	6	125	23	1
BOIF1	107	2	62	30	13
BOIF2	231	0	127	54	50
BURF1	386	2	173	148	63
BURF2	234	4	156	43	31
GERF1	27	0	21	5	1
MAGF1	9	1	6	2	0
MONF1	41	2	34	5	0
MALF1	90	1	44	40	5
PIAF1	28	2	22	4	0
ARGF3	288	4	158	100	26
BERF1	132	1	63	68	0
BERF2	62	1	40	19	2

BERF3	33	0	24	8	1
LACF1	156	2	121	27	6
LACF2	183	4	145	25	9

Les données brutes suivantes ont été utilisées dans une régression binomiale multiples (tab. 55) de manière à percevoir s'il y a un effet entre l'histoire biotique du milieu et la quantité de sclérites préservés.

Les deux premières dimensions de l'AFC expliquent 94,41 % de la variance (fig. 61). Les vieilles forêts se regroupent à l'exception des fosses de Barrada (BARF1 et BARF2) en raison du nombre de stade 3 observé. Les prairies d'altitudes à l'exception de PIAF1 se regroupent en raison de leur similarité liée à la présence de sclérite en stade 2. Les forêts anciennes elles se regroupent à l'exception de MONF1 et MAGF1 autour des stades 1 de dégradation. Il apparaît à la lecture de cette modélisation que le milieu influe fortement sur les stades de dégradation.

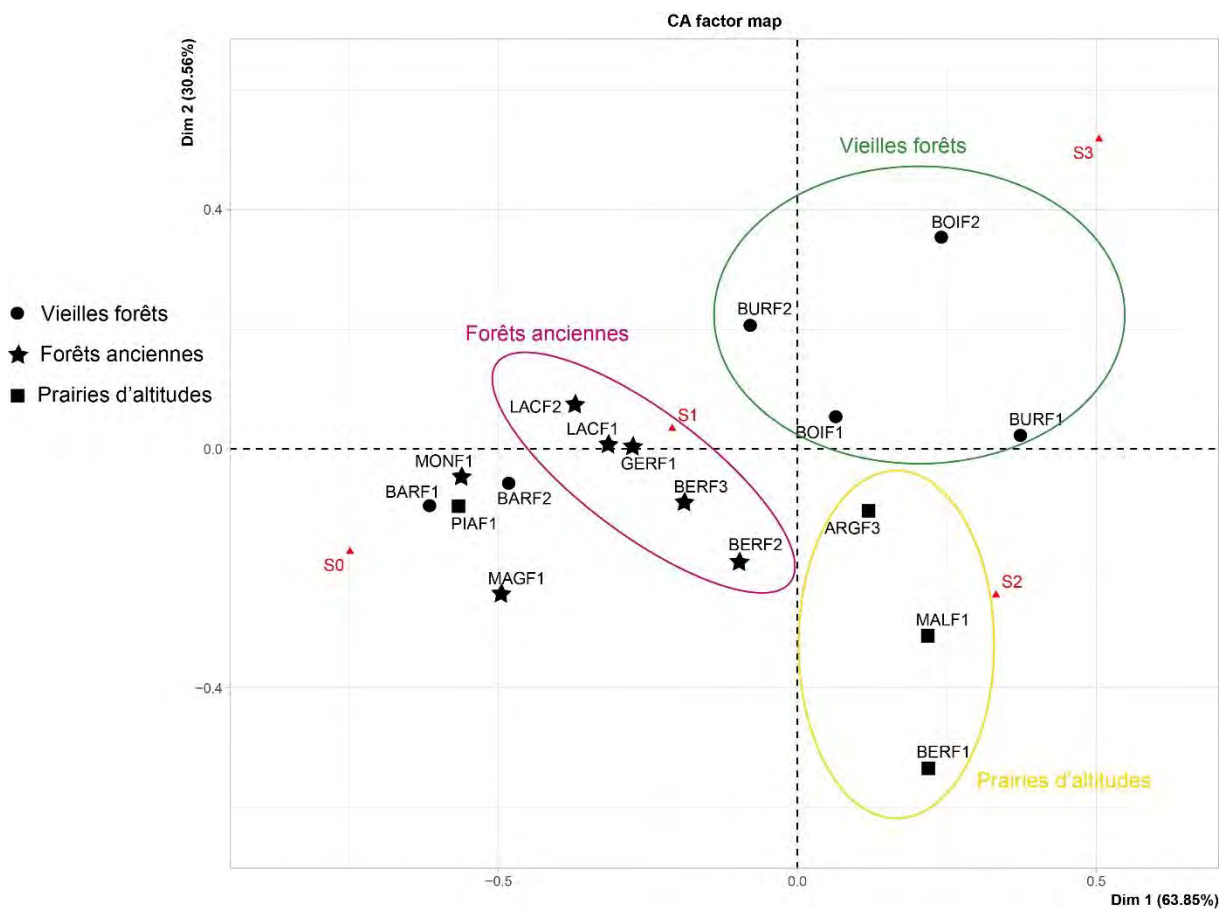


Figure 61 : Modélisation de la régression binomiale, entre les stades de dégradation et le nombre de sclérites dans les fosses pédologiques. © Parrilla & Saulnier, sous R

4.3. Dégradation de la chitine dans les accumulations composites et assemblages anciens

Pour examiner si une relation existe entre les stades de dégradation et les familles d'insectes, un test du χ^2 d'indépendance a été utilisé (voir *Annexe tab. 62*). Cette méthode permet d'évaluer si la répartition des familles diffère significativement selon les stades. Les résultats montrent qu'il y a une organisation au fil du processus de dégradation, ce qui indique que certaines familles d'insectes sont associées à des stades spécifiques.

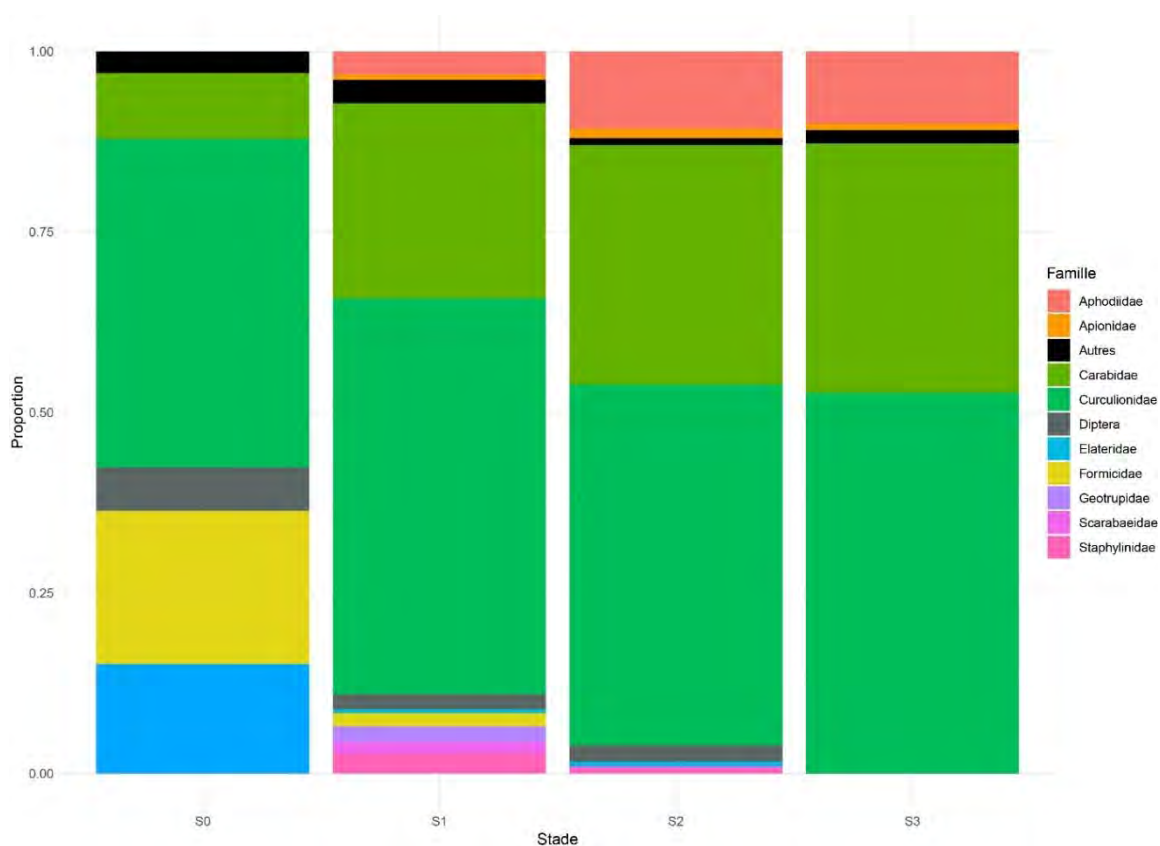


Figure 62 : Composition relative des familles d'insectes selon les stades de dégradation (S0 à S3). © Parrilla & Saulnier, sous R

Une variation dans la distribution des groupes est constatée entre le stade 0 et le stade 3 (*fig. 62*). Les Carabidae et Curculionidae sont globalement les taxons dominants de l'échantillon étudié. La répartition des Curculionidae demeure relativement constante à travers les différents stades de dégradation, tandis que celle des Carabidae tend à augmenter légèrement du stade 1 au stade 3 (*fig. 62*). Les Elateridae sont principalement identifiés au stade 0 sous leur forme larvaire, puis sous forme d'imago deviennent rares aux stades 1 et 2,

et ne sont plus détectés au stade 3. Les Diptères, présents sous forme de pupes, suivent une dynamique comparable. À l'inverse, les Aphodiidae sont absents au stade 0 mais leur abondance croît aux stades 2 et 3 (*fig. 62*). Enfin, les Formicidae sont uniquement observés jusqu'au stade 1.

Les Elateridae sont étroitement liés au stade 0, en raison de la forte présence de leurs larves à ce stade initial. De même, les Formicidae et les Rhyparochromidae montrent une association positive avec le stade 0 ; toutefois, contrairement aux Formicidae, les Rhyparochromidae n'ont été observés qu'occasionnellement au stade 0, avec un seul individu identifié dans un niveau supérieur de MALF1. Les Aphodiidae présentent une association négative avec les stades 0 et 1, mais sont positivement associés aux stades 2 et 3, particulièrement au stade 2. Les Curculionidae affichent une distribution relativement homogène, sans association marquée à un stade particulier (*fig. 63*). Les Carabidae présentent une association légèrement positive avec les stades 2 et 3, et négative avec le stade 0 (*fig. 63*). Le stade 1 présente des résidus faibles, sauf chez les Aphodiidae, indiquant une phase de transition dans les profils de dégradation où la plupart des familles restent présentes (*fig. 63*).

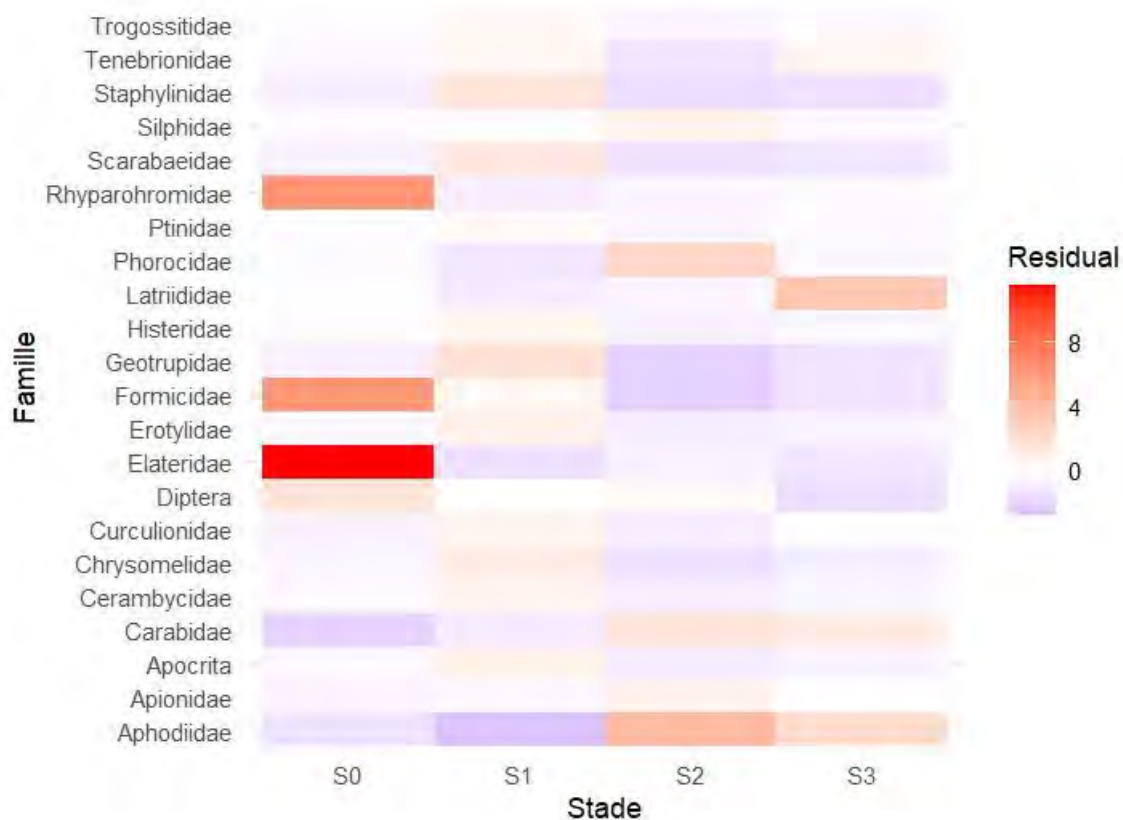


Figure 63 : Répartition des familles d'insectes selon les stades de dégradation (test du χ^2). © Parrilla & Saulnier, sous R

L'association observée entre familles et stades de dégradation soulève la question d'une structuration similaire à l'échelle des taxons, également évaluée à l'aide d'un test de χ^2 (fig. 64).

La colonne correspondant au stade S1 de l'indice DPM montre une forte association de plusieurs espèces de Coléoptères, d'*Acalles fallax* à *Abax parallelepipedus*, avec ce stade (fig. 64). Des effets positifs plus marqués (résidus standardisés > 4) apparaissent également sur la carte, notamment :

Des effets positifs plus marqués (supérieurs à 4) sont visibles sur la carte, notamment avec le S0 de l'indice de DPM :

- Un score de 6 pour *Formica fusca* (Hymenoptera)
- Un score de 5 pour *Megalonotus chiragra* (Hemiptera) et *Camponotus lateralis* (Hymenoptera)
- Un score de 4 pour *Formica rufa* (Hymenoptera) et *Aparopion chevrolati* (Coleoptera)

Certaines espèces présentent des associations positives fortes à des stades, en plus d'associations fortement négatives :

- *Pterostichus amoenus* est fortement associé au S2 de l'indice DPM (avec un score supérieur à 6), l'association négative de ce taxon avec le S1 de l'indice de DPM est toute aussi marquée avec un score inférieur à 6.
- *Carabus convexus* a une corrélation positive marquée pour le S2 de l'indice de DPM (score : 5) et une association négative marquée pour le S1 de l'indice de DPM (score : 4).
- *Pterostichus pumilio* (Coleoptera), les corrélations, bien que moins marquées, indiquent une association plus nette avec le S3 de l'indice DPM.

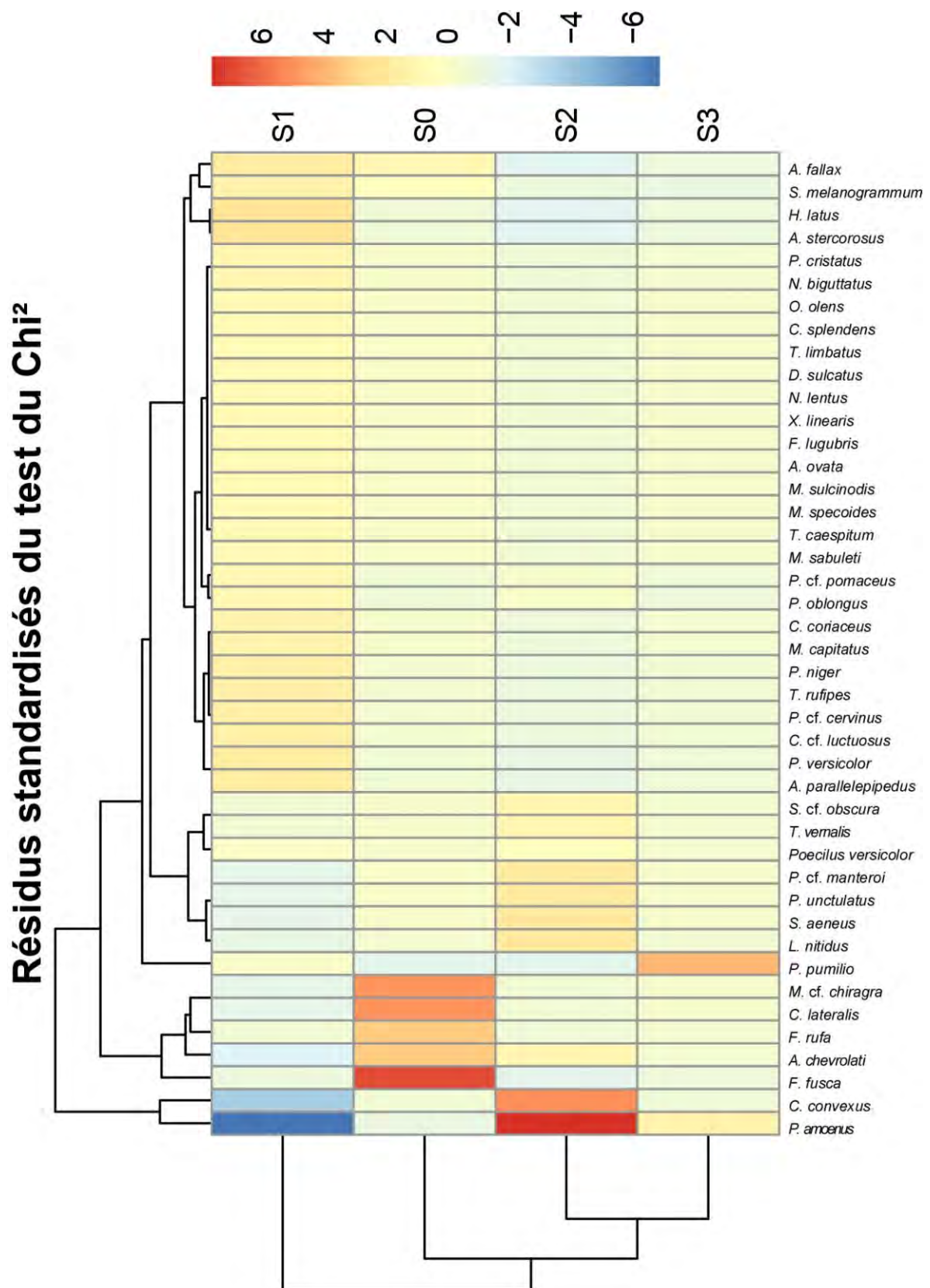


Figure 64 : Heatmap des résidus standardisés obtenus avec le test du χ^2 . © Parrilla & Saulnier, sous R

Le calcul de l'indice de résistance (IR), basé sur deux critères de la cuticule (mélánisation et dureté), met en évidence des d'importantes disparités entre les différents groupes taxonomiques. Les Hyménoptères et les Hémiptères présentent notamment des valeurs IR plus faibles, suggérant une robustesse moindre (*tab. 56*).

Tableau 56 : Résultats de l'évaluation de l'indice de résistance des sclérites d'insectes

Espèce	Famille	Mélánisation	Dureté	IR
<i>Abax parallelepipedus</i>	Carabidae	4	4	4
<i>Acalles fallax</i>	Curculionidae	3	3	3
<i>Amara ovata</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Anoplotrupes stercorosus</i>	Geotrupidae	4	4	4
<i>Aparopion chevrolati</i>	Curculionidae	3	3	3
<i>Calathus cf. luctuosus</i>	Carabidae	4	4	4
<i>Camponotus lateralis</i>	Formicidae	3	2	2.5
<i>Carabus convexus</i>	Carabidae	4	4	4
<i>Carabus coriaceus</i>	Carabidae	4	4	4
<i>Carabus splendens</i>	Carabidae	4	4	4
<i>Dasycerus sulcatus</i>	Staphylinidae	3	3	3
<i>Formica fusca</i>	Formicidae	4	2	3
<i>Formica lugubris</i>	Formicidae	3	2	2.5
<i>Formica rufa</i>	Formicidae	3	2	2.5
<i>Harpalus latus</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Leistus nitidus</i>	Carabidae	3	3	3
<i>Megalonotus cf. chiragra</i>	Rhyarochromidae	3	1	2
<i>Messor cf. capitatus</i>	Formicidae	4	2	3
<i>Myrmica cf. sabuleti</i>	Formicidae	3	2	2.5
<i>Myrmica cf. specoides</i>	Formicidae	3	2	2.5
<i>Myrmica cf. sulcinodis</i>	Formicidae	3	2	2.5
<i>Notiophilus biguttatus</i>	Carabidae	4	4	4
<i>Nudobius lentus</i>	Staphylinidae	3	3	3
<i>Ocypus olens</i>	Staphylinidae	4	3	3.5
<i>Phyllobius cf. oblongus</i>	Curculionidae	4	3	3.5
<i>Phyllobius cf. pomaceus</i>	Curculionidae	4	3	3.5
<i>Poecilus versicolor</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Polydrusus cf. cervinus</i>	Curculionidae	4	3	3.5
<i>Polydrusus cf. manteroi</i>	Curculionidae	4	3	3.5
<i>Pterostichus amoenus</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Pterostichus cristatus</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Pterostichus niger</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Pterostichus pumilio</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Pterostichus unctulatus</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Pterostichus vernalis</i>	Carabidae	4	3	3.5
<i>Saprinus aeneus</i>	Histeridae	4	3	3.5
<i>Silpha obscura</i>	Silphidae	4	4	4
<i>Strophosoma melanogrammum</i>	Curculionidae	4	3	3.5
<i>Tetramorium cf. caespitum</i>	Formicidae	4	2	3
<i>Thymalus limbatus</i>	Trogossitidae	3	3	3
<i>Triplax rufipes</i>	Erotylidae	3	3	3
<i>Trypocopris vernalis</i>	Geotrupidae	4	4	4
<i>Xantholinus linearis</i>	Staphylinidae	3	2	2.5

La classification en trois catégories (« faible » avec un $IR \leq 2.5$, « intermédiaire », et « élevée » avec un $IR \geq 3.5$) ouvre la voie à des questionnements sur d'éventuels biais de conservation différentielle en fonction de la résistance structurale des taxons.

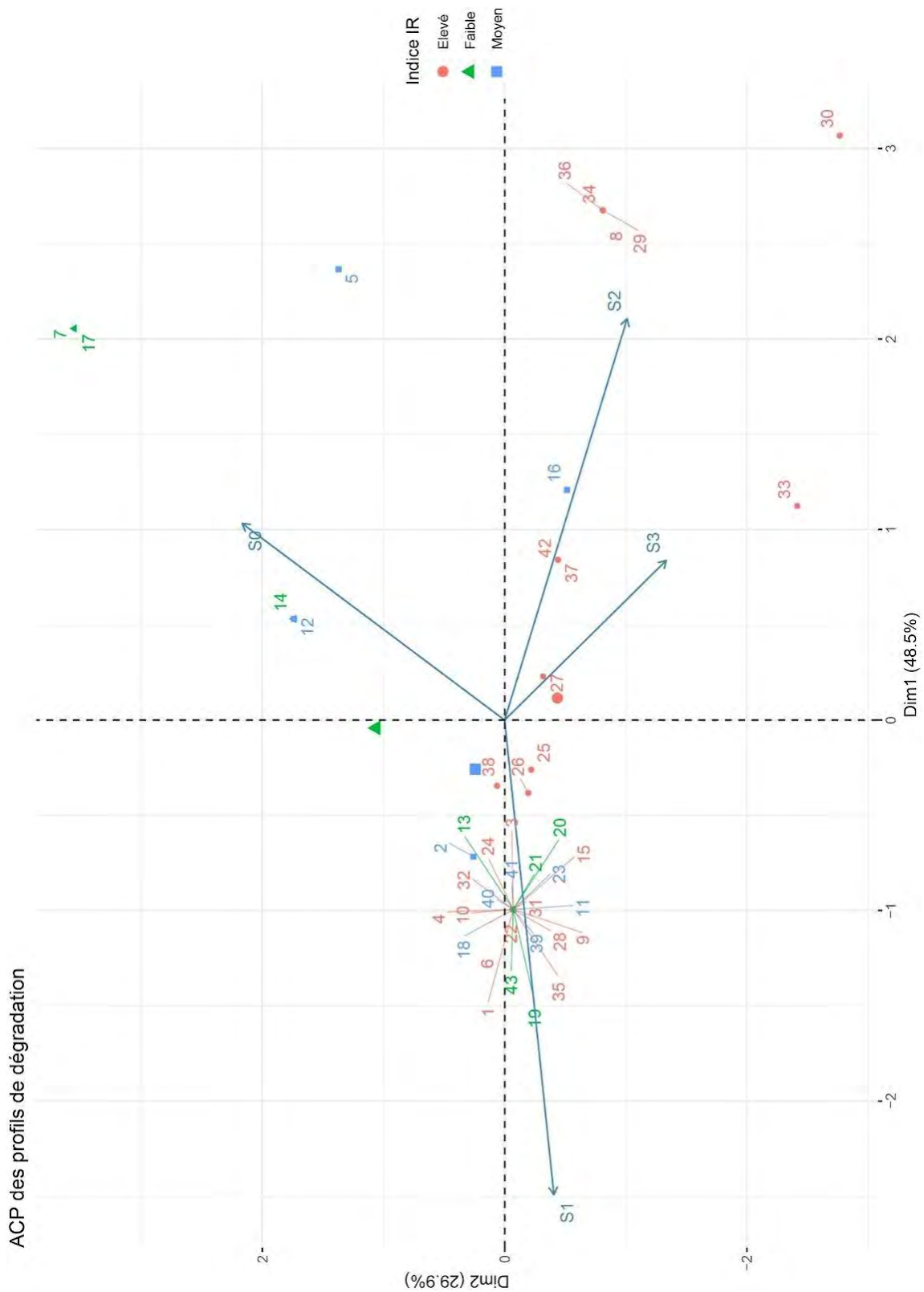


Figure 65 : Résultats de l'ACP entre les stades de dégradation et l'indice IR, avec : 1) *A. parallelepipedus* ; 2) *A. fallax* ; 3) *A. ovata* ; 4) *A. stercorosus* ; 5) *A. chevrolati* ; 6) *C. luctuosus* ; 7) *C. lateralis* ; 8) *C. convexus* ; 9) *C. coriaceus* ; 10) *C. splendens* ; 11) *D. sulcatus* ; 12) *F. fusca* ; 13) *F. lugubris* ; 14) *F. rufa* ; 15) *H. latus* ; 16) *L. nitidus* ; 17) *M. chiragra* ; 18) *M. capitatus* ; 19) *M. sabuleti* ; 20) *M. specioides* ; 21) *M. sulcinodis* ; 22) *N. biguttatus* ; 23) *N. lentus* ; 24) *O. olens* ; 25) *P. oblongus* ; 26) *P. pomaceus* ; 27) *P. versicolor* ; 28) *P. cervinus* ; 29) *P. manteroi* ; 30) *Pt. amoenus* ; 31) *Pt. cristatus* ; 32) *Pt. niger* ; 33) *Pt. pumilio* ; 34) *Pt. unctulatus* ; 35) *Pt. versicolor* ; 36) *S. aeneus* ; 37) *S. obscura* ; 38) *S. melanogrammum* ; 39) *T. caespitum* ; 40) *T. limbatus* ; 41) *T. rufipes* ; 42) *T. vernalis* ; 43) *X. linearis*. © Parrilla & Saulnier, sous R

Les résultats de l'ACP, montrent un regroupement des insectes en fonction des stades de dégradation et de leurs indices de résistance (*fig. 65*).

Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 78,4 % de la variance totale ce qui est significatif (*fig. 65*). Les insectes à indice de résistance faible sont répartis sur la partie négative de l'axe 1 et positive de l'axe 2, qui coïncident avec les stades de dégradation 0 et 1 du DPM, soit les plus faibles. Tandis que les insectes à indice de résistance intermédiaire et élevé sont répartis sur dans toutes les directions des axes et donc ne révèlent pas de lien avec les stades de dégradation (de S0 à S3).

L'ACP montre un regroupement en fonction de l'indice de résistance. Les flèches directionnelles des stades indiquent des fonctionnements distincts, notamment pour le stade 1 (*fig. 65*).

Chapitre IV – Discussion

L'objectif de cette thèse est d'évaluer le potentiel des insectes issus des sols dans les reconstructions des socio-écosystèmes. L'idée directrice est de partir des observations actuelles pour questionner le passé. Ce regard rétrospectif permet d'évaluer les biais induits par les processus *post-mortem* (biologiques, physico-chimiques ou taphonomiques) lors de l'utilisation de la thanatocénose. La robustesse des reconstructions paléoécologiques dépend en effet de la bonne compréhension de ces processus.

La discussion s'articule autour des méthodologies employées pour étudier la conservation des insectes dans les sols et pour évaluer leur potentiel en tant qu'outils de reconstruction socio-écologique. La première section est consacrée à l'identification de bioindicateurs sur différents sites pyrénéens, à partir de campagnes de piégeage menées en sous-bois, en lisière forestière et en prairie ; elle examine également leur pertinence pour analyser les variations de couverture végétale. Cette démarche permet d'établir une base comparative avec le *proxy* fossile afin d'évaluer les pertes entre biocénose et thanatocénose entomologique. La deuxième section analyse l'influence des conditions biotiques et abiotiques sur la conservation des insectes dans les sols, en comparant notamment les environnements ouverts et fermés, ainsi que l'archive sol avec un contexte archéologique (technosol), et en intégrant l'analyse des propriétés physico-chimiques et des usages historiques des sols. Une attention particulière est portée à la conservation différentielle des sclérites d'insectes selon le profil des sols étudiés. La troisième section porte sur la datation des sclérites d'insectes, afin de préciser la plage temporelle du *proxy* et d'orienter efficacement les reconstructions paléoécologiques. Enfin, la quatrième section évalue la pertinence des assemblages et accumulations composites entomologiques pour les reconstitutions paléoécologiques, en se focalisant sur leur sensibilité aux changements de la couverture végétale et aux pratiques pastorales.

1. Structure des communautés et valeurs bioindicatrices des Carabidae

Les Carabidae sont particulièrement sensibles aux variations environnementales, ce qui en font de bons candidats pour une utilisation en tant que bioindicateurs (Koivula, 2011 ; Rainio & Niemelä, 2003). Leur réponse aux perturbations naturelles ou anthropiques (incendies ou coupes forestières) est bien documentée (Koivula, 2011). Ils peuvent également refléter les conditions environnementales ; cependant, ils sont moins précis que les plantes

(Koivula, 2011). Leur utilisation comme bioindicateurs repose sur plusieurs atouts (Langor & Spence, 2006) : des connaissances taxonomiques et écologiques relativement solides, une méthode d'échantillonnage simple et standardisée (*pitfalls*), ainsi qu'une large distribution dans divers types de milieux.

Toutefois, leur intérêt comme bioindicateurs doit être nuancé (Langor & Spence, 2006) : leur forte variabilité saisonnière complique l'interprétation des données et leurs assemblages sont souvent représentatifs d'échelles spatiales très locales, ce qui peut limiter la généralisation des résultats. Mais c'est précisément en cela que ces derniers sont intéressants pour reconstruire, avec une résolution spatiale très fine (celle d'un versant), la dynamique des socio-écosystèmes et les pratiques humaines associées.

1.1. Représentativité des piégeages et limites des données entomologiques collectées

Les résultats issus des piégeages réalisés à Burat sont inégaux, en particulier pour la prairie. Leur représentativité se trouve partiellement biaisée par les contraintes inhérentes à la méthode de collecte utilisée (*pitfall traps*).

En forêt, les *pitfall traps* tendent à sur-représenter les espèces nocturnes, brachyptères, ainsi que les espèces de grande taille (Knapp *et al.*, 2020 ; Spence & Niemelä, 1994 ; Skvarla *et al.*, 2014), au détriment des petites espèces diurnes. Cette tendance se retrouve dans les résultats des piégeages de Burat, où les espèces de petite taille, *Notiophilus rufipes* (n=1), *Pterostichus amoenus* (n=4) et *Pterostichus pumilio* (n=22), ne représentent que 5,7 % du corpus total. Cela suggère une sous-représentation des petits carabes due, très probablement, à la méthode de piégeage. De fortes disparités d'abondance entre les stations sont également observées. La station S3, subdivisée en deux pour les analyses (S3-SB (2021) et S3"-SB (2023)) concentre à elle seule 71 % des individus capturés. Ce déséquilibre n'est pas imputable au double échantillonnage ; la station S3 ayant déjà fourni de nombreux restes d'insectes dès la première campagne. La surreprésentation observée pourrait ainsi refléter des conditions biotiques spécifiques au milieu forestier ; toutes les espèces piégées dans ces stations y sont fréquentes. Malgré les disparités entre stations, l'indice de Chao2, calculé à partir de l'ensemble des stations forestières, indique que la plupart de la diversité au sein du milieu forestier de Burat a été échantillonnée (12,23 pour treize espèces recensées).

Les communautés de Carabidae échantillonnées en lisière forestière présentent elles aussi une diversité importante, suggérant que l'effort d'échantillonnage a permis de restituer

de manière représentative la richesse locale. Dans cet écotone, 74 individus appartenant à dix espèces ont été piégés. Selon Knapp *et al.* (2020), la méthode des *pitfall traps* donne également de bons résultats dans les lisières. Comme en forêt, on observe une sous-représentation des espèces de petites tailles, probablement encore une fois, en lien avec la méthode : *Harpalus latus* (n=1) ; *Notiophilus rufipes* (n=1) et *Pterostichus pumilio* (n=2). Ces trois taxons représentent au total 5,4 % du corpus des lisières. Encore une fois, une certaine disparité entre les stations est à signaler, la station S1-L ayant livré deux fois moins d'individus que les stations S4-L et S5-L. Cette différence s'explique par plusieurs incidents survenus lors du piégeage : un piège a été retrouvé retourné, un autre perdu dès la première relève, et quatre ont été écrasés. Là encore, les espèces collectées dans les lisières de Burat sont toutes fréquentes dans ces milieux. L'estimateur de richesse Chao2 montre qu'une faible part seulement de la diversité potentielle a pu échapper à l'échantillonnage, sans pour autant compromettre la représentativité globale du corpus de lisière (12,37 pour dix espèces observées).

Le corpus des Carabidae de prairie à Burat est limité en raison du faible effort d'échantillonnage. En 2023, une seule station a été piégée. Sur cette station (S6-P), 35 individus appartenant à trois espèces de Carabidae ont été capturés, plaçant ce site au quatrième rang quant à l'abondance des individus piégés à Burat. Parmi les trois taxons identifiés, deux dominent l'assemblage (94 %) : *Bembidion lampros* (n=10) et *Microlestes minutulus* (n=23), toutes deux d'une taille inférieure à 5 mm. Trois individus de grande taille ont également été capturés dans la station S6-P : un *Carabus violaceus purpurascens* et deux *Silpha obscura* (Silphidae, non inclus dans l'analyse). Les pièges *pitfall* sont généralement biaisés en faveur des espèces de grande taille. Cette observation suggère que certains facteurs influencent la composition des communautés de Carabidae, en favorisant les insectes de petite taille dans cette prairie. Selon Gobbi *et al.* (2022), l'utilisation des sols, notamment en milieu montagnard, peut fortement moduler les communautés de Carabidae. Les milieux ouverts soumis à des perturbations anthropiques, comme les prairies de fauche, favorisent les espèces très mobiles (macroptères et de taille < 10 mm), ce qui correspond à la situation observée à Burat. La prairie de Burat est par ailleurs encore pâturée ; cependant, Gobbi *et al.* (2015), dans leur étude sur les Carabidae des prairies alpines, n'ont pas mis en évidence d'effet significatif du pâturage sur les communautés de carabes. La capture de *Carabus violaceus purpurascens* dans les pièges de prairie peut s'expliquer par sa forte mobilité et la relative proximité de la station avec la lisière forestière. L'estimateur de richesse indique que la quasi-totalité des espèces présentes a probablement été échantillonnée (Chao2 = 3,78 pour 3 espèces). Toutefois, cette valeur très basse doit être interprétée avec précaution, car elle

repose sur un effectif limité d'individus et sur l'absence de réplicats lors des sessions de piégeage.

Les résultats issus des piégeages réalisés à Burat soulèvent donc des questions quant à leur représentativité. En effet, selon les travaux de Brigić *et al.* (2014), la richesse spécifique est habituellement plus élevée en prairie qu'en lisière, elle-même plus riche que la forêt. Or, à Burat, la prairie est le milieu qui a livré le moins de taxons, probablement en raison du faible effort d'échantillonnage, mais plus vraisemblablement à cause de l'usage du sol, ou d'une combinaison des deux facteurs.

1.2. Les communautés de Carabidae dans les différents milieux de Burat

L'analyse des données révèle que les assemblages de lisière et de forêt présentent une forte similarité de composition. Cette proximité peut s'expliquer par la continuité de la structure végétale entre ces deux milieux, qui favorise une homogénéité partielle entre les deux communautés entomologiques (Brigić *et al.*, 2014). Elle est renforcée par la similarité entre les facteurs biotiques et abiotiques (végétation, température, ombrage et humidité du sol) qui se prolonge de la forêt vers la lisière. À l'inverse, ces conditions contrastent nettement avec celles de la prairie, plus chaude, plus sèche et plus lumineuse, et dépourvue de litière de feuilles mortes (Brigić *et al.*, 2014). L'écotone de lisière joue un rôle écologique particulier, à la fois zone tampon, habitat spécifique et corridor écologique (Magura, 2002).

Toutefois, malgré les similitudes dans la distribution des taxons entre les modalités forestières et celles de lisières, l'abondance des espèces varie nettement selon les types de milieux. *Abax parallelepipedus*, par exemple, est abondant en forêt (n=53), mais marginal en lisière (n=2). *Leistus nitidus* (n=23) et *Pterostichus amoenus* (n=4), quant à eux, n'ont été trouvés qu'en forêt, de manière exclusive. Ces deux espèces sont donc de bonnes candidates pour être utilisées comme indicatrices d'un milieu de sous-bois. *Harpalus latus* (n=1) est le seul taxon retrouvé exclusivement en lisière forestière (S5-L). La modalité de prairie se distingue par deux espèces exclusives à ce milieu : *Bembidion lampros* et *Microlestes minutulus*.

La diversité α , calculée à partir de l'indice de diversité de Shannon, montre des différences entre les stations, traduisant une forte hétérogénéité dans la composition des assemblages de Carabidae (H' compris entre 0,56 et 1,89). Les stations forestières présentent globalement des diversités plus faibles (en particulier la station S1-SB, avec $H' = 0,556$), tandis que d'autres se distinguent par une richesse spécifique plus élevée, comme la station S2-SB

(avec $H' = 1,89$). Il se peut que cette différence soit liée à une plus grande complexité des micro-habitats ou à des structures végétales plus diversifiées. À l'inverse, les stations de lisière présentent des indices de diversité plus élevés (jusqu'à $H' = 1,72$ en S5-L), ce qui est en accord avec la littérature. Les lisières forestières, en tant que milieux transitionnels, sont en effet reconnues pour favoriser une diversité accrue (Brigić *et al.*, 2014).

Cependant, l'indice de Shannon de la prairie constitue une anomalie ($H' = 0,797$). Avec seulement 3 espèces piégées, elle présente une diversité nettement inférieure à celle attendue pour ce type d'habitat. Les résultats obtenus ici s'éloignent de ceux des travaux antérieurs qui soulignent, au contraire, une richesse spécifique souvent plus élevée dans les milieux ouverts par rapport aux forêts et aux lisières (Elek & Tóthmérész, 2010 ; Magura *et al.*, 2001 ; Magura, 2002). Il est donc probable que cette sous-représentation résulte d'un effort d'échantillonnage insuffisant, ou qu'elle traduise une biocénose entomologique fortement impactée par les activités pastorales. Cependant, en l'absence de réplicats, ceci ne peut être établi.

Les valeurs de dissimilarité de Bray–Curtis révèlent une structuration distincte des communautés en fonction des habitats étudiés. Une faible dissimilarité entre S3-SB et son répliquât S3''-SB confirme la reproductibilité fiable de l'échantillonnage, un effort suffisant d'échantillonnage en 2021 pour cette station (sous réserve d'autres réplifications) ainsi que la similarité marquée des communautés. À l'inverse, l'échantillon issu de la prairie (S6-P) se distingue nettement, indiquant une composition spécifique fortement différenciée. Les échantillons du sous-bois et de la lisière présentent des niveaux intermédiaires de dissimilarité, reflétant des communautés proches tout en mettant en évidence une variabilité interne non négligeable. Ce regroupement des milieux boisés et de lisière est cohérent avec les données de la littérature (Brigić *et al.*, 2014 ; Magura *et al.*, 2001).

Cette structuration des assemblages est corroborée par l'ordination par analyse multidimensionnelle non métrique (NMDS), réalisée sur la base des distances de Bray-Curtis. Celle-ci a produit une représentation bidimensionnelle avec un stress final de 0,065, valeur généralement considérée comme bonne lorsqu'elle est inférieure à 0,1. L'agencement des stations sur l'ordination reflète des regroupements par types de milieux (*fig. 32*), les sous-bois et lisières étant séparés de la prairie et traduisant des similarités plus fortes entre les assemblages issus de milieux écologiquement proches. Les stations de sous-bois tendent à se regrouper, tandis que celles de lisière ne forment pas un groupe clairement distinct et apparaissent proches de certaines stations de sous-bois, ce qui suggère un recouvrement partiel des assemblages entre ces habitats. Un recouvrement que l'on pourrait expliquer par la position des points d'échantillonnages. En effet, la distribution des fosses dans la NMDS semble aussi dépendre de l'altitude de ces dernières. S1-L, S2-SB et S1-SB sont proches

dans la représentation. De la même manière les stations S4-L, S4-SB, S3-SB, S3''-SB et S5-L sont regroupés dans la NMDS et proches en altitude (*fig. 32*). Une proximité notable est observée entre la station S2-SB et la station de lisière S5-L qui constituent les points les plus excentrés de deux groupes précédemment cités. Cette proximité interroge, dans la mesure où les deux stations se situent dans des contextes écologiques distincts : l'une au cœur du peuplement forestier, l'autre à sa périphérie. Elles présentent également une différence altitudinale marquée 1180 m pour S2-SB contre 1680 m pour S5-L. Cette convergence ne semble pas non plus s'expliquer par les caractéristiques superficielles du sol : la litière de la station S2-SB est constituée de feuilles de feuillus et de conifères, tandis que celle de la station S5-L est majoritairement constituée de feuilles de conifères, composition que l'on retrouve pourtant dans d'autres stations très différentes, comme S1-SB et S4-SB.

Les analyses statistiques réalisées sur le corpus de Burat révèlent un effet significatif du type de milieu sur la composition des communautés de carabes ($F = 2,64$; $R^2 = 0,47$; $p = 0,007$), indiquant que le facteur « milieu » explique environ 46,8 % de la variance observée. Cette valeur reste modérée et suggère que des facteurs locaux peuvent également jouer un rôle important dans la structuration des communautés de carabes à Burat. L'analyse statistique *pairwise* révèle une différence significative entre la lisière et le sous-bois, suggérant une organisation des communautés de coléoptères carabiques en fonction du micro-habitat. Cette organisation, d'intensité modérée ($R^2 = 0,30$), pourrait résulter des variations observées dans les conditions microclimatiques et la structure des habitats concernés. En revanche, l'absence de différences notables avec le corpus trouvé en prairie suggère que les assemblages présents dans ce milieu ne se distinguent pas substantiellement de ceux identifiés dans les autres habitats étudiés. Il est probable que cette absence de distinction soit attribuable à la limitation engendrée par un échantillonnage insuffisant de cette modalité.

1.3. Des espèces bioindicatrices ?

Les analyses statistiques menées à l'aide de l'indicateur Dufrêne-Legendre n'ont pas permis d'identifier des espèces indicatrices claires pour les milieux de sous-bois, de prairie ou de lisière. Ce résultat peut s'interpréter de plusieurs façons : il peut refléter une insuffisance du nombre de réplicats ou de stations, limitant ainsi la détection d'associations statistiquement robustes entre espèces et types de milieux, ou s'expliquer par la proximité écologique entre lisière et sous-bois (continuité du couvert forestier).

Cependant, malgré l'absence de résultats significatifs issus des tests statistiques, certaines tendances écologiques apparaissent clairement dans les données : plusieurs espèces montrent des affinités marquées pour des milieux de sous-bois ou ouverts.

Parmi les espèces les plus représentatives des milieux ouverts à Burat, *Microlestes minutulus* et *Bembidion lampros* se distinguent par leur association exclusive à la prairie, suggérant une préférence nette pour les environnements ouverts, comme l'indique la littérature ; *B. lampros* est bien connue pour être une espèce diurne et héliophile (Loreau, 1984 ; Luff, 2007). À l'inverse, *Leistus nitidus* (n=23) et *Pterostichus amoenus* (n=4) ne sont présents qu'en sous-bois sur le site de Burat, témoignant d'une forte affinité pour les milieux fermés. La présence exclusive de *Leistus nitidus* dans la station S3-SB peut traduire une préférence stationnelle marquée pour ce type de milieu. Cette répartition restreinte suggère une affinité écologique particulière, probablement liée aux conditions spécifiques offertes par la mousse qui recouvre la station (*Thuidium tamariscinum*), maintenant une certaine humidité ; *Leistus nitidus* étant une espèce fortement associée aux environnements humides (Jeannel, 1941). Dans leur étude, Quezel *et al.* (1950) ont signalé *Leistus nitidus* sur une station faiblement ensoleillée et très humide, présentant une mousse et un couvert arboré, ce qui est cohérent avec la distribution de l'espèce dans nos piégeages. L'observation de *Pterostichus amoenus* en sous-bois et à basse altitude est particulièrement intrigante, dans la mesure où cette espèce est habituellement associée à l'étage alpin (Moret & Gobbi, 2020).

D'autres espèces montrent également des affinités écologiques en accord avec les données de la littérature. *Harpalus latus* n'a été rencontré qu'en lisière ; cette observation isolée concorde avec les données écologiques rapportées par Jeannel (1942), qui indique que l'espèce se trouve dans les bois, sous la litière de feuilles, et plus spécifiquement sur des sols sablonneux. *Abax parallelepipedus*, espèce typiquement forestière, n'a été détectée qu'à partir de 1390 m d'altitude (station S3-SB). Sa fréquence est plus élevée en sous-bois qu'en lisière, où il n'a été retrouvé qu'à deux reprises. Cette distribution est cohérente avec les observations de Brigić *et al.* (2014), qui notent une préférence pour la forêt, mais également une possible présence dans des habitats adjacents en continuité structurelle. Des travaux antérieurs (Magura *et al.*, 2001) suggèrent cependant que ce taxon peut atteindre des abondances comparables dans des habitats avec un degré d'ouverture variable.

Plusieurs autres espèces à affinité forestière ont été capturées aussi bien en sous-bois qu'en lisière, notamment *Carabus problematicus*, *Carabus splendens*, *Laemostenus oblongus* et *Pterostichus pumilio*, suggérant une capacité de déplacement entre deux milieux écologiquement proches. À cela s'ajoutent des espèces à répartition plus ubiquiste et généraliste, comme *Pterostichus cristatus*, *Pterostichus madidus* et *Notiophilus rufipes*.

Enfin, *Carabus violaceus purpurascens*, bien qu'ayant un statut d'espèce forestière, apparaît comme l'une des plus ubiquistes du corpus de Burat. Sa présence à la fois en sous-bois, en lisière et en prairie (malgré les faibles effectifs) suggère une grande plasticité écologique, ce qui en fait potentiellement une des espèces les moins indicatrices du cortège étudié.

L'interprétation écologique des occurrences met en lumière des préférences d'habitat relativement nettes pour certaines espèces, en accord avec la littérature. Ces observations restent toutefois à considérer avec prudence, compte tenu du faible échantillonnage, en particulier en prairie.

Comme pour le site de Burat, l'analyse des assemblages de Carabidae à Bernadouze met en évidence certaines tendances écologiques. L'échantillonnage plus poussé réalisé dans la prairie de Bernadouze, par rapport à celui de Burat, permet d'interroger la capacité des Carabidae à refléter l'ouverture ou la fermeture du milieu selon les taxons. Malgré le faible échantillonnage du sous-bois, ce dernier demeure utile pour comparer les occurrences à celles observées à Burat, tout en prenant en considération les spécificités propres à chaque site (*tab. 11*).

Malgré le déséquilibre de l'échantillonnage entre les deux milieux, quelques observations intéressantes émergent. *Abax parallelepipedus*, espèce forestière, a été retrouvée à Bernadouze, majoritairement en sous-bois (n=3), mais aussi en prairie (n=1). Cela confirme son affinité pour les milieux fermés et sa potentielle capacité de dispersion vers des habitats adjacents (Brigić *et al.*, 2014).

De façon plus inattendue, *Carabus violaceus*, également considéré comme une espèce forestière, présente ici un schéma inverse : il est faiblement représenté en sous-bois (n=2) et plus abondant en prairie (n=13). Cette distribution pourrait refléter un comportement opportuniste, cette espèce de grande taille étant très mobile, favorisé par des conditions locales particulières en lien avec l'environnement tourbeux.

Pterostichus pumilio, espèce considérée comme forestière (Ponel *et al.*, 1999), a été capturée uniquement en sous-bois à Bernadouze, renforçant l'hypothèse de son statut de bioindicatrice des milieux boisés dans les Pyrénées. En revanche, *Laemostenus oblongus*, espèce considérée comme forestière et présente uniquement dans les milieux fermés à Burat (sous-bois et lisière), a également été retrouvée en prairie à Bernadouze (n=2). Ce comportement plus flexible pourrait refléter une tolérance écologique plus large que celle généralement décrite dans la littérature.

Enfin, une différence notable est observée dans la distribution de *Pterostichus madidus*, espèce à large répartition, généralement considérée comme généraliste. Alors qu'à Burat, elle est uniquement retrouvée en lisière (n=11) et en sous-bois (n=9), sa présence est attestée à Bernadouze aussi bien en sous-bois (n=2) qu'en prairie (n=13). Ces résultats confirment la plasticité écologique de ce taxon. L'absence de *Pterostichus madidus* dans les pièges de la station S6-P de Burat peut tenir à un effort de piégeage réduit sur cette station dans cette dernière ou à une variabilité locale des dynamiques d'occupation liée aux conditions spécifiques des habitats. Par ailleurs, il convient de signaler une observation notable concernant *Harpalus latus*, identifié en lisière forestière à Burat (S5 ; n=1) ainsi qu'en prairie à Bernadouze (n=2). Selon Coulon & Boucher (1985), *Harpalus latus* est une espèce caractéristique des prairies et des landes. Ces données suggèrent que ce taxon est préférentiellement associé aux milieux ouverts mais, du fait d'une certaine plasticité écologique, peut aussi être rencontré en contexte forestier, comme le souligne Jeannel (1942) et comme l'indiquent les piégeages de Burat.

Ces éléments soulignent l'importance des conditions de micro-habitats et des modalités d'échantillonnage dans la détection des préférences écologiques, et invitent à la prudence dans les généralisations.

À Bernadouze, comme à Burat, plusieurs espèces présentent une préférence marquée pour les milieux ouverts. *Bembidion lampros*, par exemple, demeure exclusivement associé à la prairie à Bernadouze.

Cette espèce est également associée à d'autres taxons caractéristiques des habitats peu ou pas ombragés, confirmant l'identité écologique spécifique des milieux de prairie. On retrouve ainsi, des espèces telles que *Amara montivaga* (qui préfère les habitats sans ombre, type prairie ou pâturage ; Hůrka, 1996), *Calathus erratus* (avec une abondante bibliographie qui tend à montrer que cette espèce est pionnière dans les milieux ouverts perturbés ; Gůth *et al.*, 2006) ou encore *Harpalus rufibarbis* (associé aux prairies ouvertes et sèches ; Eyre *et al.*, 2005). *Poecilus versicolor*, particulièrement abondant (n=44), s'impose par ailleurs comme un marqueur fort de la prairie, en cohérence avec sa tolérance aux habitats ouverts dépourvus de couverture arborée, telle que documentée dans la littérature (Hůrka, 1996 ; Della Roca *et al.*, 2021).

À Bernadouze, *Carabus convexus* constitue un cas particulier. Classiquement associé aux forêts (avec une tolérance aux milieux ouverts ; Magura *et al.*, 2021), il est ici exclusivement capturé en prairie. Cela pourrait traduire une forte plasticité écologique locale, des conditions de micro-habitats atypiques sur les stations de prairies, ou un effort de piégeage insuffisant en sous-bois n'ayant pas permis de le détecter.

Le milieu forestier est, quant à lui, bien représenté avec des espèces telles que *Carabus auronitens*, *Pterostichus colasi* et *Pterostichus xatartii*, taxons qui soulignent la sélectivité de certaines espèces pour des habitats fermés. Cet assemblage forestier est partiellement nuancé par la présence de quelques espèces plus généralistes, telles que *Pterostichus cristatus* ou *Nebria brevicollis*. La distribution de ce dernier taxon tend néanmoins à se concentrer en sous-bois, en accord avec son écologie connue (Luff, 2007).

Ces observations témoignent d'une structuration écologique relativement nette entre habitats ouverts et fermés, en dépit de certaines divergences ponctuelles ou inversions locales des tendances classiques.

L'analyse comparative des communautés de carabiques entre les sites de Burat et Bernadouze met en évidence des tendances écologiques globalement cohérentes, tout en révélant certaines singularités locales. En effet, les forêts de Burat (vieille forêt) et de Bernadouze (forêt ancienne) présentent des caractéristiques écologiques et historiques distinctes, susceptibles d'influencer la composition des communautés de carabiques. La forêt de Burat a été modérément impactée par les activités humaines historiques, avec les dernières coupes réalisées dans la partie haute de la forêt au XIX^e siècle (Borde, 2024 ; Savoie *et al.*, 2011). À l'inverse, la forêt de Bernadouze demeure un espace géré pour la production de bois (futaie jardinée). Elle reste soumise à des interventions sylvicoles régulières et porte les traces d'une histoire d'exploitation longue, marquée dès le début du Moyen Âge par le charbonnage, dont l'activité s'est intensifiée à l'époque moderne, en particulier à partir du milieu du XVII^e siècle (Fouédjeu, 2022 ; Saulnier *et al.*, 2020). Une autre différence majeure entre ces deux sites réside dans la nature de leurs milieux ouverts. À Burat, la prairie échantillonnée se caractérise par un environnement relativement sec, tandis qu'à Bernadouze les captures ont été effectués en bordure d'une tourbière. Ce milieu humide très particulier, comme l'ont souligné les travaux d'E. Campan, abrite une proportion importante d'espèces généralistes et hygrophiles (Campan *et al.*, 2022).

Si les données issues des deux sites confirment la structuration classique des assemblages en fonction de l'ouverture du milieu, avec un cortège de sous-bois distinct des cortèges de prairies, des nuances notables apparaissent. À Burat, forêt plus mature et plus hétérogène, les communautés sont dominées par des espèces forestières robustes, souvent brachyptères. Les milieux ouverts présentent une diversité plus faible, probablement en raison d'un effort d'échantillonnage plus limité et de la persistance d'un pâturage actif susceptible de contraindre la composition des communautés. À l'inverse, la prairie de Bernadouze, où les pratiques pastorales se sont réduites, accueille un cortège plus riche d'espèces spécialistes des milieux ouverts, traduisant probablement une dynamique post-pastorale.

La richesse spécifique des stations de lisière confirme leur rôle complexe : elles abritent à la fois des espèces forestières et des espèces généralistes. Si les tendances générales concordent avec les grands modèles de distribution des carabes selon les gradients d'ouverture et de gestion (Magura, 2002 ; Brigić *et al.*, 2014), la variabilité observée entre les sites et les stations rappelle quant à elle l'importance des conditions de micro-habitat, de l'histoire de la gestion et de l'intensité d'échantillonnage dans la compréhension des communautés. En somme, malgré les contraintes méthodologiques, les deux sites montrent des dynamiques contrastées mais complémentaires, révélatrices de trajectoires écologiques différenciées.

Peu d'espèces de Carabidae (n=9) sont communes entre le registre fossile et les espèces actuellement piégées sur les sites de Bernadouze et Burat. En combinant les données issues des deux sites, on obtient toutefois des indications sur la valeur bio-indicatrices de certains taxons (*tab. 57*), utilisables dans l'interprétation des corpus anciens. *Carabus convexus* et *Poecilus versicolor* sont strictement associés aux milieux ouverts, tandis que *Leistus nitidus* et *Pterostichus amoenus* le sont aux milieux fermés. *Pterostichus pumilio* est un taxon associé au milieu forestier fermé, avec une légère tolérance à la lisière forestière, tandis que *Abax parallelepipedus*, *Carabus splendens* et *Pterostichus cristatus* peuvent se rencontrer dans les petites trouées forestières en continuité avec le couvert boisé. Ces derniers pourraient donc être les témoins d'un boisement plus ou moins éloigné.

Tableau 57 : Taxons communs au registre fossile et aux piégeages actuels, associés au milieu de leurs occurrences actuelles

Espèce	Milieu de capture
<i>Abax parallelepipedus</i>	Milieu forestier fermé, tolérance trouée forestière
<i>Carabus convexus</i>	Milieu ouvert
<i>Carabus splendens</i>	Milieu forestier fermé, tolérance trouée forestière
<i>Leistus nitidus</i>	Milieu forestier fermé
<i>Poecilus versicolor</i>	Milieu ouvert
<i>Pterostichus amoenus</i>	Milieu forestier fermé
<i>Pterostichus cristatus</i>	Milieu forestier fermé, tolérance trouée forestière et lisière
<i>Pterostichus pumilio</i>	Milieu forestier fermé, tolérance à la lisière forestière

2. Qualité d'archivage des sols et résistance à la décomposition des sclérites

Cette section examine les modalités de conservation différentielle des sclérites d'insectes, entre les différents sites analysés et au sein d'un même point d'échantillonnage.

L'analyse s'articule autour de deux axes principaux : (1) l'étude de la variabilité de la préservation des sclérites d'insectes en fonction des types de sols montagnards échantillonnés ; (2) l'analyse de la conservation différentielle des taxons, en identifiant les facteurs responsables de la représentation inégale des différents ordres tels que les Coléoptères, les Hyménoptères et les Diptères au sein des assemblages et accumulations composites.

La préservation des vestiges biologiques constitue une contrainte majeure pour toute tentative de reconstruction paléoécologique ou paléoenvironnementale (Kenward, 2009). Certains ordres d'insectes témoignent d'une plus grande résistance aux processus de dégradation (Kenward, 2009), cependant, des disparités de préservation peuvent également être observées au sein de ces derniers (Buckland & Coope, 1991). Ces différences résultent de processus complexes et multifactoriels incluant notamment les propriétés physico-chimiques du sol, la nature des parties anatomiques, et les dynamiques post-dépositionnelles (Buckland & Coope, 1991). L'analyse de ces dynamiques revêt une importance essentielle pour apprécier la représentativité des accumulations composites d'insectes et, par conséquent, la robustesse des interprétations paléoécologiques qui en découlent.

2.1. Les conditions de conservation, un facteur déterminant mais multifactoriel

Il est largement admis que la préservation des vestiges entomologiques dépend du maintien de conditions environnementales optimales, telles que l'anoxie et l'engorgement en eau, aussi bien lors de l'enfouissement qu'au cours des phases post-dépositionnelles. Dans sa synthèse sur l'archéologie des invertébrés, Kenward (2009) distingue deux étapes essentielles dans le processus de préservation à long terme des sclérites : d'une part, l'incorporation des insectes dans le sol et d'autre part, leur résistance aux dynamiques pédologiques et taphonomiques.

Parmi les facteurs les plus fréquemment mentionnés dans la littérature figure l'anoxie, généralement couplée à l'engorgement en eau, considérée comme un facteur clé de la limitation de la dégradation bactérienne et fongique. Plotnick (1986) met en évidence une dégradation légèrement plus rapide des restes dans des contextes oxygénés, comme le démontre son étude sur la décomposition de carcasses de crevettes, soulignant ainsi la sensibilité de l'exosquelette des arthropodes à l'oxygénation du milieu. Briggs & Kear (1993) ont également montré que la décomposition s'accélère en présence d'oxygène, tandis que l'anoxie inhibe le développement des bactéries responsables des processus de dégradation

(Briggs *et al.*, 1998). Néanmoins, certaines études ont identifié d'autres mécanismes de préservation, montrant la complexité de ces derniers. Hopkins (2000, *in*: Kenward, 2009) souligne par exemple le rôle des tanins présents dans la sphaigne des milieux tourbeux, dont les propriétés antimicrobiennes participent à la stabilisation des matières organiques. Enfin, Kenward & Hall (2000), dans un contexte urbain, insistent sur l'importance du maintien des conditions du dépôt pour la conservation des sclérites d'insectes, notant que les dépôts étudiés étaient souvent affectés par des mouvements phréatiques (naturels) et par les activités anthropiques.

Les résultats de cette étude indiquent que, même en l'absence d'anoxie (pour l'ensemble des sites) et d'engorgement permanent (seule la fosse BURF1 a un engorgement semi-permanent sur la majorité de ses niveaux), des vestiges d'insectes ont été identifiés dans toutes les fosses échantillonnées. Toutefois, la quantité de fragments retrouvés varie significativement selon les sites.

Pour les sols :

- Un nombre anecdotique (9 à 50 fragments) a été observé pour BARF1, BERF3, GERF1, MAGF1, MONF1 et PIAF1.
- Une faible quantité (50 à 115 fragments) a été relevée pour BERF2, BOIF1 et MALF1.
- Un niveau moyen (115 à 250 fragments) caractérise BARF2, BERF1, BOIF2, BURF2, LACF1 et LACF2.
- Enfin, une relative abondance (> 250 fragments) concerne les fosses ARGF3 et BURF1.

Cette variation est aussi enregistrée pour les technosols, avec une faible quantité de sclérites pour ARGF2 et une relative abondance pour ARGF1.

La composition chimique des sols, notamment leur acidité, apparaît comme un facteur déterminant. Des travaux antérieurs ont démontré que des sédiments acides favorisent la conservation des sclérites, contrairement aux sédiments alcalins où leur préservation demeure incertaine (Kenward, 2009). Les analyses statistiques croisant les paramètres du sol et le nombre de sclérites retrouvés dans les niveaux A des fosses, ont été impactées par la faible taille de l'échantillon. La régression binomiale négative est l'analyse statistique ayant le plus faible AIC, aussi l'interprétation des données se basera sur cette dernière. Le résultat de l'analyse de régression binomiale négative pour le pH n'est pas significatif, ce qui pourrait être dû à la faible variabilité des valeurs de pH mesurés sur les dix fosses (BARF1, BARF2, BOIF1, BOIF2, BURF1, BURF2, GERF1, MAGF1, MONF1 et PIAF1). Toutes présentent un pH acide, à l'exception de PIAF1 (pH = 7,8), qui n'a livré qu'un nombre restreint de vestiges (n=9). L'acidité du pH est reconnue comme favorable à la conservation des vestiges entomologiques

(Elias, 2010 ; Kenward, 2009). Ainsi, la faible dispersion de l'échantillon ne semble pas avoir permis de distinguer le rôle de ce paramètre de manière nette. Il est possible que le regroupement de l'ensemble des sites dans l'analyse puisse conduire à un résultat différent. En effet, les fosses de Bernadouze sont caractérisées par des pH alcalins (Saulnier *et al.*, 2020) et ne renferment que très peu de matériel entomologique, limité aux niveaux supérieurs actifs et donc probablement récents. Toutefois, l'acidité ne constitue pas l'unique variable explicative de la conservation. À titre d'exemple, les fosses telles que BARF1, GERF1, MAGF1 et MONF1, bien que présentant des pH compris entre 4,4 et 5,1, affichent une faible quantité de vestiges. À l'opposé, ARGF1, localisée sur un substrat calcaire avec un sol vraisemblablement alcalin, présente une importante concentration de sclérites. Il est probable que la nature de technosol de ce site, résultant d'activités minières, ait permis des recouvrements rapides, favorisant l'incorporation rapide des vestiges d'insectes au dépôt.

Cette variabilité dans la quantité de sclérites préservés est notable, car elle s'observe au sein d'un même site. C'est notamment le cas pour les fosses ARGF1 et ARGF2, pourtant distantes à peine d'une dizaine de mètres (l'une en amont de l'autre). Les deux fosses reposent sur un substrat calcaire commun, réputé peu favorable à la conservation des vestiges d'insectes (Kenward, 2009), la position topographique pourrait jouer un rôle déterminant dans cette différence d'enregistrement. ARGF2, située en haut de pente, est davantage soumise à l'érosion, ce qui limite l'incorporation et la stabilisation des insectes dans ses unités stratigraphiques (facteur nécessaire à la conservation du signal insecte (Kenward & Hall, 2000 ; Kenward, 2009). À l'inverse, ARGF1, localisée sur une pente modérée et dans une cuvette, présente une meilleure préservation du signal insecte. En effet, la fosse ARGF2 a livré sensiblement moins de sclérites que la fosse ARGF1.

Ainsi, la pente semble intensifier les processus d'érosion, de même que la remobilisation sédimentaire, voire l'évacuation mécanique des sclérites présents en surface (déplacement *post-mortem* avant enfouissement). La pente représente un facteur qui accentue les processus de bioturbation, notamment ceux liés au développement racinaire. Ainsi, dans une forêt, l'intensité de la bioturbation des horizons augmente proportionnellement au degré de pente, ce qui entraîne une évacuation mécanique accrue des sclérites (Gabet *et al.*, 2003), phénomène que l'on retrouve aussi dans les sols.

Cette dynamique pourrait justifier la faible densité de vestiges observés à BARF1 et BERF3 par exemple. Cependant, pour les sites situés dans les environnements forestiers à faible pente (GERF1, MAGF1 et MONF1 notamment), d'autres facteurs explicatifs doivent être pris en compte. Selon la littérature, ces trois sites ont été soumis à des ouvertures forestières significatives par les sociétés passées : pâturages boisés à Gerbonte (GERF1) et Montieri

(MONF1) (Parola, 2012 ; Moreno *et al.*, 2019) ou des pratiques sylvo-pastorales telles que l'essartage pour MAGF1 (Cevasco & Poggi, 2000). Le pâturage peut altérer la chimie du sol, notamment par une alcalinisation des horizons liée à l'apport azoté des déjections animales. Moreno *et al.* (2019) ont décrit ce phénomène pour le site de Rachixina (Haute Vallée de Trebbia), où une acidification des sols est survenue après l'abandon des activités pastorales au XX^e siècle. Cette alcalinisation des sédiments a pu influencer la préservation des sclérites d'insectes malgré un pH actuellement acide. De plus, le pâturage est connu pour affecter négativement le rapport C/N (Olofsson & Oksanen, 2002), même lorsque la pratique est abandonnée (Compton & Boone, 2000). Ainsi, l'apport azoté, induit par les pratiques pastorales, a modifié, du moins à court terme, le rapport C/N en le diminuant. Or il s'avère que le rapport C/N semble intervenir comme facteur clé dans la conservation des vestiges entomologiques. Le rapport C/N constitue un indicateur fiable pour l'évaluation du taux de décomposition de la matière organique dans les sols (Duchaufour, 1950). Un ratio supérieur à 15 suggère généralement une décomposition lente, tandis qu'une valeur située entre 8 et 10 est caractéristique d'une dégradation rapide. L'analyse statistique de régression négative binomiale, a démontré le rôle significatif du C/N dans le nombre de sclérites d'insectes conservés. Dans le présent corpus, les fosses prélevées au sein des vieilles forêts présentent des rapports C/N compris entre 16,1 et 19,7, à l'exception de BARF1. Cette fosse, affichant un C/N de 14,3 et ayant livré un nombre réduit de sclérites d'insectes, confirme le rôle déterminant du rapport C/N dans la préservation de ces vestiges. Par ailleurs, les fosses GERF1 et MONF1, présentant toutes deux un faible C/N (voir *tab. 50*), sont dépourvues de sclérites d'insectes dans l'horizon A, probablement en raison d'une décomposition organique accrue. Les forêts anciennes semblent posséder généralement un rapport C/N moins élevé que les vieilles forêts (*tab. 50*). L'exploitation forestière passée, dans les forêts anciennes comme dans les forêts matures, peut altérer le ratio C/N en diminuant le carbone contenu dans les sols (Johnson, 1992). Par exemple, dans son rapport d'HDR, Aubert (2011) montre que le ratio C/N des litières de hêtre change en fonction de l'âge du peuplement, notamment dans les vieilles futaies de hêtre fermées et soumises à des pratiques sylvicoles. Ces changements peuvent expliquer les différences de conservation du signal insecte entre les forêts anciennes et les vieilles forêts.

La régression linéaire multiple (expliquant environ 95% de la variabilité) réalisée dans le but de croiser l'état de conservation des sclérites (DPM) et le nombre de sclérites retrouvés dans les fosses, montre une différence notable de préservation du signal insecte entre les sols des milieux forestiers et ceux des milieux ouverts. En effet, les fosses situées dans les zones ouvertes contiennent généralement moins de sclérites que celles localisées en milieux boisés. Ces deux milieux offrent par ailleurs des profils de préservation bien différents (*fig. 61*). Les

milieux ouverts favorisant la conservation de sclérites en stade 1 et 2, tandis que les vieilles forêts favorisent les stades 2 et 3. Ce constat peut s'expliquer en partie par l'opposition entre les conditions plus chaudes et sèches des prairies d'altitude et le microclimat forestier. De fait, la vitesse de décomposition de l'humus est aussi impactée par le climat. Des climats froids, que l'on retrouve sous la canopée, ralentissent considérablement la décomposition, tandis que des climats plus chauds ont tendance à l'accélérer (Duchaufour, 1950). Ainsi, la canopée joue un rôle isolant qui confère à la forêt un climat plus frais et humide (Lagarde *et al.*, 2023 ; Pardé, 1973 *in*: Dajoz, 1998), favorable à la conservation des sclérites d'insectes. Cependant, la simple présence d'une couverture forestière ne garantit pas systématiquement une bonne conservation, car comme évoqué précédemment, la nature du substrat et la topographie locale constituent également des paramètres déterminants. Par ailleurs, il existe une distinction entre la conservation observée dans les vieilles forêts (n'ayant pas subi de coupes intensives pour nos points d'échantillonnages depuis un ou deux siècles) et celle des forêts anciennes, qui ont été soumises à une exploitation accrue et à d'importantes coupes (en 2016 pour Bernadouze) (*fig. 61*). Les forêts anciennes présentent généralement des profils de dégradation limités et une faible présence de sclérites, contrairement aux vieilles forêts qui affichent des niveaux de dégradation avancés accompagnés d'une quantité plus importante de sclérites (*fig. 61*). Cette distinction peut être attribuée à l'influence des activités anthropiques, telles que l'exploitation forestière, lesquelles modifient le ratio C/N du milieu. Dans le cas de futaie régulière de hêtre à canopée fermée, l'optimum pour une faible dégradation de la matière organique dans la litière se situe aux alentours de 95 ans (C/N le plus élevé). Entre 15 ans et 95 ans, la dégradation est très rapide, après 95 ans le phénomène s'accélère de nouveau. Ainsi, l'exploitation (par le choix de la durée de ces cycles) et/ou son abandon influent sur la qualité de l'archivage (Aubert, 2011). Il convient également de prendre en considération l'effet spécifique des essences d'arbres. Les travaux de Leuschner *et al.* (2013) mettent en évidence des différences notables du rapport C/N entre une forêt de pins et une forêt de hêtres. Ces différences s'expliquent par la teneur plus élevée en lignine et le taux d'azote plus faible présent dans les aiguilles de pin comparativement aux feuilles de hêtre. Cette composition ralentit la décomposition des aiguilles de pin et conduit à une accumulation de matière organique présentant un rapport C/N plus élevé (Leuschner *et al.*, 2013). La conservation pourrait potentiellement être préférentielle dans les peuplements mixtes (sapinière-hêtraie) que dans les peuplements monospécifiques (hêtre). De même, le maintien des conditions créées par la canopée apparaît ainsi comme un facteur clé pour la préservation des vestiges, en permettant de maintenir les conditions biotiques du dépôt (température, humidité, pH, etc.).

2.2. L'état de fragmentation des insectes, un outil taphonomique ?

La fragmentation des vestiges entomologiques est un critère taphonomique essentiel pour évaluer l'état de conservation des assemblages et des accumulations composites ainsi que la qualité de l'archive (Kenward & Large, 1998). Ce paramètre fournit une indication directe du degré de dégradation mécanique des individus. Cette donnée est déterminante pour appréhender les processus post-dépositionnels ainsi que les conditions de dépôt, qui jouent un rôle fondamental dans la préservation des cuticules.

Au sein du corpus analysé, les degrés de fragmentation ne présentent pas d'homogénéité, tant entre les sites qu'entre les niveaux d'échantillonnage (à l'exception de certaines fosses). Plusieurs fosses se distinguent par une conservation mécanique remarquable, caractérisée par une majorité de sclérites intacts et une faible quantité de fragments très altérés : BARF1, BERF1, BERF2, BERF3, LACF2, PIAF1 et MALF1. À l'inverse, certaines fosses telles que BOIF1, BOIF2, BURF2 ou ARGF3 montrent une conservation mécanique médiocre, marquée par une forte fragmentation, parfois observée dès les couches superficielles. D'autres fosses présentent des profils intermédiaires, avec une répartition équilibrée entre sclérites fragmentés et non fragmentés : ARGF1, ARGF2, BARF2, BURF1, GERF1, MAGF1, MONF1 ainsi que LACF1.

Cette hétérogénéité met en lumière des différences dans les qualités d'archivage selon les contextes. Kenward & Girvan (2010) ont analysé le lien entre la compression, qu'elle soit mécanique ou naturelle, des sédiments et la fragmentation des sclérites d'insectes. Un test antérieur sur les sites des Argentières, Bernadouze et Lacore (voir : Parrilla, 2019) n'a pas mis en évidence de corrélation entre la fragmentation et la taille des blocs rocheux présents dans les niveaux d'échantillonnage. De même, la position topographique, qu'il s'agisse d'une pente marquée ou d'un replat, ne semble pas constituer un facteur déterminant ; par exemple, BARF1 et BOIF1, toutes deux situées sur des pentes fortes, présentent des niveaux de fragmentation différents. Ces observations suggèrent que la fragmentation est influencée par des variables moins directement observables.

La fragmentation mécanique des sclérites pourrait être associée à leur dégradation chimique, comme proposé par Kenward & Large (1998). Cependant, dans cette étude, il n'existe pas d'association systématique entre un état de dégradation mécanique et un état de dégradation chimique. Par exemple, certains sclérites d'insectes de grande taille sont très fragmentés tout en présentant un faible stade de dégradation (S1), alors que les autres sont peu fragmentés mais fortement altérés (S3). Cela peut s'expliquer par le fait qu'un sclérite très

fragmenté a moins de chances d'être conservé sur le long terme (Chan, 1970 *in*: Plotnick, 1986).

2.3. Conservation différentielle des taxons : biais de représentation

La thanatocénose entomologique issue des sols et des technosols (halde) est profondément biaisée par des processus de conservation différentielle. Cette problématique, largement développée dans la littérature, influence la composition des corpus d'insectes subfossiles en introduisant des déséquilibres taxonomiques. La conservation différentielle n'est pas propre à l'archive sol ou aux haldes ; elle s'observe dans tous les contextes de dépôts (Ponel & Richoux, 1997).

La taille des insectes constitue un facteur déterminant de leur potentiel de conservation. Les résultats issus des analyses des fosses mettent en évidence une nette surreprésentation des taxons de taille moyenne ou petite (< 18 mm), tandis que les vestiges attribués à des insectes de grande taille (> 18 mm) se révèlent rares, voire anecdotiques, malgré leur prépondérance dans les référentiels actuels établis sur les sites de Bernadouze et Burat (voir *Chapitre IV – Discussion*, 1.). Seuls quelques grands coléoptères sont conservés, principalement dans les niveaux superficiels : *Abax parallelepipedus* (BARF1 (n=1), BURF2 (n=1) et ARGF3 (n=3)) ; *Carabus convexus* (LACF2 (n=2), ARGF1 (n=7)) ; *Carabus coriaceus* (ARGF1 (n=3)) ; *Carabus splendens* (BARF2 (n=1)) ; Lucanidae indéterminé (ARGF1 (n=3)) ; *Ocytus olens* (BARF1 (n=1)) ; *Pterostichus niger* (BERF2 (n=1), BERF3 (n=1)). À l'exception de la fosse des Argentières (ARGF1), où quelques spécimens relativement complets ont été retrouvés, la majorité des sclérites d'espèces de grande taille sont fortement fragmentés. Une autre exception concerne la fosse ARGF1, où la présence d'insectes de grande taille a été observée dans l'US 3, située entre 50 et 80 cm de profondeur. Ce cas particulier est probablement lié au contexte archéologique, caractérisé par un recouvrement plus rapide, offrant ainsi des conditions d'archivage plus stables.

La sous-représentation des insectes de grande taille indique un biais de conservation important, déjà bien documenté dans la littérature. Allison & Kenward (2022) soulignent que les sclérites de petite taille tendent à se conserver de façon plus complète que ceux d'espèces plus grandes. De même, Karr (2013), dans un cadre paléontologique et sur un autre ordre que les Coléoptères, avance que les insectes de grande taille sont davantage sujets à la désarticulation. Smith *et al.* (2006), dans une étude en milieu lacustre, identifient la taille des Coléoptères comme l'un des facteurs expliquant la meilleure représentation des petits

individus dans les assemblages fossiles, en lien avec leur plus grande robustesse et leur capacité à couler rapidement. Par analogie, la pénétration plus aisée des insectes de petite taille dans l'eau pourrait se transposer aux sols : leur faible surface favoriserait une intégration rapide dans les horizons meubles, biomicrostructurés (« *fluffy* »). À l'inverse, les insectes de grande taille, en raison de leur volume plus important et de leur morphologie plus massive, tendent à rester plus longtemps en surface, ce qui les expose davantage aux processus de dégradation mécaniques et chimiques, à la prédation et aux déplacements *post-mortem* (tels que le ruissellement ou l'action de gravité sur les pentes par exemple). En conséquence, la taille des individus pourrait influencer significativement la probabilité d'intégration dans l'archive pédologique.

La résistance physique (dureté) et chimique (mélanine) des sclérites constitue un paramètre clé de la préservation différentielle des insectes (Engels & Whitehouse, 2023). Ces paramètres influencent fortement la durabilité des sclérites face aux processus de dégradation post-dépositionnel. Les résultats du test χ^2 (*fig. 63* et *64*) indiquent que certains groupes taxonomiques (familles), voir taxon, sont associés à des stades spécifiques de dégradation dans les fosses. En croisant ces données avec l'indice de résistance (IR, *tab. 56*), dont les valeurs s'échelonnent pour ces corpus entre 2,5 à 4, émergent des tendances de conservation en lien avec les caractéristiques des sclérites (*fig. 64*). Les insectes présentant un IR faible (< 2,5) sont identifiés dans les niveaux superficiels (niveau I voire II). Les fourmis avec un IR faible, constituent une exception : elles sont présentes à tous les niveaux, y compris les plus profonds. Leur état de conservation (peu d'altération, présence des yeux, des mandibules et parfois des scapes) indique qu'il s'agit d'individus récents. Ces occurrences dans les niveaux profonds sont donc à rapprocher de leurs mœurs fouisseuses. À l'inverse, les taxons dotés d'un indice de résistance moyen à élevé (*tab. 56*) sont retrouvés dans l'ensemble des niveaux, y compris dans certaines des couches profondes. Ces éléments suggèrent un processus de sélection taphonomique favorisant la conservation à long terme des espèces ayant une meilleure résistance. Ce constat est étayé par l'état de dégradation observé sur les sclérites, les mieux conservés se concentrant dans les horizons supérieurs (voir *Chapitre IV – Discussion, 3.*).

Les caractéristiques écologiques des insectes ont également une incidence sur leur probabilité de préservation dans les archives pédologiques. Leur localisation dans l'environnement telles que la canopée, le sol ou le bois mort, influence leur intégration dans l'archive du sol et par conséquent leur présence ou absence dans la thanatocénose entomologique. Il est possible de supposer qu'un insecte lié à la litière ou aux couches superficielles du sol présente une probabilité accrue d'intégration rapide à l'archive en raison de sa proximité avec le dépôt, ce qui limite les processus pré-dépositionnels (transport éolien,

ruissellement, etc.) et favorise son intégration au dépôt. À l'opposé, les insectes vivant dans la canopée ou les strates arborées supérieures rencontrent davantage de facteurs susceptibles de réduire leurs chances d'incorporation dans les niveaux archéologiques ou paléoécologiques. Cette tendance se reflète dans le corpus, qui montre une prédominance des Carabidae, regroupant principalement des espèces terrestres. Leur mode de vie en contact direct avec le sol pourrait expliquer leur forte représentation dans l'archive sol. Ce phénomène concerne également certains Curculionidae, tels que *Barynotus* et *Otiorhynchus*, fréquemment observés dans les assemblages et accumulations composites. Bien que phytophages, leur appartenance fonctionnelle à l'entomofaune du sol semble contribuer à leur fréquence élevée, en comparaison avec les espèces arboricoles ou strictement xylophages de la même famille. Ce constat s'applique également aux espèces saproxyliques, qui sont liées à des micro-habitats particuliers (cavité à terreau, bois mort au sol ou chandelle, etc.). Ces habitats présentent une forte activité microbienne et sont généralement séparés de la surface du sol, ce qui peut expliquer la quasi-absence de cette catégorie fonctionnelle dans les accumulations composites étudiées.

3. Peut-on déterminer l'ancienneté des sclérites d'insectes retrouvés dans les sols ?

La question de l'ancienneté des insectes conservés dans les sols montagnards revêt une importance particulière pour plusieurs raisons. Elle permet notamment de vérifier la capacité des sclérites d'insectes à se conserver durablement dans les sols ; archive jugée non favorable à leur conservation. Par ailleurs, établir précisément l'ancienneté de ce *proxy* est nécessaire pour effectuer une mise en regard critique des données paléoécologiques obtenues sur les insectes vis-à-vis des données obtenues à partir de l'analyse des charbons et des autres données historiques. Les sols montagnards se sont formés progressivement pendant l'Holocène, période que le *proxy* charbon couvre entièrement, alors que l'étendue temporelle accessible par le *proxy* insecte reste à préciser dans ces archives rarement exploitées.

3.1. L'indice de dégradation *post-mortem*, un outil fiable pour estimer l'ancienneté ?

3.1.1. Le DPM comme indicateur d'ancienneté relative et outil taphonomique

Les résultats obtenus dans le cadre de cette étude confirment l'intérêt de l'indice de dégradation *post-mortem* (DPM) comme outil d'estimation de l'ancienneté relative des sclérites d'insectes. L'état de conservation ne constitue pas uniquement un indicateur passif des conditions favorables ou non à la préservation des vestiges. Il informe sur les dynamiques de dépôt, les processus de perturbation, etc. (Kenward, 2009).

Dans cette optique, un sclérite présentant un très bon état de conservation, avec le maintien des organes fragiles tels que les soies ou les yeux composés (stade 0 et 1), peut être interprété comme récent ou très récent. Cet état de conservation est fréquent dans les niveaux superficiels où les sclérites aux stades 0 et 1 peuvent être considérés comme des éléments de la faune actuelle, au sens large. S'ils sont retrouvés dans les niveaux les plus profonds, ils sont alors potentiellement intrusifs (bioturbation, percolation). À l'inverse, un sclérite dégradé (stade 2 et 3) pourrait traduire une plus longue durée d'intégration à la matrice sol. L'objectif de l'indice DPM n'est pas d'attribuer une datation à chaque stade de dégradation, mais plutôt d'écartier, dans une démarche critique, les éléments susceptibles d'avoir migré et qui pourraient biaiser l'interprétation paléoécologique des assemblages et des accumulations composites.

Kenward & Hall (2000) distinguent deux grands types de dégradation : (1) la première, rapide, liée à de mauvaises conditions ou des changements soudains dans les conditions de conservation entraînant la disparition accélérée des sclérites (en quelques années ou décennies) et (2) la seconde, lente, caractéristiques d'environnements plus favorables (mais non optimaux) et stables permettant une décomposition progressive sur plusieurs siècles. Ces auteurs rappellent que la dégradation est un processus irréversible et remettent en cause l'idée d'une préservation intermédiaire qui se maintiendrait indéfiniment. Un sclérite que l'on retrouve aujourd'hui fortement altéré (en stade 3) pourrait disparaître dans les sédiments à plus ou moins brève échéance. Ainsi, leur présence actuelle ne garantit par leur persistance. L'hétérogénéité des profils de dégradation au sein d'une même fosse constitue un argument en faveur d'un processus de dégradation lent. Elle témoigne d'un enregistrement taphonomique nuancé, où les conditions de préservation ont pu évoluer progressivement.

On sait que dans les sédiments, l'état de conservation des vestiges est rarement homogène (sauf en cas de décomposition rapide) (Kenward & Hall, 2000 ; Kenward & Large,

1998 ; Kenward, 2009). Dans sa synthèse de 2009, Kenward explique que les sols enfouis peuvent présenter une grande diversité d'états de conservation, en recevant notamment régulièrement des apports en matière organique morte. Au moment où le dépôt est scellé, il conserve une large gamme de stade de dégradation, allant des individus très bien préservés à des sclérites très dégradés. Ce phénomène, qualifié d'instantané dynamique, est d'autant plus marqué dans les sols dont la pédogénèse peut être lente. Au contraire des niveaux archéologiques, un horizon de sol n'est jamais scellé. Cette archive, elle-même dynamique, est soumise à bioturbation et les conditions de dépôts peuvent évoluer en fonction des changements de l'usage du sol (ex. : Gerbonte avec le passage d'un bois pâturé à une forêt). Il est donc normal que l'on se retrouve face aux deux types de dégradation chimiques (lente et rapide) dépendant des contextes d'archivages.

L'idée d'un « instantané » au moment du scellement du dépôt reste intéressante et probablement pertinente, à condition que l'on prenne en compte l'effet de la bioturbation. En effet, la longue pédogénèse des sols pourrait expliquer la grande variété d'état de conservation qu'on observe dans les fosses. Cela pourrait notamment éclairer la présence de sclérites en stade 3 dès les niveaux superficiels, mais aussi leur association fréquente avec des vestiges entomologiques mieux conservés (stade 0), y compris dans les niveaux profonds.

Ces associations ne peuvent pas toutes être attribuées à la bioturbation. En effet, les éléments très dégradés, en stade 3, sont souvent trop fragiles pour avoir été déplacés sans se désintégrer. D'autres sclérites, plus massifs, semblent également peu susceptibles d'avoir été déplacés par bioturbation. En revanche, on peut raisonnablement supposer que certains petits éléments (< 1 mm), comme des têtes de Carabidae (notamment *Pterostichus pumilio* et *Pterostichus amoenus*) aient pu percoler ou être déplacés par bioturbation dans les niveaux les plus profonds.

Un autre phénomène intéressant à observer est que plus on descend en profondeur dans le sol, plus la proportion en stade 2 et 3 augmente, pour les fosses où ces stades sont documentés (*fig. 44, 47 et 49*) à quelques exceptions près dues à des contextes particuliers, notamment sur le site archéologique des Argentières (*fig. 43*). Cela tend à renforcer l'idée que ces stades de dégradations pourraient être utilisés comme indicateurs d'ancienneté relative des dépôts.

3.1.2. Limite d'interprétation : facteurs contextuels et taxonomiques

L'analyse fine des résultats révèle une forte hétérogénéité selon les sites. Aucun sclérite en stade 3 n'a été identifié dans la halde ancienne des Argentières (ARGF1, ARGF2). Cela pourrait être lié à la nature du sol des Argentières. Il s'agit de technosols, construits par l'activité minière, ayant impliqué des recouvrements (du moins pendant les phases d'exploitation) rapides par d'épaisses couches de déblais. D'autres fosses, telles que : BARF1, BARF2, BERF1, BERF2, BERF3, GERF1, MAGF1, MONF1 et PIAF1, présentent des accumulations composites d'insectes très bien conservées. Ces dernières sont notamment bien conservées dans les niveaux supérieurs (ex. : GERF1 et MONF1, 0 - 10 cm ; MAGF1, 0 - 30 cm ; BERF2 jusqu'à 30 cm ; BERF1 jusqu'à 20 cm, BERF3 0 - 10 cm). BARF1, BARF2 et PIAF1 se distinguent par une très bonne conservation sur l'ensemble des niveaux (jusqu'à 80 cm, 130 cm et 100 cm). Ces fosses sont parallèlement celles ayant livrées le moins de sclérites. À l'inverse, des sites comme LACF1, LACF2 ou MALF1 montrent une représentation notable de sclérites dégradés dès le niveau II (respectivement 5 - 20 cm ; 18 - 45 cm et 30 - 40 cm de profondeur). Enfin, certaines fosses (BOIF1, BOIF2, BURF1, BURF2 et ARGF3) livrent des proportions élevées de stades 3 dès les premiers niveaux et parallèlement ce sont elles qui ont livré les plus grandes quantités de sclérites. Ces contrastes sont parfois difficiles à expliquer.

Il y a un lien entre l'abondance des sclérites et l'état de conservation. En effet, les sites ayant livré le moins de sclérite d'insectes sont ceux où ils sont le mieux préservés, à l'exception de ARGF1 située en contexte archéologique. Une bonne conservation des vestiges d'insectes associée à leur faible nombre serait un indice en faveur d'une dégradation très rapide (Kenward & Hall, 2000). Une dégradation rapide des sclérites empêche l'observation de stade 3, ceux-ci étant rapidement éliminés par les agents décomposeurs. Ainsi, ces fosses à dégradation très rapide ne contiendraient donc que de l'entomofaune très récente, actuelle ou subactuelle. À l'inverse, les sites présentant des conditions idéales de préservation (les vieilles forêts, à l'exception de Barrada) permettent une conservation des vestiges entomologiques les plus dégradés, car ils sont soumis à une dégradation lente et présentent une large gamme de stades de dégradation (*fig. 44*).

Par ailleurs, l'indice de DPM ne semble pas se comporter de la même manière selon les taxons, ce qui laisse penser qu'il faut l'utiliser avec prudence (*fig. 63, 64, Annexe tab. 61 et 62*). Dans leur étude, Allison & Kenward (2022) soulignent par exemple que les sclérites d'*Aphodius* sont souvent les plus altérés. Ce constat se vérifie également dans les sites

étudiés ici, où les sclérites d'*Aphodius* apparaissent quasiment systématiquement en stade 2 ou 3 (fig. 62 et 63).

Ce biais taxonomique potentiel est aussi bien mis en évidence par l'indice de résistance (IR), qui montre clairement que tous les sclérites n'ont pas les mêmes capacités de résistance à la dégradation. On le voit nettement dans l'analyse des composantes principales (ACP) des profils de dégradation (fig. 65) : les taxons à résistance moyenne ou élevée se répartissent sur l'ensemble des stades (0 à 3), tandis que ceux à faible résistance sont concentrés principalement sur les stades 0 et 1. Ce schéma vient appuyer l'hypothèse selon laquelle la résistance intrinsèque des taxons joue un rôle majeur dans leur profil de conservation.

3.2. La datation radiocarbone

L'ensemble des datations radiocarbone effectuées sur les insectes se positionne sur des plateaux de calibration dont la majorité (10 sur 13) correspondent au plateau s'étendant de l'époque moderne à la période actuelle.

Trois dates sont plus anciennes, elles se situent sur le plateau radiocarbone de l'époque moderne. Elles concernent deux sclérites datés individuellement (*Pterostichus pumilio* (1475 - 1640 cal AD (2 σ), niveau III BURF1) et *Otiorhynchus* sp. (1480 - 1648 cal AD (2 σ), niveau III BOIF2) et le groupement d'insectes du niveau III de BURF1 (1456 - 1635 cal AD). Le groupement de sclérites datés présente une probabilité de 45,5 % d'appartenir à la période comprise entre 1456 et 1529 cal AD, et de 50 % pour la période allant de 1540 à 1635 cal AD (2 σ). Malgré de faibles quantités de carbone datable (0.164 mgC pour BURF1, 0.123 mgC pour BOIF2 et 0.7 pour le groupement), ces dates démontrent la potentielle ancienneté des sclérites d'insectes contenus dans les sols. Elles restent cependant imprécises du fait de leur positionnement sur un plateau de la courbe de calibration couvrant deux siècles. Cependant, la datation du groupement soulève de nouvelles problématiques. Puisque l'étude porte sur un sol naturel, les insectes composant ce groupement ne peuvent être strictement contemporains, en raison d'une pédogenèse lente et des phénomènes de bioturbation. Par conséquent, il est raisonnable de considérer que le rajeunissement observé résulte de la présence dans le niveau analysé d'un certain nombre d'individus récents, plus riches en carbone que les autres, et qui pour cette raison ont rajeuni la date de l'ensemble.

Il est à noter que la datation effectuée sur des sclérites en stade S1 de DPM provenant des niveaux supérieurs proches de la surface du sol et donnant des résultats contemporains ou récents peut être considérée comme fiable. Cela indiquerait une origine récente et une

remobilisation liée à des processus de bioturbation. Leur datation refléterait ainsi leur âge biologique réel et non un biais analytique. Cette observation met en évidence la nécessité d'une analyse croisée des données chronologiques et taphonomiques pour apprécier la fiabilité des datations obtenues sur les sclérites unique de l'archive sol. L'indicateur de dégradation *post-mortem* représente un outil méthodologique permettant d'interpréter ces accumulations composites bioturbées.

3.2.1. Hétérochronie des datations effectuées sur les sclérites d'insectes et les macro-restes végétaux

Si les datations réalisées sur les insectes indiquent des âges sub-récents, elles montrent une asynchronie avec celles obtenues sur les charbons, qui couvrent l'ensemble de la période Holocène. Par exemple, dans la fosse BARF1, le sapin du niveau II est daté de la fin de l'âge du Bronze (1500 - 1314 cal BC). Dans ce même niveau, la datation du sclérite de *Pterostichus pumilio* est située sur le plateau (1693 - 1918 cal AD). Ainsi, les datations des deux *proxies* sont éloignées de trois millénaires. Un autre exemple, avec un écart encore plus significatif, est celui du niveau V de BURF1. En effet, les charbons (deux charbons de rhododendron et un de bouleau) ont fourni des datations comprises entre 7935 et 6701 cal BC, alors que dans ce même niveau l'*Harpalus* sp. est situé sur le plateau de l'époque moderne/contemporaine (1687 - 1926 cal AD). Pour finir, même lorsque plusieurs datations d'insectes convergent vers une époque sub-récente, elle reste en décalage avec la datation des charbons. C'est le cas du niveau III de BURF1, les datations des sclérites d'insectes sont situées sur le plateau de la période moderne/contemporaine (Curculionidae indéter.) et le plateau de l'époque moderne (*Pterostichus pumilio* et le groupement d'insectes), tandis que les charbons de sapin et d'érable sont datés de la fin de l'Âge du Bronze (1114 - 924 cal BC et 899 - 787 cal BC) et qu'un charbon de hêtre est daté de la fin de l'Antiquité/début du haut Moyen Âge (420 - 556 cal AD). La pédogénèse des sols, en particulier forestier, est un processus lent et progressif résultant d'une interaction complexe entre facteurs biotiques et abiotiques (Gobat *et al.*, 2010). Ainsi, un même horizon de sol peut enregistrer plusieurs millénaires, comme le montrent les datations réalisées sur les charbons. Cependant, cela ne justifie pas les écarts systématiques entre les datations des insectes et des charbons. On retrouve aussi cet écart sur le site archéologique des Argentières (ARGF1). Dans l'US3 de ARGF1, le sapin blanc est daté de l'Âge du Fer (366 - 192 cal BC), tandis que la datation de l'élytre *Carabus convexus* est située sur le plateau de la période moderne/contemporaine (1682 - 1938 cal AD). L'US3 des Argentières est pourtant bien scellée par un niveau de pierres

(US2), ce qui, associé à la rapidité de la formation des US, exclut la possibilité d'une bioturbation et d'un déplacement *post-mortem* (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). Il est vrai que *C. convexus*, à l'instar d'autres Carabidae, hiberne dans le sol sous forme adulte (Magura *et al.*, 2021). Mais la profondeur de l'US3 (entre 45 et 125 cm) et la composition de l'US2 contenant des gros blocs, permet d'écarter l'hypothèse de l'enfouissement à cet endroit, pour hibernation, d'un individu de cette espèce.

L'hétérochronie des datations obtenues à partir des sclérites d'insectes et des charbons, ainsi que leurs datations systématiques sur des plateaux radiocarbone récents posent des questions sur leurs fiabilités. La fiabilité des datations radiocarbone des sclérites d'insectes a souvent été discutée dans la littérature car elle peut jouer un rôle clé dans l'interprétation de sites controversés (Porch & Kershaw, 2010). Plusieurs études ont questionné le potentiel de datation des sclérites de Coléoptères, le plus souvent dans des contextes de lacs et/ou de tourbières, du Tardiglaciaire ou de l'Holocène.

Dans l'étude de Elias & Toolin (1990), les datations des vestiges d'insectes (niveau 96.6 - 96.5, $14\ 500 \pm 500$ BP) sont plus anciennes d'environ 1 750 ans, que celles des macro-restes végétaux (niveau 96.8 - 96.5, $12\ 750 \pm 150$ BP). Child & Wermer (1999), mettent en avant des écarts de datation pour les insectes aquatiques et les macro-restes végétaux, les premiers étant artificiellement vieillissés de 2 000 ans au Wonder Lake (effet de réservoir). Au contraire, dans l'étude de Hodgins *et al.* (2001), les datations obtenues sur les sclérites d'insectes étaient plus récentes que celles des graines (*Carex* spp.) stratigraphiquement associées. Dans l'étude de Walker *et al.* (2001), les vestiges d'insectes sont systématiquement plus récents que les restes de la fraction humique ou que les macro-restes végétaux. Dans le niveau à 44 cm de profondeur, les insectes ($10\ 195 \pm 80$ BP) ont un écart de 670 ans avec la fraction humique ($10\ 865 \pm 45$) et de 825 ans avec les macro-restes végétaux ($11\ 020 \pm 60$). Un décalage que l'on retrouve dans toute la stratigraphie, jusqu'aux niveaux les moins profonds (4 cm). Porch & Kershaw (2010) montrent une cohérence, des datations obtenues sur les insectes, la fraction humique et les macro-restes végétaux sur le site de Pulbeena Swamp. Comme en témoigne l'abondante littérature consacrée à la datation radiocarbone des sclérites d'insectes, la question reste sujette à controverse. Si de nombreux écarts entre les âges obtenus (plus récents ou plus vieux) des divers *proxies* sont signalés, ils n'atteignent pas l'ampleur de ceux observés ici. Les causes de ces décalages sont vraisemblablement multiples, en particulier en contexte pédologique.

3.2.2. La chitine face à la datation radiocarbone

3.2.2.1. *Sensibilité de la chitine face à la contamination*

La chitine des insectes est associée à des protéines dans l'exosquelette des insectes, après la mort de ce dernier, elle peut subir des altérations (dépolymérisation ou mélange avec des substances issues du sol, par exemple). Ces transformations peuvent conduire à la formation de nouvelles substances postérieures au décès de l'insecte. La chitine est relativement résistante, cependant on observe souvent une dégradation importante de cette dernière dans les cuticules des insectes mêmes ceux en très bon état de conservation (Stankiewicz *et al.*, 1998 ; Tripp *et al.*, 2004). Dans son ouvrage de 2010, Elias soulignait le caractère instable de la teneur en ^{14}C de la chitine des insectes. Par ces propriétés, la chitine peut être extrêmement sensible aux contaminations exogènes qui, selon leur nature, rajeunissent ou vieillissent artificiellement la datation radiocarbone. Les contaminations peuvent être post-dépositionnelles (effets des eaux dures, conservation dans du bitume, par exemple) ou post-prélèvement (stockage à long terme des sédiments, tamisage au pétrole (paraffine)), ou encore stockage dans du solvant à long terme. (Panagiotakopulu *et al.*, 2015 ; Wohlfarth *et al.*, 1998).

Dans leur étude, Walker *et al.* (2001) considèrent que les âges divergents des Coléoptères qu'ils ont datés seraient liés à la biochimie de la cuticule, qui aurait incorporé *post-mortem* des résidus organiques plus récents. Selon Philippe Ponel (commentaire personnel) les sclérites à structure creuses (tels que : tête, pronotum et fémur/tibia) peuvent être colonisés par des radicelles et ainsi fausser les résultats de datation. Cela pourrait concerner 5 datations (OT-BOI-F2, CU-BOI-F1, CU1-BUR-F1, CU2-BUR-F2 et MIX-BUR-F1) réalisées sur des pronotums ou des élytres encore liés aux pièces ventrales (*tab. 48*). La datation du pronotum de *Pterostichus pumilio* (PP2-BOI-F2) étant exclue de ce comptage car seule la partie supérieure est conservée. Pour Hodgins *et al.* (2001), les écarts observés dans les datations radiocarbone des insectes seraient dus à la sensibilité de la chitine aux altérations chimiques post-dépositionnelles (on pourrait même avancer, *post-mortem*) et à la contamination par des composés organiques du sol. Effet qui serait particulièrement bien marqué chez les insectes carnivores terrestres (Carabidae), qui sont systématiquement plus récents que les macro-restes végétaux associés et contiennent des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées. Le ^{15}N pourrait selon cette étude altérer la fiabilité des mesures. De plus, cet article a démontré que les polysaccharides et les acides aminés d'une même chitine peuvent présenter des signatures isotopiques différentes. Ainsi, l'étude d'Hodgins *et al.* (2001) a démontré que dans un même exosquelette il pouvait y avoir des différences d'âge radiocarbone significatifs.

Écarts, qui ne sont pas universels et semblent plutôt liés aux conditions locales de conservation et aux processus taphonomiques de chaque site. Ainsi, dans des contextes de sols où les conditions de conservation sont moins bonnes et les processus taphonomiques sont agressifs, la cuticule peut être fortement altérée. Ces altérations favorisent l'introduction de contaminants azotés ou carbonés issus du sol. Ces processus peuvent entraîner l'apport de carbone exogène, parfois enrichi ou appauvri en ^{14}C , pouvant artificiellement vieillir les datations au radiocarbone. Les processus post-dépositionnels ne sont pas les seuls pouvant contaminer la cuticule des sclérites d'insectes.

L'étude de Wohlfarth *et al.* (1998) a mis en avant l'importance des conditions et durées de stockage sur la fiabilité des datations radiocarbone. Elle a montré que des macro-restes humides, même maintenus au froid, peuvent être colonisés par des micro-organismes incorporant du carbone récent, susceptible de fausser les âges radiocarbones obtenus. L'étude montre que des spores fongiques et des micro-organismes peuvent se développer et utiliser le CO_2 contenu dans les *proxies*. Pour des échantillons de 1 mg de matière sèche (le maximum daté dans nos corpus), une contamination par 0.1 mg de carbone récent conduit à une erreur de 2 700 à 2 100 ans.

La contamination peut particulièrement impacter les restes organiques faiblement minéralisés comme les sclérites d'insectes. La structure chitineuse de ces derniers peut être altérée plus rapidement que les charbons. D'autant plus qu'une grande partie des sclérites d'insectes contenus dans les sols forestiers étaient fortement altérés et donc potentiellement plus sensibles à une contamination. Les sclérites d'insectes destinés à la datation radiocarbone ont été conservés dans leur substrat d'origine, en sacs de terre humides, stockés en chambre froide à 4 °C pendant une durée d'environ un mois. Dans le cas présent, bien que les charbons aient fourni des datations cohérentes avec les profils pédologiques et archéologiques, certains insectes ont livré des âges anormalement récents. Ces résultats pourraient dès lors refléter, au moins en partie, une contamination post-prélèvement liée aux conditions de stockage, suggérant une plus grande vulnérabilité des insectes à ces processus que celle observée pour les charbons. Bien que cette durée soit relativement courte, l'absence d'extraction immédiate et de traitement conservatoire (dessiccation ou acidification) soulève la question d'une éventuelle contamination, mais elle reste peu probable et fortement limitée. De plus, aujourd'hui les protocoles de purification avant datation ont bien évolué, limitant l'effet des contaminants post-prélèvement (Panagiotakopulu *et al.*, 2015 ; Tripp *et al.*, 2004).

Dans cette étude aucun produit chimique n'a été utilisé pour faciliter le tamisage des sédiments. De même, la paraffine n'a pas été utilisée puisqu'il fallait récolter les charbons issus des mêmes niveaux. Les sclérites d'insectes étant desséchés, aucun solvant n'a été utilisé

pour le stockage. Ainsi, à l'exception d'un stockage prolongé (d'un mois environ), aucune contamination post-prélèvement n'est envisagée.

3.3.2.2. La faible quantité de carbone datable

La teneur en carbone d'un échantillon est directement proportionnelle à sa masse sèche (Wohlfarth *et al.*, 1998). Ainsi, les très petits échantillons, comme un élytre de *Pterostichus pumilio*, dont la masse sèche varie entre <0,1 et 0,3 mg, peuvent conduire à un rajeunissement des datations radiocarbone (Holden *et al.*, 2017). D'après les travaux de Wohlfarth *et al.* 1998 (étude portant sur des macro-restes végétaux), une teneur minimale de 1,4 mgC est nécessaire pour obtenir une datation fiable et cohérente. Cette valeur seuil exclut l'ensemble des datations réalisées dans le cadre de cette étude, y compris celle du groupement d'insectes issus du niveau III de BURF1, qui n'a fourni que 0,7 mgC (tab. 48).

Bien que les techniques de datation AMS se soient considérablement améliorées depuis cette étude, la quantité de carbone disponible reste une contrainte fondamentale. Tripp *et al.* (2004) ont cependant démontré qu'une datation fiable est envisageable pour des échantillons contenant moins de 1,6 mgC, à condition qu'ils soient injectés directement sous forme de CO₂ dans la source d'ions de l'accélérateur. Les travaux de Tripp & Higham (2010), plus récents, abaissent cette teneur minimale à 1 mgC. Il en ressort que la quantité de carbone extrait demeure un paramètre critique pour garantir la fiabilité des résultats.

Par ailleurs, Holden *et al.* (2017) ont souligné que la faible teneur en chitine de certains sclérites d'insectes constitue un facteur limitant majeur pour la datation radiocarbone, notamment dans le cas d'échantillons anciens et/ou mal conservés. Lorsque la quantité de matière organique est trop faible, le signal de l'échantillon devient difficile à distinguer du bruit de fond. Dans plusieurs cas, des échantillons proches de la limite de détection ont produit des âges minimums, sans permettre de déterminer une chronologie précise.

Dans la présente étude, les teneurs en carbone mesurées dans les échantillons analysés sont extrêmement faibles (comprises entre 0,023 et 0,441 mgC pour des insectes datés individuellement et 0,7 mgC pour le groupement), ce qui renforce l'hypothèse d'un rajeunissement systématique (Haines *et al.*, 2023 ; Holden *et al.*, 2017).

3.2.3. Bioturbation et mélanges stratigraphiques

Une autre explication à ces décalages temporels entre les deux *proxies* pourrait se trouver dans les processus taphonomiques. Dans l'étude de Elias & Toolin (1990), les différences de datations entre les vestiges d'insectes et les macro-restes végétaux sont attribuées à la taphonomie, concrètement à un mélange sédimentaire. La bioturbation est une perturbation physique d'un milieu par les êtres vivants (Selosse, 2023). C'est un phénomène de perturbation majeur (en particulier dans les sols forestiers) bien documenté par la pédologie et la pédo-anthracologie (Bal *et al.*, 2010). Elle entraîne des mouvements descendants et ascendants causant un mélange dans les couches sédimentaires ou l'introduction d'éléments asynchrones dans des horizons, ce qui conduit à la formation d'assemblages asynchrones ou mixtes (Carcaillet, 2001). Ainsi, dans un sol, la profondeur ne peut pas être mécaniquement corrélée à l'ancienneté d'un *proxy*.

Les principaux bioturbateurs sont : les racines d'arbres, les vers et les fourmis. Sur chacune des fosses réalisées dans les vieilles forêts, les racines étaient abondantes, elles ont donc pu contribuer à la bioturbation de ces sites, par la formation de galeries (Gabet *et al.*, 2003). L'effondrement de ces dernières permet des infiltrations d'eau, entraînant de nouvelles bioturbations (Bal *et al.*, 2010).

Dans les écosystèmes forestiers, les racines et les phénomènes de chablis contribuent de façon significative aux processus de bioturbation ainsi qu'au déplacement du charbon et des invertébrés à travers les horizons du sol, notamment dans les forêts tempérées. La croissance des racines provoque des mouvements verticaux et horizontaux dans le sol, tandis que leur décomposition favorise la redistribution des sédiments. De même, le chablis extrait une partie du sol et la dépose en surface, entraînant une translocation localisée des sédiments (Gabet *et al.*, 2003). Ces processus sont fortement influencés par la pente : des gradients plus importants augmentent le transport horizontal lié aux racines sous l'effet de la gravité. La pente affecte également la dynamique du déracinement sur les pentes marquées, les buttes issues des arbres déracinés ont tendance à être déplacées vers l'aval (Gabet *et al.*, 2003). Les sols peu profonds sont particulièrement sensibles à ce phénomène (Gabet *et al.*, 2003). Dans ce contexte, les fosses des vieilles forêts : BARP1, BARP2, BOIP1, BURP2 ; et des forêts anciennes : BERF3, LACF1 et LACF2, toutes situées sur des versants inclinés, semblent avoir été soumises à une bioturbation associée aux racines.

Les populations de vers de terres varient en fonction des conditions biotiques et abiotiques (Vahder & Irmler, 2012). Trois grandes catégories ont été définies pour les vers de terre en fonction de leurs traits fouisseurs : épigés (en surface), endogés (profondeur

moyenne) et anéciques (profondeur importante). Les vers de terre sont généralement absents des sols très acides (en dessous de 3,5 pH, sauf pour les endogés qui y sont d'après Vahder & Irmiler, 2012 particulièrement abondants). Ils sont plutôt rares dans les sols inférieurs à 4,5 de pH (Curry, 2004). La majeure partie des espèces des climats tempérés se développent dans des sols à pH compris entre 5 et 7,4 et moyennement structuré (Satchell, 1967 ; Bouché, 1972). Il est reconnu en archéologie (voir Kenward, 2009 p. 391 - 392) que les vers de terre jouent un rôle dans la bioturbation des sédiments. La fosse BARF2 avec ses 5,2 de pH constitue un terrain de développement idéal pour les vers de terre et dans une moindre mesure les sols de BARF1 (pH = 4,9) et PIAF1 (pH = 7,8). Les fosses BOIF1 (pH = 3,9), BOIF2 (pH = 4) et BURF2 (pH = 4,2) sont moins accueillantes pour la population de vers de terre, particulièrement pour BURF1 avec un pH de 3,7. Ainsi, les vers de terre ont pu contribuer à la bioturbation des deux fosses de Barrada et de façon plus limitée dans les fosses de Bois-Neuf et Burat. Il existe une corrélation entre l'activité des lombrics dans les sols et l'état de préservation des sclérites selon les niveaux étudiés. Dans les fosses où l'activité des lombrics est favorisée par le pH (BARF2, BARF1 et PIAF1), une distribution des sclérites en stade S0 et S1 est observée à toutes les profondeurs, y compris les plus profondes (jusqu'à 130 cm pour BARF2). Dans ces fosses, les sclérites les plus dégradés (en stade S3) sont absents. Pour PIAF1, ce phénomène s'accompagne d'une discontinuité du signal insecte. Toutefois, aucun lien n'a été constaté entre l'activité des lombrics et la profondeur des sclérites : les fosses avec un pH défavorable à leur activité présentent une quantité comparable de sclérites en profondeur par rapport à celles où cette activité est favorable.

En ce qui concerne la capacité bioturbatrice des fourmis, elle dépend de l'espèce concernée en lien direct avec la construction de leur nid (Frouz & Jilková, 2008 ; Taylor *et al.*, 2019). Le genre *Formica*, par exemple, construit des nids essentiellement en surface (Laakso & Setälä, 1998 ; Jurgensen *et al.*, 2008 ; Taylor *et al.*, 2019), ainsi sa capacité bioturbatrice est minime. Au contraire du genre *Myrmica* qui vit relativement profondément sous terre, ou de façon plus modérée pour le genre *Lasius*. De manière générale, la capacité de bioturbation des fourmis est inférieure à la capacité de bioturbation des vers, sauf lorsque le pH est inférieur à 5 (Taylor *et al.*, 2019). Dans les corpus des vieilles forêts seules des *Formica rufa* ont été identifiées ; elles sont associées à des fourmis n'ayant pu être identifiées au genre, cependant aucunes ne possèdent les sculptures du genre *Myrmica*, ni les couleurs flaves du genre *Lasius*. Il est donc raisonnable de penser à une contribution à la bioturbation minime des fourmis pour ce corpus. Au contraire, dans la fosse ARGF1 ouverte dans la halde, plusieurs genres de fourmis ont été identifiés : *Formica fusca*, *Formica* sp., *Lasius* sp., *Messor* cf. *capitatus*, *Myrmica* cf. *specoides*, *Myrmica* sp., *Tetramorium caespitum* et *Tetramorium* sp. La

contribution à la bioturbation de ces espèces pourrait donc avoir été plus importante dans ce cas que pour le corpus des vieilles forêts.

La bioturbation dans les sites des vieilles forêts et de la fosse ARGF1, ne semble pas avoir été un des facteurs majeurs de la présence de sclérites d'insectes dans les niveaux profonds. En effet, un nombre important de connexions anatomiques et de sclérites d'une extrême finesse et fragilité, suggère des perturbations post-dépositionnelles minimales.

Ainsi, la bioturbation ne semble pas être le facteur majeur expliquant les écarts observés entre les datations. La grande fragilité des vestiges d'insectes rend, leur remobilisation dans les sédiments peu probable. En effet, la remobilisation des sclérites entraîne généralement leur destruction, ce qui rendrait improbable la survie de ces derniers observés en S3 (Plotnick, 1986). De surcroît, ces mouvements provoqueraient une désarticulation plus prononcée, notamment entre le tibia et le fémur ou entre la tête et l'antenne, alors que ces connexions sont encore souvent présentes (Plotnick, 1986).

4. Peut-on utiliser les sclérites d'insectes pour la reconstruction des trajectoires paléoécologiques des espaces montagnards ?

4.1. Stratégies de sélection des fosses pour la reconstruction paléoécologique des environnements montagnards

La reconstruction des trajectoires paléoécologiques à partir des données entomologiques requiert l'application de méthodes rigoureuses, compte tenu des contraintes propres à cette analyse. Certains points d'échantillonnage ne conviennent pas à une étude archéoentomologique, en raison de la rareté ou de la mauvaise conservation des vestiges d'insectes. De plus, tous les niveaux d'échantillonnages et unités stratigraphiques ne sont pas systématiquement exploitables ; les conditions de préservation ou la représentativité taxonomique peuvent s'avérer insuffisantes pour permettre une interprétation écologique fiable.

Par ailleurs, l'identification taxonomique représente un défi majeur, notamment en raison de la forte fragmentation du matériel analysé. La diversité spécifique élevée de certains genres, notamment dans la famille des Curculionidae, complique considérablement l'attribution précise au rang de l'espèce à partir de sclérites très fragmentés, voire la rend impossible. Cette limitation réduit nécessairement la finesse de l'interprétation des dynamiques environnementales passées, diminuant la résolution écologique des insectes identifiés.

Certaines fosses ont été exclues de l'analyse pour des raisons liées à la qualité ou à la cohérence de l'enregistrement du signal insecte. Par exemple, les forêts anciennes italiennes (GERF1, MAGF1 et MONF1), n'ont pas été retenues en raison d'une quantité de sclérites insuffisante, y compris dans les niveaux les plus récents. Cette limitation rend, en l'absence de développements méthodologiques (datations de sclérites uniques, développement d'études dans le contexte sol pour obtenir un nombre de sites de comparaisons suffisants) impossible toute tentative de reconstruction. Les fosses issues des prairies de Pian Rosso (PIAF1) et Malniu (MALF1) n'ont également pas été prises en compte dans l'analyse paléoécologique, en raison d'enregistrements fragmentaires, probablement dus à la longue histoire pastorale de ces milieux ayant contribué à l'alcalinisation des sols.

La fosse BERF1 a aussi été exclue en raison de la rareté de son signal insecte, bien qu'elle puisse être utilisée en complément de BERF2 et BERF3 pour une reconstruction subactuelle (Moret *et al.*, 2022 ; Parrilla, 2019). De même, les fosses LACF1 et LACF2 présentent des enregistrements suffisants uniquement pour leur niveau supérieur, autorisant une reconstruction limitée (Moret *et al.*, 2022 ; Parrilla, 2019). Ces fosses ont été utilisées en lien avec celles des Argentières (ARGF1 et ARGF3) pour une reconstruction à l'échelle du bassin-versant. Enfin, parmi les vieilles forêts qui fournissent les meilleurs résultats, certaines fosses comme BARF1, BOIF1 et BARF2 ont été écartées, leur enregistrement étant jugés insuffisants pour établir des reconstructions paléoécologiques fiables des dynamiques forestières (Parrilla *et al.*, 2026). La fosse BURF2 fournit un enregistrement du signal insecte de qualité moyenne. Toutefois, compte tenu des dispositifs de piégeage récemment mis en place, de la documentation pédo-anthracologique satisfaisante (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025) et du caractère remarquable de la fosse BURF1, une analyse croisée a été réalisée.

Certains niveaux ont également été exclus en raison d'une densité insuffisante de sclérites. Leur utilisation, y compris en complément des données issues des charbons de bois, ne peut être envisagée qu'avec une extrême prudence afin d'évaluer la convergence des deux *proxies*, c'est le cas par exemple du niveau V de BURF1.

Par ailleurs, les insectes collectés présentant les stades S0 et S1 de l'indice de DPM ont fait l'objet d'un traitement particulier. Ils ont été pris en compte quand ils appartenaient aux niveaux supérieurs (niveaux I et parfois II). En revanche, ils ont été systématiquement exclus de toute interprétation paléoécologique pour les niveaux III, étant jugés beaucoup plus récents et très probablement introduits par des processus de bioturbation.

4.2. Comment reconstruire des trajectoires paléoécologiques grâce à la thanatocénose entomologique des sols ?

Une limite majeure de l'archive sol est l'incapacité de raisonner en termes d'absence ou même de fréquence d'occurrence des taxons, méthode couramment utilisée en archéoentomologie (Kenward, 1978), contrairement à des structures excavées ayant fonctionné comme des pièges (puits ou fossés par exemple) (Buckland *et al.*, 2016 ; Hellqvist, 1999 ; Ponel *et al.*, 2018). Le sol n'offre aucune garantie en termes de représentativité des accumulations composites.

Comme mentionné précédemment (voir *Chapitre IV – Discussion, partie 2*), les thanatocénoses entomologiques provenant des sols présentent des biais liés à des processus taphonomiques complexes et variés. L'absence d'un taxon dans l'archive sol ne peut être considérée comme une preuve formelle d'absence dans la biocénose. Elle peut résulter d'un défaut d'enregistrement (présence de l'insecte vivant, mais mort qui ne s'effectue pas *in situ*), d'un processus pré-dépositionnel, d'une dégradation post-dépositionnelle ou encore de conditions de conservation défavorables. De même, les fréquences observées dans ce type d'archive ne constituent pas des indicateurs fiables de l'abondance ou de la récurrence d'un taxon. Les caractéristiques fragmentaires et biaisées de l'archive sol nécessitent une interprétation prudente du signal écologique fourni par les insectes.

La comparaison entre les biocénoses entomologiques vivantes et les thanatocénoses entomologiques met en évidence d'importantes divergences, particulièrement marquées dans certains contextes spécifiques. Dans le cadre de cette étude, les protocoles de piégeage ont été exclusivement axés sur les Carabidae. À BURF1 (fosse associée à la station de piégeage S3-SB et S3''-SB), la communauté actuelle se compose de neuf taxons (*tab. 22*), tandis que la thanatocénose n'en comporte que six (*tab. 37*). Seuls deux taxons, tous deux de petite taille (et les seuls), sont partagés entre les deux ensembles (*Leistus nitidus* et *Pterostichus pumilio*). À BURF2 (fosse associée à la station de piégeage S2-SB), une tendance analogue est observée : huit taxons sont présents dans la communauté actuelle de (*tab. 22*), contre quatre dans la thanatocénose (*tab. 38*), avec deux taxons en communs, également de petite taille (*Pterostichus amoenus* et *Pterostichus pumilio*).

Ce contraste s'accroît lorsque la qualité du signal insecte diminue. Ainsi, à BERF1 (fosse associée à la station de piégeage S8-P), quinze taxons ont été recensés dans la prairie pour la communauté vivante (*tab. 25*) contre seulement trois dans la thanatocénose (*tab. 45*), *Poecilus versicolor* étant le seul taxon partagé, caractérisé par un gabarit moyen et sa grande abondance dans les captures. Dans les fosses BERF2 et BERF3 (fosses associées à la station

de piégeage S7-SB), la tendance reste similaire avec douze taxons identifiés dans la communauté vivante (*tab. 25*) et huit taxons dans les accumulations composites issus des sols (*tab. 39*). Un seul taxon est commun : *Pterostichus pumilio*, encore une fois de petite taille.

Le décalage observé entre biocénose et thanatocénose entomologique a également été rapporté dans d'autres travaux. Par exemple, une étude conduite en milieu lacustre par Smith (2000), bien qu'en considérant ce contexte bien distinct de celui des sols, met en évidence des divergences similaires entre la communauté vivante et la communauté morte. Dans cette recherche, 102 genres de Coléoptères ont été identifiés au sein de la biocénose, contre seulement 32 dans la thanatocénose. Si l'intégralité des familles et 91 % des genres retrouvés morts étaient présents dans la communauté vivante, seuls 56 % des familles et 28 % des genres vivants figuraient dans l'assemblage mort.

Toutefois, les proportions relevées sur les sites de Burat et Bernadouze diffèrent sensiblement, laissant supposer que l'archive sédimentaire analysée ici est potentiellement plus biaisée que celle issue de milieux lacustres. Cette différence pourrait résulter de processus taphonomiques propres aux sols, tels qu'une exposition accrue aux agents de décomposition, la bioturbation ou encore une fragmentation plus importante due aux dynamiques *post-mortem*. Bien que Smith (2000) ait déjà souligné la présence de biais analogues à ceux constatés ici, les résultats démontrent un filtrage taphonomique plus important.

Ces observations confirment que les thanatocénoses entomologiques ne rendent compte que d'une fraction limitée de la biodiversité initiale, la transition vers l'archive s'accompagnant d'une perte significative de diversité.

4.3. Reconstruire les paysages passés

La reconstruction des paysages passés à partir de l'entomofaune présente dans les sols comporte certaines limites, principalement liées à la qualité de l'archive. En effet, certaines classes écologiques sont surreprésentées tandis que d'autres le sont insuffisamment. Toutefois, les insectes constituent un indicateur robuste concernant le degré d'ouverture ou de fermeture des milieux, et apportent des informations pertinentes sur les pratiques des sociétés passées, notamment le pastoralisme.

4.3.1. Surreprésentation et absence de certaines classes écologiques

La forte récurrence de la classe écologique associée à la végétation (VEG) dans le corpus étudié constitue un biais méthodologique significatif. Ce phénomène, observable quel que soit le contexte (halde, forêt ancienne, prairie d'altitude ou vieille forêt), reflète avant tout une conséquence de la structure de la classification et des contraintes liées à l'identification, plutôt qu'une réalité écologique. En pratique, la classe VEG agit comme une catégorie englobante, intégrant une grande diversité d'habitats et de régimes alimentaires : des taxons inféodés aux arbres, arbustes, buissons et herbacées, jusqu'à des espèces polyphages. Cette large couverture accroît mécaniquement sa représentation dans les résultats (fig. 54, 55, 56 et 57). Ce biais est accentué par le grand nombre d'individus identifiés uniquement au genre, notamment parmi les *Otiorhynchus*, dont les fragments disponibles ne permettent pas une identification plus fine. L'imprécision ainsi générée contribue à augmenter artificiellement le poids de cette classe. Plutôt que d'utiliser la catégorie VBI (Valeur biologique inconnue), jugée encore plus imprécise et difficilement exploitable sur le plan analytique, il a été décidé de maintenir ces taxons dans la classe VEG, tout en reconnaissant son caractère synthétique et la distorsion qui en découle.

Par ailleurs, la dominance observée s'explique également par les valeurs élevées de l'indice de résistance (IR) chez les Curculionidae, associées à leur relative petite taille, qui en font des candidats privilégiés à la conservation dans l'archive sol. Ce constat est corroboré par l'étude de Compostella *et al.* (2013) qui observe une co-dominance des Curculionidae et des Aphodiidae (*Aphodius* sp.), dans des contextes de sol. À l'inverse, dans un contexte lacustre, Smith, (2000) relève une inversion du ratio de dominance entre les coléoptères xylophages et terrestres lors du passage à la thanatocénose. Ces observations suggèrent que la surreprésentation constatée est probablement inhérente à la nature même de l'archive liée au sol.

L'absence, ou la très faible représentation des coléoptères saproxyliques (n=22, pour les six fosses) dans les sols des vieilles forêts, y compris les niveaux superficiels (niveau I et II), interroge, ces insectes faisant partie des groupes fonctionnels typiques des vieilles forêts (Gilg, 2005 ; Janssen *et al.*, 2017). Dans ces écosystèmes, une proportion notable de la faune invertébrée est associée au bois mort (Bouget *et al.*, 2005 ; Elton, 1966) ; proportion d'ailleurs probablement sous-estimée pour l'Holocène (Whitehouse, 2006). Dans les tourbières, où les conditions favorisent la préservation des sclérites d'insectes, les saproxyliques peuvent représenter une part importante de la thanatocénose, comme observé à Thornes Moor et Hatfield Moor en Angleterre (Boswijk & Whitehouse, 2002). Leur absence complique donc

l'évaluation de la maturité du couvert forestier passé à partir du seul signal insecte. Les saproxyliques étant souvent considérés comme des indicateurs de la continuité, de la naturalité et de la maturité des écosystèmes forestiers (Janssen *et al.*, 2017), leur rareté influence l'interprétation de l'ancienneté et du degré de maturité écologique de ces milieux.

Toutefois, malgré cette contrainte, l'analyse des accumulations composites entomologiques permet d'identifier certains signaux liés au maintien du couvert forestier.

4.3.2. Perception des perturbations et des activités des sociétés passées

Le signal insecte constitue un indicateur pertinent pour analyser les dynamiques d'ouverture et de fermeture des milieux, en particulier pour les fosses suivantes : BOIF2, BURF1, BURF2 (pour les vieilles forêts) ; LACF2 (pour les forêts anciennes) ; ARGF1 (pour la halde ancienne) et ARGF3 (pour les prairies). Ces fosses présentent des signaux cohérents avec les interprétations pédo-anthracologiques. Plusieurs travaux menés dans divers contextes ont mis en évidence une concordance entre les données issues des insectes et celles provenant de macro-restes végétaux (Carrott *et al.*, 1994 ; Horton *et al.*, 1992 ; Ponel, 1995 ; Schafstall *et al.*, 2020 ; Shotton *et al.*, 1965). Il convient toutefois de noter que certaines études signalent un certain décalage malgré des tendances similaires, attribuable à la sensibilité différente des deux *proxies* (Smith *et al.*, 2010) ou à des processus taphonomiques distincts (Fields *et al.*, 2000).

En dépit d'une bonne correspondance générale des signaux paléoécologiques issus des deux *proxies*, certaines ouvertures détectées par les charbons ne sont pas identifiées par les insectes. À l'inverse, dans certains cas, comme à Lacore, des phases d'ouvertures détectées par les insectes ne sont pas documentées par les charbons car non contemporaines d'un évènement feu (Moret *et al.*, 2022). Ce décalage pourrait résulter des problèmes de datation évoqués précédemment, impliquant un enregistrement d'événements à des temporalités différentes selon les *proxies*. Ce constat soulève toutefois des interrogations, car dans la majorité des situations, les insectes traduisent un degré d'ouverture ou de fermeture analogue à celui mis en évidence par les charbons échantillonnés dans les mêmes niveaux.

Il convient également de préciser que, bien que les insectes se révèlent efficaces pour détecter la présence ou l'absence d'une couverture forestière, ils ne permettent pas toujours d'en qualifier précisément le degré d'ouverture ni l'étendue spatiale. Kenward (2006) émet d'ailleurs une réserve : la proximité des arbres avec le dépôt étudié constitue une condition nécessaire à la perception du couvert. Plusieurs publications mentionnent la quantification des

marqueurs associés à la présence d'arbres et de bois dans l'évaluation de la canopée (Hill, 1993 ; Kenward, 1978, 2006 ; Robinson, 1991, 2000 ; Smith *et al.*, 2010). Or, l'archive sol ne permet pas une telle approche. Par conséquent, l'interprétation des résultats issus des sols doit s'inscrire dans une démarche multi-*proxy*, afin de limiter le risque de surinterprétation des signaux entomologiques isolés.

Au-delà des dynamiques d'ouverture du paysage, dont l'interprétation reste limitée faute de datations suffisamment précises, les données entomologiques mettent clairement en évidence la présence de pratiques pastorales dans les environnements étudiés. Le signal insecte associé au pastoralisme est bien marqué sur le site des Argentières (fosses ARGF1 et ARGF3). Le signal insecte observé dans les fosses (LACF1, BERF1 et BOIF2) suggère de probables activités. Toutefois, l'absence d'identification des insectes à l'espèce ne permet pas de confirmer cette hypothèse avec certitude. Smith *et al.* (2010) ont mis en avant dans leur étude, à partir d'assemblages actuels, qu'une proportion supérieure à 10 % de coléoptères coprophages peut être le signe d'une activité pastorale intensive. Cependant, il reste hasardeux, voire impossible, de quantifier l'intensité du pastoralisme passé à partir de l'archive sol, car l'abondance relative ne peut être prise en compte.

L'identification d'insectes liés à des pratiques pastorales trouve un écho dans les données historiques disponibles pour les mêmes sites, où la documentation atteste de la pratique ancienne du pastoralisme. De plus, la présence de structures archéologiques caractéristiques, telles que des cabanes de pierre sèche (*orri* en Ariège), confirme l'occupation humaine saisonnière liée à ces activités. Ces indices croisés permettent de valider la pertinence du signal insecte pour la détection de certaines formes d'anthropisation.

4.4. Exemple de reconstructions paléoécologiques dans les Pyrénées centrales et Ariégeoises

L'utilisation des insectes pour la reconstruction paléoécologique des environnements montagnards comporte plusieurs limitations d'ordre méthodologique et taphonomique, comme mentionné précédemment. Toutefois, l'intégration de ces données à d'autres *proxies*, notamment les charbons de bois (offrant eux aussi une haute résolution spatiale), permet de reconstituer des trajectoires environnementales cohérentes, particulièrement lorsque le signal insecte est suffisamment abondant (Moret *et al.*, 2022). Une telle approche croisée renforce la robustesse des interprétations en confrontant deux types de *proxies* issus de processus de conservation distincts.

Les études menées dans les Pyrénées ont déjà mis en évidence une concordance entre les signaux fournis par les charbons de bois et ceux issus des insectes au sein des mêmes niveaux d'échantillonnages (Parrilla, 2019 ; Moret *et al.*, 2022). Ces convergences accroissent la fiabilité des reconstructions paléoécologiques en contexte montagnard, où les données entomologiques demeurent fragmentaires.

Les charbons de bois offrent un enregistrement relativement continu sur le temps long (notamment durant l'Holocène pour les sols montagnards), sous réserve de la cyclicité du régime des feux. Cependant, à partir de la fin de l'époque moderne, le signal devient nettement plus lacunaire en raison de la modification de ce régime, en particulier dans les Pyrénées. Cette discontinuité limite l'interprétation des dynamiques paléoécologiques récentes.

À l'inverse, les données archéoentomologiques, probablement limitées à une échelle temporelle plus courte au minimum les cinq derniers siècles (datations ^{14}C des insectes), voire potentiellement les deux milles dernières années (écart constaté dans le niveau archéologique des Argentières), pourraient permettre de saisir avec précision les évolutions récentes du couvert végétal, ainsi que certaines pratiques des sociétés passées. Elles pallient ainsi les lacunes des données pédo-anthracologiques pour les périodes récentes. Ce chevauchement partiel, loin de constituer une faiblesse, illustre la complémentarité des deux approches. Ainsi, l'intégration de ces deux *proxies* peut offrir une lecture diachronique des trajectoires environnementales.

Les reconstitutions présentées sont basées les fosses suivantes : BURF1, BURF2, BOIF1 et ARGF3. Les fosses ARGF1, ARGF2, LACF1 et LACF2, dont les données ont déjà été en partie valorisées (Moret *et al.*, 2022 ; Parrilla, 2019), ont également été mobilisées afin d'ouvrir la réflexion à l'échelle des deux versants opposés du haut vallon des Argentières-Lacore. En revanche, les fosses de Bernadouze, ayant déjà fait l'objet d'une étude approfondie et d'une publication, n'ont pas été réexaminées ici (Moret *et al.*, 2022 ; Parrilla, 2019).

4.4.1. La vieille forêt de Burat

Dans le cas de la fosse de BURF1, seuls les niveaux de I à III sont considérés comme exploitables pour l'analyse pédo-entomologique. Le niveau V a été exclu, car il ne livre qu'un enregistrement unique appartenant au genre *Harpalus* (Carabidae) (*tab. 37*), taxon que l'on retrouve de façon préférentielle en milieu ouvert et de façon plus rare en lisière et sous-bois. Un spécimen de *Harpalus latus* a d'ailleurs été piégé en lisière à Burat. Cependant, les caractéristiques morphologiques de l'élytre ne correspondent pas à celles du taxon issu du

registre fossile (niveaux V et III) qui ne présente pas la dent apicale caractéristique et dont les élytres sont allongés de manière uniforme contrairement au spécimen actuel. Nous concluons donc à une espèce de milieu ouvert. Le signal semble écologiquement cohérent avec les charbons datés retrouvés dans le même niveau (deux espèces ligneuses héliophiles) (*Annexe, fig. 75*). Cependant, plusieurs éléments soulèvent des doutes quant à l'origine de ce sclérite.

D'une part, l'asynchronie entre les datations ne permet pas de corréliser les deux *proxies* à une même phase. En effet, les charbons sont datés du Mésolithique (*tab. 49*) (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025), tandis que le sclérite d'*Harpalus* (en stade 2) est daté entre 1687 et 1926 cal AD (*tab. 49*). Cet écart temporel de plusieurs millénaires pourrait suggérer une pollution ou une intrusion postérieure (par bioturbation ou au moment du prélèvement). L'hypothèse de la bioturbation expliquant la présence d'*Harpalus* sp. dans le niveau V de BURF1 demeure sujette à débat, le pH de la fosse n'étant pas propice à l'activité des lombrics, limitant ainsi leur rôle potentiel comme agents de bioturbation. Par ailleurs, la concordance des signaux écologiques recueillis dans les différents niveaux de BURF1 à partir de deux *proxies* distincts constitue également un argument en faveur d'un processus de bioturbation très limité. Deux hypothèses demeurent donc envisageables : soit il s'agit d'une pollution récente survenue au moment de l'échantillonnage, malgré des précautions rigoureuses (un prélèvement de bas en haut) ; soit il s'agit d'un artefact méthodologique lié à la datation, le sclérite pouvant être plus ancien qu'indiqué, sans qu'il soit possible d'estimer l'écart temporel. L'hypothèse d'une pollution au moment du prélèvement est assez peu probable. Sans conclure à une synchronie avec les charbons Mésolithique, l'hypothèse d'une intégration récente au dépôt peut être raisonnablement écartée.

À BURF1, l'analyse croisée des deux *proxies* (charbons de bois et insectes) suggère une continuité du couvert forestier, ponctuée d'épisodes d'ouverture localisée de la canopée (trouées) (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025). Ces dynamiques d'ouverture sont solidement étayées par les données anthracologiques qui indiquent une transition marquée à la charnière entre l'âge du Bronze et l'âge du Fer (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025). Ces phases d'ouvertures sont aussi détectées par la pédo-entomologie, cependant, elles ne sont pas datées et ne peuvent en aucun cas être associées directement à celles identifiées grâce à la pédo-anthracologie. Les ouvertures sont détectées grâce à la présence du genre *Harpalus* (NMI = 7) dans le niveau III. Les indices DPM pour ce taxon dans ce niveau varie entre six stades S2 et un stade S3 ce qui suggère une ancienneté relative compatible avec une ou des phases d'ouverture anciennes. La présence de *Harpalus* sp., peut être interprétée comme un indicateur d'ouverture lié soit à l'intensification des usages anthropiques de la forêt (à l'époque médiévale puis moderne), soit à des feux naturels anciens ayant engendré des milieux ouverts transitoires. L'après Moyen-Âge est marquée par un développement notable des activités

proto-industrielles étroitement liées à l'exploitation forestière (Py-Saragaglia *et al.*, 2017, 2019 ; Fouédjeu *et al.*, 2022).

Cette hypothèse est étayée par des données archéologiques locales : quatre charbonnières ont été identifiées à proximité du site de BURF1, dont l'une datée de l'époque médiévale et les trois autres de l'époque moderne (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025). Elles témoignent de prélèvements de bois ; toutefois, il ne faut pas associer systématiquement le charbonnage à une ouverture importante de la canopée ; les prélèvements pouvant être localisés et/ou s'adosser à d'autres activités (production de bois d'œuvre et charbonnage des rémanents). Les sources historiques confirment également la présence de pratiques sylvo-pastorales et d'activités d'exploitations forestières dans le secteur en particulier aux XVIII^e et XIX^e siècles (Borde, 2024 ; Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025).

La fosse BURF1 témoigne de phases de fermeture et de maturité de la forêt, confirmée par les deux *proxies* (Parrilla *et al.*, 2026 ; Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025). Les charbons identifiés dans les niveaux III et II sont majoritairement issus d'essence forestières telles que *Fagus sylvatica* et *Abies alba* (Annexe, fig. 75). Ces charbons permettent d'établir des datations précises : pour le niveau III, *Abies alba* est daté entre 892 et 924 cal BC et *Fagus sylvatica* entre 420 et 556 cal AD ; pour le niveau II, *Abies alba* est daté entre 892 et 1021 cal AD. Ces résultats pédo-anthracologiques supposent le maintien d'un couvert forestier dense à ces périodes, tout en suggérant l'existence ponctuelle de trouées liées aux incendies.

Les données entomologiques confortent cette interprétation. *Pterostichus pumilio*, carabique principalement forestier, est présent du niveau I au niveau IV (soit dans la quasi-totalité de la séquence pédologique), signalant très probablement un signal forestier pluriséculaire. Dans le niveau III, ce taxon est daté entre 1475 et 1640 cal AD. On retrouve un décalage important entre la datation des deux *proxies*, de l'ordre du millénaire. Ce décalage souligne, une fois encore, les limites d'une correspondance directe entre les *proxies*, sans remettre en cause la cohérence écologique globale du signal. Par ailleurs, la présence de *Leistus nitidus* (non daté), un autre indicateur forestier, dans le niveau III renforce l'hypothèse d'un couvert forestier relativement fermé. Ce taxon, indicateur de milieux forestiers plutôt humides, est absent des niveaux I et II. Il est toutefois bien représenté dans les piégeages actuels autour de BURF1, suggérant une persistance locale.

En somme, l'interprétation conjointe des deux *proxies* tend à montrer un couvert forestier stable depuis l'Antiquité (pour les charbons) et au moins depuis le début de l'époque moderne (pour les insectes). Des ouvertures ponctuelles de la canopée, liées à des incendies, sont cependant attestées, probablement associées à des pratiques humaines passées (*Acer*

sp., à la transition entre l'âge du Bronze et du Fer ; Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025) ou à des dynamiques naturelles locales, en particulier pour les périodes plus anciennes.

À BURF2, située à plus basse altitude, le signal entomologique est trop faible pour permettre une reconstitution paléoécologique fiable. Les vestiges d'insectes sont rares et dispersés, ce qui limite fortement l'interprétation paléoécologique. Les bioindicateurs potentiels sont peu représentés : *Pterostichus pumilio* n'est attesté que par un unique sclérite dans les niveaux II et III, ce qui ne permet pas de tirer de conclusions robustes. De même, *Pterostichus amoenus*, taxon qui, selon les piégeages effectués à Burat, est forestier à ces altitudes, n'apparaît qu'une seule fois dans le niveau III.

Ces occurrences sporadiques d'insectes de sous-bois sont toutefois associées à des charbons d'essences forestières telles que le sapin et le hêtre, qui dominent les anthracomasses spécifiques, suggérant un couvert arboré relativement fermé (*Annexe fig. 75*). Néanmoins, ici encore, des écarts chronologiques importants appellent à une prudence dans les interprétations.

Le croisement des données paléoécologiques issues des insectes avec l'analyse des données historiques (étudiées par P. Borde (2024) sous la direction de S. Burri) et des orthophotographies du XX^e siècle, met en évidence des trajectoires différenciées pour Burat. Entre 1861 et 1862, la superficie de la forêt est réduite, notamment sur la rive droite du cours d'eau du Pitch (Borde, 2024). L'emplacement de la fosse BURF1 est situé à moins de 30 m du Pitch sur la rive gauche. En 1885, les emplacements des deux fosses sont situés dans un peuplement irrégulier et clair (Borde, 2024). L'emplacement de la fosse BURF1 se trouve en bordure du peuplement, au contact immédiat avec des zones de pâture (Borde, 2024). Vers 1950, au moment de la déprise agricole, les orthophotographies révèlent une situation contrastée. BURF2 est situé au cœur d'un massif forestier dense et continu, tandis que BURF1 se trouve en marge de ce peuplement, dans une zone marquée par une ouverture importante du milieu. BURF1 est en lisière d'une zone ouverte de plus de 11000 m² autour du Pitch. Aujourd'hui, les deux emplacements sont localisés au sein d'un peuplement forestier dense et continu, témoignant d'une reconquête forestière postérieure à cette période, bien identifiée par d'autres études (Borde, 2024). Vers 1950, au moment de la déprise agricole, les orthophotographies révèlent une situation contrastée. BURF2 est situé au cœur d'un massif forestier dense et continu, tandis que BURF1 se trouve en marge de ce peuplement, dans une zone marquée par une ouverture importante du milieu. BURF1 est en lisière d'une zone ouverte de plus de 11000 m² autour du Pitch. Aujourd'hui, les deux emplacements sont localisés au sein d'un peuplement forestier dense et continu, témoignant d'une reconquête forestière postérieure à cette période, bien identifiée par d'autres études.

Ces différences dans l'histoire récente du couvert végétal semblent se refléter dans les données entomologiques. En particulier, l'absence d'espèces caractéristiques des milieux ouverts à BURF2, y compris dans les niveaux les plus profonds, suggère une stabilité forestière relative de ce secteur.

Il convient toutefois de souligner que les insectes des milieux ouverts enregistrés dans BURF1, et uniquement dans le niveau III, ne peuvent être attribués à une période précise d'ouverture du paysage. Ces signaux écologiques anciens traduisent une histoire sub-récente complexe, marquée par des dynamiques successives d'ouverture et de fermeture du milieu (au moins depuis la fin du XV^e siècle, d'après la datation la plus ancienne).

4.4.2. La vieille forêt de Bois-Neuf

BOIF2 constitue le seul enregistrement exploitable pour l'analyse archéontomologique de la vieille forêt de Bois-Neuf. Seuls les niveaux IV à I sont exploitables, le niveau V livrant trop peu de sclérites. La fosse de BOIF2 est singulière dans le corpus d'étude. Elle illustre parfaitement l'intérêt de croiser les *proxies* charbons et insectes dans l'étude des sols montagnards. Par exemple, le niveau IV ne contient aucun charbon de bois, mais le signal insecte est enregistré (*Annexe, fig. 74*). À l'inverse, certaines ouvertures du couvert forestier (dans les niveaux II et III) ne sont pas détectées par les insectes mais le sont par les charbons.

Les données entomologiques attestent d'une continuité du couvert forestier au fil du temps, comme semble en témoigner la présence récurrente de *Pterostichus pumilio* (marqueur forestier robuste) dans tous les niveaux, à l'exception du niveau III. Ce signal est renforcé, dans les niveaux supérieurs (II et I), par la présence d'autres coléoptères forestiers. *Hylastes* sp., saproxylique, est associé aux peuplements forestiers matures. *Strophosoma melanogrammum*, observé dans les niveaux II et I, fréquente à la fois les conifères et les feuillus à feuillage caduc, avec une nette préférence pour *Sorbus aucuparia*, *Picea abies* et *Fagus sylvatica* (Urban, 1999 ; Kotásková *et al.*, 2018). Fait notable, le niveau II a également livré des charbons de *Fraxinus*, *Sorbus* et *Abies alba* (*Annexe, fig. 75*).

Parallèlement, la présence d'individus du genre *Aphodius* (répartis entre les niveaux IV et II), tous au stade 3 de dégradation, évoque une possible activité pastorale. L'interprétation paléoécologique du genre *Aphodius* doit se faire avec prudence : premièrement ce taxon est très mobile, deuxièmement certaines espèces de ce genre sont aussi saprophages, et troisièmement leur reproduction nécessite des déjections animales (Ponel *et al.*, 1992 ;

Robinson, 1978). L'hypothèse de la présence de troupeaux domestiques est renforcée par (1) la proximité immédiate (moins de 20 m) de deux structures archéologiques (non datées), probablement liées à des pratiques pastorales ; (2) la séquence du lac d'Espingo, situé à 12 km de Bois-Neuf, qui atteste de pratiques pastorales dans la région entre 1400 et 1500 cal AD ; et (3) des sources historiques documentant l'introduction de troupeaux en forêt au XIX^e siècle (Py-Saragaglia & Saulnier *et al.*, 2025).

Les données pédo-anthracologiques complètent les données entomologiques et indiquent un environnement forestier établi au moins depuis l'âge du Fer, avec la présence d'*Abies alba* dans le niveau III. Des phases de diminution de la densité du couvert forestier, voir l'ouverture ponctuelle de la canopée sont suggérées par les charbons, témoignant de l'occurrence d'incendies. L'une de ces phases est datée de l'époque moderne, associée à la présence de *Fraxinus*, taxon post-pionnier pouvant se développer dans des milieux forestiers perturbés ou de petites trouées (*Annexe, fig. 75*). Deux autres taxons non datés, *Sorbus* cf. *S. aucuparia* (dans le niveau II) et des éricacées (dans le niveau III), peuvent également traduire des conditions localement plus ouvertes (trouée forestière par exemple) ou des stades de recolonisation post-perturbation (*Annexe, fig. 75*). La thanatocénose entomologique de cette fosse n'a pas enregistré de taxon marqueur d'ouverture. Cette absence peut s'expliquer soit par une structure peu dense du couvert forestier, ne correspondant pas nécessairement à de véritables phases d'ouverture, soit au contraire par l'existence de phases d'ouverture qui n'auraient pas été détectées par le *proxy* insecte pour diverses raisons taphonomiques ou écologiques. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer l'absence de détection par les insectes : (1) les ouvertures pourraient être non contemporaines à la période d'enregistrement du signal entomologique dans la fosse BOIF2 ; (2) l'ouverture identifiée par les charbons est connectée à l'espace boisé, et d'après les piégeages effectués à Burat, une clairière en continuité du massif ne favorise pas la présence de taxons caractéristiques des ouvertures, tandis que les marqueurs forestiers, notamment ceux de grande taille, restent bien représentés ; (3) les taxons caractéristiques des ouvertures n'ont pas été enregistrés dans les sols.

L'analyse des cartes anciennes ne permet pas de documenter l'évolution récente du paysage à BOIF2. La proximité immédiate de la frontière espagnole rend ces sources cartographiques difficilement exploitables. Entre 1873 et 1905, BOIF2 est situé en futaie claire de vieux sapin, associée à des espèces pionnières (sorbier et bouleau) ; la présence de clairières est indiquée pour 1905 (Borde, 2024). La trajectoire paysagère autour de BOIF2 est relativement stable entre les années 1950 et aujourd'hui. Sur les deux orthophotographies, l'emplacement de la fosse est situé en bordure du peuplement forestier, à 45 m de la lisière, puis 41 m. Ce léger recul est imputable à l'aménagement d'une piste à proximité. Les observations des 75 dernières années sont cohérentes avec le signal insecte forestier du

niveau supérieur. Les potentielles ouvertures de la zone (clairière) n'ont, en revanche, pas été détectées par les insectes retrouvés dans BOIF2.

4.4.3. Le bassin versant des Argentières-Lacore

Les reconstructions paléoécologiques du secteur des Argentières-Lacore (petit bassin versant du Garbet) mettent en évidence le caractère très local des accumulations composites et des assemblages d'insectes issus des sols, et permettent de reconstituer des dynamiques différenciées entre les versants opposés d'un petit bassin versant. À l'instar des précédentes recherches fondées sur d'autres *proxies* (charbons, pollen) et archives (dépression tourbeuse, mine et charbonnières), qui ont mis en évidence une histoire contrastée entre ces deux versants (Py-Saragaglia *et al.*, 2017), nos résultats confirment cette différenciation marquée.

La séquence pollinique de la petite dépression tourbeuse située à proximité de l'étang de Labant, documente la dynamique de la végétation locale (haute vallée du Garbet) depuis le début de l'Holocène (Galop, 1997, 1998). La présence de poacées au Néolithique dans le diagramme pollinique, tend à montrer, dans un contexte globalement forestier, l'existence d'un milieu ouvert, probablement aux abords de la zone humide, qui a pu être attractif pour les premières sociétés pastorales (*Annexe, fig. 79*). Les premiers indices d'anthropisation discrets, et très localisés, sont perçus au Néolithique final (Galop, 1997, 1998). La phase d'expansion des activités humaines, interprétées comme « modérée », se situe entre l'Antiquité et le Haut Moyen Âge. Les données fournies par la pédo-anthracologie, permettent d'identifier des phases d'ouverture du versant de soulane (orienté sud-est), progressivement dédié à l'expansion des prairies à vocation pastorale, tandis que le versant opposé d'ombrée (orienté nord-ouest), maintenu forestier, a été dédié à des usages sylvicoles et à la fabrication de charbon de bois au moins à partir du XV^e siècle (Py-Saragaglia *et al.*, 2017).

Cinq fosses ont été ouvertes dans ce secteur : trois en soulane, dont deux en contexte archéologique, en contrebas du Pic des Argentières (ARGF1 et ARGF2), et une en prairie (ARGF3), distante de 120 m (à vol d'oiseau) des deux premières, et deux autres en ombrée, en contexte forestier (LACF1 et LACF2), distantes de 240 m du Pic des Argentières.

4.4.3.1. La prairie des Argentières (soulane)

La prairie des Argentières constitue le seul sol naturel des milieux ouverts du corpus utilisable pour une reconstruction paléoécologique robuste. Encore une fois, les signaux entre les charbons et les insectes convergent. Cependant, la lecture du signal entomologique de la fosse ARGF3 reste délicate. Cette situation résulte de valeurs NMI relativement faibles, y compris dans les deux niveaux superficiels : 26 NMI pour le niveau I et 37 pour le niveau II. Ceci s'observe malgré la présence d'un nombre conséquent de sclérites, lequel s'explique par leur fragmentation importante dans cette fosse.

La thanatocénose est majoritairement composée de taxons coprophages, dans l'ensemble des niveaux. Cependant, au vu du faible nombre de sclérite des niveaux IV et III, la continuité de ce signal ne peut être établie.

Le niveau I présente un signal mixte associant zone boisée et pâturage. On peut noter la présence d'*Abax parallelepipedus* (NMI = 1), carabe considéré comme principalement forestier mais tolérant les trouées (résultats des piégeages de Burat). *Strophosoma melanogrammum* (NMI = 1) est associé aux arbres, renforçant l'hypothèse d'une couverture boisée à proximité. Plusieurs représentant du genre *Aphodius* sont présents (NMI = 4) dans le niveau I, permettant de supposer la présence de pâturage. Les données pédo-anthracologiques confortent l'idée d'un boisement cycliquement ouvert. Les anthracomasses des espèces forestières sciaphiles (*Fagus sylvatica*, *Taxus baccata* et *Abies alba*) dominent dans le niveau I, reflétant un paysage forestier dense à relativement dense (*Annexe, fig. 77*). Un charbon d'if retrouvé dans ce niveau a été daté de l'âge du Bronze (Saulnier *et al.*, en préparation) (*Annexe, fig. 77*).

Le niveau II se distingue par la très forte représentation des coprophages du genre *Aphodius*, qui composent environ 50 % de l'accumulation composite. Selon Robinson (1983 *in*: Kenward, 2006) et Robinson (2000), une proportion supérieure à 20 % de coprophages constitue un indicateur fiable de pâturage actif. Ce signal s'accompagne d'un taxon que l'on rencontre fréquemment dans les milieux ouverts de type lande et prairie : *Harpalus cf. latus* (NMI = 5) (Coulon & Boucher, 1985). Ce taxon peut cependant aussi se retrouver en milieu boisé (Jeannel, 1942). Dans ce même niveau, *Silpha cf. obscura* (NMI = 1), taxon que l'on retrouve en milieu ouvert principalement (Hastir & Gaspar, 2001), a également été identifié. Le niveau compte aussi des taxons forestiers ou arboricoles, tels que *Pterostichus cristatus* et *Abax parallelepipedus*. Ces deux taxons ont démontré une tolérance aux trouées forestières. Ils sont associés à *Calathus cf. luctuosus* (NMI = 1), carabe à tendance forestière (à proximité des pins) d'après Jeannel (1942), mais également observé en contexte de prairie (piégeages

de Bernadouze). Ainsi, l'association d'espèces de milieux forestiers et ouverts (prairie) pourrait refléter un effet de bordure, ou un paysage en mosaïque composé de patchs forestiers et de milieux ouverts. La présence de *Strophosoma melanogrammum*, espèce liée aux arbres, confirme la proximité d'un couvert boisé ; Kenward (2006) ayant montré que les insectes traduisent la présence d'un boisement dès lors qu'il est proche. La pédo-anthracologie renseigne plusieurs phases de perturbations et d'ouvertures entre le Néolithique et l'âge du Bronze. Les essences forestières sont bien représentées par des charbons d'*Abies alba*, *Fagus sylvatica* et *Taxus baccata*, attestant d'un couvert forestier, depuis au moins l'âge du Bronze (charbon d'if daté), précédant la mise en place de la prairie (Py-Saragaglia, 2026 ; Saulnier *et al.*, 2020). (Annexe, fig. 77). Les données pédo-anthracologiques suggèrent que la prairie actuelle est ancienne (âge du Fer) et dédiées aux activités pastorales, son entretien n'ayant pas nécessité l'usage du feu (Py-Saragaglia, 2026).

L'hypothèse d'un paysage ancien, à dominante forestière, mais qui a été cycliquement ouvert au Néolithique (*Corylus* sp., 3765-3533 cal BC, niveau IV ; *Fraxinus* sp., 3649-3533 cal BC, niveau III), puis à l'âge du Bronze, avec l'établissement de prairies dans des trouées forestières qui auraient été maintenues puis élargies depuis l'âge du Fer/époque romaine jusqu'à l'époque moderne, est soutenue par les données pédo-anthracologiques, anthracologiques et palynologiques (Galop, 1998 ; Py-Saragaglia *et al.*, 2017 ; Py-Saragaglia, 2026 ; Saulnier *et al.*, en préparation) (Annexe, fig. 77, 78 et 79). La déprise récente suivie par une fermeture très progressive du milieu est documentée par l'analyse des orthophotographies. L'emplacement de la fosse étant situé dans les années 50 dans un milieu ouvert à proximité d'arbres isolés. Ces quelques arbres visibles dans les années 1950 formaient un boisement clairsemé d'environ 5000m². Les relevés actuels montrent que ce boisement s'est densifié et étendu pour former un ensemble continu atteignant près de 16000m², en connexion avec un second massif arboré. L'emplacement de la fosse est désormais situé à côté de la lisière forestière (composés de hêtre, avec une canopée peu dense), témoignant d'un processus de recolonisation forestière progressive, amorcée dès la seconde moitié du XX^e siècle, typique de la déprise agricole dans les secteurs pyrénéens (Sheeren *et al.*, 2015).

Les insectes de l'US3 des Argentières (halde) documentent le maintien d'un équilibre entre milieu ouvert et milieu forestier durant l'âge du Fer (366-192 cal BC), bien identifié dans les pollens (Galop, 1998) (Annexe, fig. 79). L'US3 présente une association entomofaunique mixte, combinant des taxons indicateurs d'ouverture du milieu et des espèces caractéristiques des environnements forestiers. Les marqueurs d'ouverture sont représentés par *Pterostichus vernalis* (NMI = 3), *Ophonus* sp. (NMI = 3) et *Harpalus* sp. (NMI = 2), bien qu'il faille interpréter

ce dernier avec prudence. Les témoins forestiers sont représentés par *Carabus convexus* (NMI = 2) et *Pterostichus pumilio* (NMI = 1).

Les marqueurs d'ouverture identifiés dans l'assemblage s'avèrent cohérents avec le développement du pastoralisme, attesté par les données palynologiques, pour cette période (Galop, 1998). Ils sont par ailleurs associés à plusieurs taxons coprophages : *Agrilinus* sp. (NMI = 1), *Aphodius* sp. (NMI = 1), *Onthophagus* sp. (NMI = 1) et *Trypocopris vernalis* (NMI = 1). Bien que le nombre d'individus reste limité, la diversité des taxons coprophages relevée indique vraisemblablement une activité pastorale à proximité du site minier, les taxons *Aphodius* sp. et *Onthophagus* sp. étant fortement associés aux pâturages (Smith *et al.*, 2014).

La présence d'insectes forestiers et arboricoles, tels que *Brachytemnus* sp. (NMI = 1), peut s'expliquer soit par la proximité du peuplement forestier, soit par un apport de bois stockés en forêt (après leur abattage pour leur séchage ; l'abattage par le feu nécessitant du bois sec, ce qui prend 12 à 18 mois de séchage pour les résineux et 24 mois pour le hêtre) transportés depuis cette dernière jusqu'à la mine. Les analyses des charbons, de l'US3, indiquent la présence d'une hêtraie-sapinière mixte à proximité du Pic des Argentières durant la période de La Tène (*Annexe, fig. 78*) (Py-Saragaglia *et al.*, 2017 ; Py-Saragaglia, 2026). Ainsi, le second scénario semble le plus probable en raison des marqueurs d'ouverture identifiés à ce niveau. Le genre *Brachytemnus* se développe sous l'écorce, dans l'aubier ou, pour certains taxons, dans le bois mort ; il est donc possible qu'il ait été transporté de façon passive avec le bois nécessaire aux activités minières. *Pterostichus pumilio*, un petit Carabidae de litière, questionne quant à sa découverte sur le dôme des Argentières. Sa présence pourrait résulter d'un transport passif involontaire de litière lors du déplacement des bois. Les bois étant stockés au sol pendant un à deux ans, la litière peut s'y agglomérer. À l'inverse, en raison de sa forte mobilité, de sa plasticité écologique et de sa tolérance aux milieux ouverts, *Carabus convexus* pourrait être présent sur site indépendamment de toute intervention humaine.

4.4.3.2. La forêt ancienne de Lacore (ombrée)

Sur le versant d'ombrée, la pédoanthracologie reconstitue une hêtraie-sapinière (*Annexe, fig. 80*), et l'anthracologie des charbonnières montre sa conversion en taillis de hêtre monospécifique vers le milieu du XVII^e siècle (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). Peu de marqueurs d'ouverture ont été identifiés dans les charbons, bien que les feux aient potentiellement créé des ouvertures localisées (Py-Saragaglia *et al.*, 2017). La forêt est soumise à une pratique intense du charbonnage entre la fin de la période médiévale et l'époque contemporaine.

Les fosses LACF1 et LACF2 présentent un signal typique des environnements forestiers. Il est probable que la fosse LACF1 ait subi une bioturbation, compte tenu de la perturbation des anthracomasses liées à de possibles mouvements verticaux, tandis que ce type de perturbation semble moins marqué pour LACF2.

Les niveaux superficiels de ces deux fosses révèlent la présence de *Pterostichus pumilio* (LACF1 : niveau I NMI = 4 ; LACF2 : niveau II NMI = 2). Ces Carabidae forestiers sont accompagnés de taxons du genre *Acalles*, caractérisés par une tendance saproxylique (LACF1 : niveau I NMI = 6, niveau II NMI = 1 ; LACF2 : niveau I NMI = 10). La présence d'*Acalles* pourrait s'expliquer par le stockage préalable du bois destiné à son utilisation dans les charbonnières, comme en atteste la présence d'hyphe (mycélium de champignons de pourriture) dans les charbons issus de ces dernières. La présence de bois contaminés par des champignons de pourriture a été aussi détectée dans les fosses. Par ailleurs, l'occurrence de *Geotrupes* sp., associée à la découverte d'un Histeridae non identifié dans la fosse LACF1, suggère une possible extension des activités pastorales sur ce versant, à proximité de la crête affleurante. Une potentielle phase d'ouverture est détectée dans le niveau II de LACF2, avec la présence d'un *Harpalus* sp. (NMI = 1) et d'un *Harpalinae* (MNI = 1). Pour les niveaux superficiels, les charbons reconstruisent au moins deux phases de perturbations par le feu : une première phase durant l'époque médiévale (LACF2, 1219-1284 cal AD, niveau I) et une autre entre l'époque moderne et contemporaine (LACF1, 1682-1935 cal AD, niveau I et LACF2, 1679-1940 cal AD). Cela permet de conclure à des ouvertures localisées de la canopée, que l'on retrouve potentiellement à LACF2, sans pouvoir affirmer la synchronie de ces deux *proxies*. La présence d'éricacées (notamment *Vaccinium* cf. *V. myrtillos*) à LACF1 dans les niveaux I et II témoigne probablement de conditions localement plus ouvertes, pouvant correspondre à des trouées forestières (*Annexe, fig. 80*) (Py-Saragaglia, 2026). Aucun taxon marqueur d'ouverture n'a été retrouvé dans l'accumulation composite de LACF1. Ceci peut s'expliquer par la continuité biotique des espaces de lisière, de trouée et de sous-bois, qui entraîne des différences d'assemblages fondées sur les fréquences d'apparition des taxons (ex. : piégeage de Burat), un phénomène impossible à percevoir dans les accumulations composites, fortement biaisées.

À la lumière des résultats obtenus à partir du *proxy* insecte, il semble que l'on puisse confirmer le caractère local des reconstructions. Ces dernières, en accord avec les données anthracologiques et polliniques, sans qu'il soit possible d'affirmer leur contemporanéité, démontrent une dichotomie dans l'utilisation du secteur des Argentières-Lacore. Les marqueurs associés aux activités pastorales (coprophages) sont principalement localisés sur le versant le mieux exposé, avec une légère extension vers le versant d'ombrée, à la hauteur de la fosse LACF1, proche de la crête et du versant de soulane opposé. ARGF1 est bien

marqué par ces taxons coprophages en particulier dans l'US3 et de manière moins marquée dans l'US1 (non-scellée, avec un *Aphodius* et un *Aphodiinae*). À environ 120 m à vol d'oiseau, des marqueurs pastoraux (*Aphodius* sp.) sont présents dans le niveau superficiel de ARGF3 ; ils sont encore plus nombreux dans le niveau II. Malgré la forte mobilité de ce taxon, des zones de concentration préférentielles ont été constatées. Les occurrences d'*Aphodius* relevées dans la couche superficielle semblent directement liées à l'exploitation pastorale actuellement pratiquée aux Argentières, tandis que la halde, caractérisée par un substrat très caillouteux, est vraisemblablement moins fréquentée par les troupeaux.

Le signal forestier strict (notamment au travers du bioindicateur *Pterostichus pumilio*) reste cantonné au versant d'ombrée, correspondant à la forêt ancienne de Lacore, sans extension vers la zone minière située à 240 mètres à vol d'oiseau. Toutefois, une exception apparaît dans l'US3, où la présence de marqueurs forestiers peut s'expliquer par des apports de bois liés à l'exploitation minière. Ces marqueurs forestiers confirment l'existence d'un milieu hétérogène pendant les phases d'activités minières, combinant des zones ouvertes avec des articulées avec des espaces forestiers. La fosse ARGF3 montre un assemblage entomologique mixte, confirmant une mosaïque d'habitats avec des espèces très mobiles ayant une importante plasticité écologique.

L'analyse paléontomologique du secteur des Argentières-Lacore, combinant des données issues des sols et d'un contexte archéologique, souligne sa contribution intéressante pour une reconstitution fine des dynamiques socio-écologiques passées à l'échelle d'un petit bassin-versant. La cohérence des signaux, bien que leur synchronicité avec les charbons ne puisse être établie pour les sols, met en évidence le fort potentiel de cette approche.

Chapitre V – Conclusion

Cette thèse explore le potentiel de la thanatocénose entomologique à fournir un nouveau *proxy* pour reconstituer les dynamiques et trajectoires paléoécologiques de milieux montagnards, en l'occurrence les Pyrénées, les Alpes italiennes et les Apennins. Dans cette zone d'étude onze sites ont été sélectionnés pour leurs facteurs biotiques et abiotiques très contrastés. Les échantillonnages ont été réalisés dans des technosols (ARGF1 et ARGF2) et dans des sols. Les sols sont localisés dans des vieilles forêts (BARF1, BARF2, BOIF1, BOIF2, BURF1 et BURF2), dans des forêts anciennes (BERF2, BERF3, LACF1, LACF2, GERF1, MAGF1 et MONF1) et dans des prairies d'altitude (ARGF3, BERF1, MALF1 et PIAF1). Ce vaste éventail environnemental a permis d'évaluer la qualité de conservation des insectes dans les sols, leur représentativité écologique et la variabilité du signal insecte en fonction des paramètres inter et intra-sites, ainsi que les usages anciens et actuels du sol. Les résultats obtenus ont permis d'identifier les conditions dans lesquelles le *proxy* insecte extrait des sols constitue un indicateur fiable pour la reconstruction des trajectoires paléoécologiques à l'échelle locale.

La démarche méthodologique, diachronique (de la biocénose à la thanatocénose) s'est articulée en trois étapes principales. D'abord, l'étude des dynamiques d'archivage des insectes dans les sols a permis de mettre en évidence les limites et biais potentiels du *proxy*. Ensuite, l'ancienneté de ce dernier a été caractérisée grâce à l'analyse de l'état de conservation (DPM) et à la datation par radiocarbone. Enfin, les reconstructions paléoécologiques issues du signal entomologique ont été comparées à celles fondées sur l'analyse des macro-restes végétaux (notamment le charbon) prélevés dans les mêmes fosses.

1. Dynamiques de conservation du signal insecte : quels sols sont favorables à leur utilisation pour la reconstruction paléoécologique ?

La conservation différentielle des insectes s'observe entre les sites, au sein d'un même site, ainsi qu'à l'intérieur d'une fosse. Deux facteurs principaux doivent être considérés lors de l'analyse de cette variabilité : l'influence des types de sols montagnards et les caractéristiques propres aux insectes qui déterminent leur résistance relative à la décomposition.

Le sol, principal objet de cette étude, ne répond pas aux critères optimaux de conservation des vestiges d'insectes, notamment en ce qui concerne l'anoxie et le maintien

des conditions de dépôt. Il s'agit d'une archive dynamique, en constante évolution, difficile à étudier sans une batterie analytique. La question de la possibilité d'établir un modèle théorique prédictif concernant la conservation des sclérites d'insectes dans les sols se pose : bien que cela ait été tenté à plusieurs reprises dans d'autres contextes, la réponse demeure négative en raison d'un échantillonnage trop limité. Toutefois, certains éléments peuvent être dégagés à partir des résultats de notre étude :

- La pente et la position topographique influencent l'érosion et la stabilité des dépôts. La fosse ARGF1, située dans une cuvette, a livré davantage de sclérites que celle d'ARGF2 (en amont de 10 m) située sur une pente forte
- La couverture végétale au niveau de la zone d'échantillonnage apparaît également cruciale ; elle contribue à un micro-climat protecteur (humide et frais). Les expositions plus chaudes des prairies d'altitude semblent être défavorables à la conservation des vestiges d'insectes. Le maintien de la couverture arborée, sans coupe récente importante et sans changement d'usage des sols, comme dans les vieilles forêts, permet d'assurer la stabilité des conditions édaphiques du dépôt, conditions nécessaires à la conservation des sclérites d'insectes
- Le faible nombre de sclérites dans les prairies peut aussi être expliquée par les pratiques des sociétés passées tels que le pastoralisme qui influent sur l'alcalinité d'un sol le rendant peu propice à la conservation du signal insecte.
- Comme attendu, l'acidité du pH et un bon niveau d'hydromorphie sont des conditions adéquates pour une bonne préservation des vestiges d'insectes, même si l'acidité seule ne garantit pas leur conservation.

Une contribution innovante réside dans la prise en compte du rapport azote/carbone (C/N), qui ralentit la décomposition organique et favorise ainsi la conservation des sclérites. L'analyse statistique fondée sur la régression binomiale négative indique que le C/N et l'hydromorphie constituent des paramètres essentiels à la préservation des vestiges d'insectes, malgré le faible échantillon statistique. L'absence de significativité du pH est attribuable au biais des échantillons envoyés en laboratoire (une fosse à pH neutre, contre toutes les fosses au pH acide ou très acide). Par conséquent, la fosse BURF1, combinant plusieurs facteurs favorables, en plus d'un climat frais et humide lié à l'altitude, comme une hydromorphie marquée (10), un pH acide et un rapport C/N élevé, a livré le plus grand nombre de sclérites. Le C/N modérément élevé de PIAF1 a probablement compensé le caractère défavorable de son pH neutre, permettant malgré tout, la préservation de sclérites d'insectes en prairie, bien que de façon très limitée. Le climat plus chaud induit par le milieu ouvert d'altitude a pu jouer aussi en défaveur de la bonne conservation des sclérites d'insectes.

Il apparaît ainsi que les vieilles forêts de montagne représentent des milieux particulièrement favorables à la conservation des sclérites d'insectes, étant caractérisée par de haut taux pour le rapport C/N, sous réserve d'une forte hydromorphie. Néanmoins, un échantillonnage limité à onze sites ne permet pas de conclure de manière définitive sur les caractéristiques optimales d'un sol pour la conservation des vestiges d'insectes ; ces résultats offrent cependant des pistes de réflexion et justifient des investigations et développement futurs, d'autant que les analyses statistiques n'ont portés que sur dix fosses réparties sur sept sites.

Le signal insecte présente des différences de conservation et d'abondance d'une fosse à l'autre. La fragmentation constitue un indicateur essentiel de l'état de conservation des sclérites d'insectes ainsi que d'éventuels mouvements taphonomiques. Les degrés de fragmentation sont hétérogènes aussi bien entre les fosses qu'au sein d'une même fosse. L'état de fragmentation ne montre pas de corrélation directe avec la pente, la compaction du sédiment, ni même la taille des blocs rocheux. L'analyse des facteurs influençant la fragmentation est nécessaire et nécessite des recherches complémentaires. Une conservation différenciée selon les taxons est également observée. Les insectes de petite taille (< 18 mm) sont majoritairement mieux conservés et intégrés dans les niveaux de sols, alors que les plus grands sont rares, fréquemment fragmentés et semblent plus exposés aux processus de dégradation. L'utilisation de l'indice de résistance (IR) lors d'analyses statistiques met en évidence la durabilité de la chitine chez certains insectes face à la dégradation. Les insectes avec un IR élevé sont présents dans tous les niveaux de prélèvement, tandis que ceux ayant un IR faible se retrouvent uniquement dans le niveau superficiel.

L'enregistrement du signal insecte dans les fosses est également influencé par leurs traits de vie. Les espèces appartenant à la faune du sol, telles que certains Carabidae et Curculionidae (notamment *Otiorhynchus* sp.) sont surreprésentées et majoritaires dans le corpus. À l'inverse, les espèces arboricoles ou xylophages sont peu fréquentes, probablement en raison de leur éloignement du site de dépôt au moment de la mort, ce qui est directement lié à leurs caractéristiques écologiques. Cette observation pourrait expliquer l'absence de certains coléoptères saproxyliques, lesquels meurent généralement à la surface du sol, sur la mousse ou la litière végétale, où ils sont exposés aux processus *post-mortem* et rapidement décomposés par l'action des micro-organismes. En revanche, les espèces terricoles, en raison de leur mode de vie dans les couches superficielles du sol, bénéficient de conditions plus favorables à leur conservation. Il en découle que seules ces dernières semblent être correctement préservées dans les échantillons de sol.

La conservation des sclérites d'insectes dans les sols est un phénomène multifactoriel, qui dépend de la nature du dépôt et de la nature de l'insecte. Elle résulte d'interactions complexes et présente de nombreux biais taphonomiques qui compliquent la lecture de la thanatocénose entomologique et l'interprétation paléoécologique.

2. Les insectes issus des sols sont-ils anciens ?

L'ancienneté des vestiges d'insectes a été déterminée à l'aide de deux méthodes complémentaires : une méthode relative (l'indice DPM) et une méthode absolue (la datation radiocarbone). Toutes les fosses étudiées présentent plusieurs états de dégradation selon les niveaux d'échantillonnage.

L'indice DPM est dérivé des grilles taphonomiques déjà existantes dans la littérature scientifique, mais il se distingue par une analyse à l'échelle du sclérite et non à celle de l'assemblage. Cette approche est particulièrement adaptée à l'étude de l'archive sol, dynamique et affectée par la bioturbation. Le postulat sous-jacent est qu'un sclérite ayant subi une histoire taphonomique plus longue présente un degré de dégradation supérieur. Les stades 0-1 correspondent généralement à des décès récents, tandis que les stades 2-3 reflètent une ancienneté plus prononcée. L'indice DPM s'avère pertinent, bien qu'il nécessite une interprétation nuancée. Notamment, tous les sclérites ne se dégradent pas au même rythme ; la résistance intrinsèque d'un taxon (IR) influe sur la perception de son ancienneté. Un taxon à faible IR se détériore potentiellement plus rapidement qu'un taxon à fort IR, dans un même contexte sédimentaire. Ainsi, il convient d'analyser l'indice DPM en tenant compte de l'IR afin de limiter les biais d'interprétation. Par ailleurs, la nature du sol peut également moduler la vitesse de dégradation des sclérites. Une corrélation significative entre l'état de conservation et l'abondance des sclérites existe pour les sites présentant peu de vestiges entomologiques. Ces derniers sont très bien conservés témoignant d'une histoire taphonomique courte et donc probablement d'une dégradation rapide des sclérites.

La datation au radiocarbone est couramment employée dans les recherches en entomologie du Quaternaire, bien que certaines publications soulignent ses limitations. Les datations de cette étude se regroupent entre la fin du XV^e et le XX^e siècle et apparaissent systématiquement décalées par rapport aux datations sur charbons de bois, qui s'échelonnent sur tout l'Holocène. Cette asynchronie pose des problèmes étant donné que les signaux écologiques entre insectes et charbons concordent systématiquement dans ces niveaux. Ces écarts ne s'expliquent pas uniquement par la bioturbation car le déplacement sans destruction des sclérites est peu probable, en raison de leur grande fragilité. D'autres facteurs sont

plausibles : (1) contaminations de la chitine par du carbone récent (instabilité du ^{14}C , adsorption de composés organiques du sol, contaminations lors du stockage) ; (2) effets de faible masse ($< 1 \text{ mg C}$), connus pour rajeunir artificiellement les âges. Dans cette optique, la date moderne obtenue pour *Carabus convexus* dans la fosse ARGF1, issue d'une US protohistorique, est biaisée, vraisemblablement à cause de la faible masse de l'échantillon, mais aussi potentiellement par une contamination au carbone moderne. Dans ce contexte archéologique, une analyse de répliquats présentant des masses de carbone suffisantes pourrait constituer une piste pertinente de développement méthodologique. La datation de charbons supplémentaires issus de cette même US serait également recommandé afin de mieux pondérer les résultats fournis par la datation au radiocarbone.

Le DPM est un outil méthodologique utile pour évaluer le parcours taphonomique des vestiges entomologiques et distinguer ceux qui sont intrusifs ou trop récents. Toutefois, son développement nécessite des études complémentaires, notamment en intégrant l'IR et l'analyse des propriétés des sols. Le potentiel de la datation radiocarbone appliquée aux insectes dans les sols forestiers s'avère décevant et limité, car cette technique nécessite des masses de carbone qui ne sont quasiment jamais atteintes en raison de la dégradation de la chitine. Une analyse croisée taphonomique et chronologique est recommandée pour limiter les biais d'interprétation.

3. Les insectes du sol au service des reconstructions paléoécologiques, bilan de la démarche

3.1. L'apport du piégeage de la famille des Carabidae

L'étude des communautés actuelles de Carabidae dans différents milieux (sous-bois, lisière, prairie) a permis de mettre en évidence certaines tendances écologiques, tout en éclairant les limites de la discrimination écologique basée sur une seule famille. Les résultats montrent une similarité notable entre les assemblages présents en forêt et en lisière, y compris dans les trouées forestières. Cette homogénéité entre les communautés d'insectes du sol dans ces deux habitats, malgré leurs différences, rend difficile leur distinction dans les registres subfossiles. La proximité spatiale des trouées par rapport au massif forestier et leur faible étendue contribue à cette similarité, d'autant plus que les Carabidae ne présentent pas sur le site de Burat de cortège spécifique clairement associé aux lisières, probablement dû à la faiblesse de l'échantillonnage. Ainsi, il semble illusoire de vouloir distinguer, à partir du signal

insecte ancien, la forêt, de la trouée forestière ou même de la lisière sur la base seule de la famille des Carabidae.

À l'inverse, les prairies se distinguent nettement de ces milieux. Ce contraste s'exprime par la distribution exclusive de certaines espèces. Par exemple, *Poecilus versicolor* se retrouve uniquement en prairie et est absent de la forêt, à l'inverse de *Pterostichus pumilio*. Une distribution que l'on retrouve dans les corpus subactuels enregistrés dans les fosses de Bernadouze (tab. 39 et 45). Ces phénomènes d'exclusions témoignent d'affinités écologiques marquées et révèlent une structuration fine des communautés en réponse à l'ouverture de leur milieu.

Néanmoins, malgré la distinction apparente entre les corpus de prairie et forestiers, que ce soit à Bernadouze ou à Burat, aucune espèce bioindicatrice n'a pu être identifiée afin d'orienter l'interprétation paléoécologique des sites étudiés. La non-significativité de l'indice de Dufrêne-Legendre pour identifier des espèces indicatrices semble résulter d'un effort d'échantillonnage limité et de la faible densité de Carabidae capturés dans certaines stations. Les opérations de piégeage ont toutefois mis en lumière des inversions d'abondance pour certaines espèces entre les deux sites, illustrant ainsi la plasticité des taxons en fonction des conditions micro-locales. Cette capacité de déplacement, entre les différents milieux, identifiée dans les assemblages, invite à la prudence lors des interprétations des données subfossiles.

En contexte subfossile, ces problématiques sont accentuées par le caractère partiel, fragmentaire et biaisé des accumulations composites récupérées dans les sols, rendant impossible toute interprétation basée sur l'abondance.

3.2. Les reconstructions paléoécologiques

La reconstitution paléoécologique à partir d'insectes issus du sol présente des défis spécifiques liés à la nature vivante de cette archive). Les processus taphonomiques multiples engendrent une conservation inégale des sclérites selon les contextes pédologiques, les traits biologiques des espèces concernées et les taxons. La fragmentation des spécimens complique leur identification, tandis que certaines familles peu résistantes sont sous-représentées et que les espèces vivant dans et sur le sol tendent à dominer les accumulations composites et les assemblages. Ces contraintes nécessitent une analyse critique lors de l'interprétation des données, sans pour autant remettre en cause la pertinence scientifique de l'archive.

Toutes les fosses ne se prêtent pas à la reconstruction paléoécologique, rendant ainsi le choix de l'emplacement primordial pour des investigations. L'exploitation des sclérites dans les fosses adaptées doit s'appuyer sur un croisement de sources issues des données pédologiques, des archives historiques, des données archéologiques ou encore de la pédo-anthracologie.

Les insectes du sol constituent un *proxy* écologique pertinent pour évaluer le degré d'ouverture des milieux (BURF1) ou la présence d'activités pastorales anciennes (ARGF3, BOIF2). En revanche, ils offrent une capacité limitée pour caractériser la maturité et la naturalité du couvert forestier, notamment en raison de la faible intégration des espèces saproxyliques à l'archive sol et leur faible potentiel de conservation.

L'analyse des sclérites d'insectes, utilisée conjointement à celle des charbons de bois, permet une détection spatiale fine des modifications de la canopée, bien que ces indicateurs rendent compte de temporalités différentes. Ainsi, l'étude des insectes fossiles contribue de manière complémentaire à la compréhension des dynamiques écologiques récentes en milieu montagnard, pluriséculaires voire plurimillénaires si l'on considère l'écart de datation des *proxies* insectes et charbons de ARGF1. Cette approche exige cependant des protocoles rigoureux et une démarche multi-*proxy* afin de limiter les biais inhérents à l'archive sol.

4. Perspectives de développement futurs

Cette étude a identifié plusieurs axes de recherche nécessaires au développement de l'entomologie du quaternaire appliquée à l'archive sol. Parmi ceux-ci figure la datation par radiocarbone, qui dépendra de futurs progrès techniques. À ce jour, les méthodes de datation disponibles requièrent la combinaison de plusieurs sclérites afin d'obtenir une masse de carbone suffisante pour garantir la fiabilité des résultats. Or les sclérites groupés pour datations ne sont pas forcément contemporains, faussant la datation radiocarbone en faveur des sclérites contenant le plus de carbone. Les données recueillies indiquent que, même en utilisant une vingtaine de vestiges entomologiques, la quantité de carbone extraite des sclérites provenant des sols demeure parfois insuffisante. Le perfectionnement des techniques de datation sur micro-échantillons constitue donc un enjeu central pour les recherches à venir, afin de permettre une datation précise des phases d'ouverture, des modifications de la couverture arborée ou des pratiques pastorales à partir des vestiges d'insectes présents dans les sols.

De plus, de nombreux aspects de l'archivage des insectes dans les sols restent à élucider, notamment en ce qui concerne les biais liés à la taille et à l'enregistrement différentiel

des familles. Par ailleurs, un développement méthodologique demeure nécessaire concernant l'intégration des sclérites isolés issus de bioindicateurs. À ce jour, plusieurs fosses ont été exclues des analyses en raison du faible nombre de sclérites identifiés, comme les niveaux les plus profonds (par exemple BURF1 niveau V). Cette situation engendre une limitation dans les reconstitutions socio-écosystémiques, restreignant l'analyse détaillée des dynamiques locales. La mise en place de protocoles adaptés, incluant systématiquement le croisement des données entomologiques avec d'autres *proxies* locaux tels que les charbons, favoriserait une meilleure exploitation des sclérites isolés dans les reconstructions socio-écosystémiques.

4.1. Comprendre l'absence des Coléoptères arboricoles et saproxyliques dans les corpus des forêts anciennes et vieilles forêts

Les résultats de cette étude mettent en évidence une sous-représentation, voire absence, de certains groupes écologiques au sein de la thanatocénose entomologique provenant des fosses ouvertes en forêt. Ce constat concerne particulièrement les coléoptères arboricoles ainsi que les insectes saproxyliques. Cette lacune soulève des interrogations fondamentales quant à leur absence. Il est nécessaire de poursuivre les investigations afin d'en valider les premières hypothèses formulées ici : absence d'enregistrement liée aux traits de vie, indice de résistance (IR) insuffisant à la dégradation ou encore modalité de fonctionnement de l'archive.

Cela passerait dans un premier temps par une étude plus systématique des communautés entomologiques via les protocoles de piégeages suivants ; pièges à interception ou battage de la végétation (Orgeas & Ponel, 2001) pour les espèces arboricoles, pièges à interception multidirectionnelle (Dodelin, 2014) pour les saproxyliques, avec un échantillonnage multi-strate (arboricole, cavicole, terrestre). Un échantillonnage du bois mort à divers stades de saproxylation s'avèrerait pertinent pour étudier la décomposition des sclérites des insectes piégés dans le bois. En effet, si les sclérites présents dans le bois sont fortement dégradés, cela expliquerait en grande partie leur absence dans les sols. Dans un second temps, pour chaque taxon collecté un IR serait calculé, pour apprécier sa capacité de préservation dans les sols et au cours du temps. Un échantillonnage méthodique des horizons superficiels du sol pourrait venir compléter cette étude. Cet échantillonnage, serait effectué sur de grandes superficies situées à proximité des dispositifs de piégeage, sur des zones qui seraient systématiquement quadrillées et décrites de manière exhaustive.

4.2. Comparer l'enregistrement de l'archive sol à celui de l'archive tourbière

Une approche prometteuse pour améliorer la compréhension des mécanismes d'enregistrement du signal entomologique dans les sols forestiers consiste en une comparaison entre l'archive sol et une tourbière adjacente. Cette démarche comparative permettrait d'évaluer la robustesse du signal entomologique, tant du point de vue de sa conservation que de sa résolution temporelle. Une première tentative a été menée sur le site de Burat, à proximité immédiate de la fosse BURF1, où les dépôts tourbeux ont été identifiés à moins de 30 mètres. Toutefois, ces derniers se sont avérés trop récents et principalement constitués de sphaignes faiblement décomposées, limitant leur potentiel analytique.

La comparaison entre ces deux types d'archives vise trois objectifs principaux. Premièrement, elle permettrait d'évaluer la fiabilité du signal entomologique présent dans les sols forestiers. Deuxièmement, elle offrirait la possibilité de vérifier la calibration chronologique du signal entomologique grâce à la datation absolue des séquences tourbeuses, dès lors que des correspondances existent entre assemblages et accumulation composite. Enfin, cette comparaison contribuerait à analyser les différences de composition entre ces archives pour mieux caractériser les biais de conservation et les spécificités taphonomiques propres à chaque contexte étudié.

Ce cadre multi-contextuel permettrait ainsi de mieux définir les limites et complémentarités inhérentes aux différentes archives enregistrant le signal entomologique, contribuant ainsi à une reconstruction plus précise des dynamiques passées.

Bibliographie

- Abellán, P., Benetti, C. J., Angus, R. B., & Ribera, I. (2011). A review of Quaternary range shifts in European aquatic Coleoptera. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 87-100. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00572.x>
- Agnoletti, M. (2013). Italian Historical Rural Landscapes: Dynamics, Data Analysis and Research Findings. Dans : Agnoletti, M. (dir.), *Italian Historical Rural Landscapes. Environmental History* (vol. 1., chapitre 1, pp. 3-87). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5354-9_1
- Agnoletti, M. (2014). Rural landscape, nature conservation and culture: Some notes on research trends and management approaches from a (southern) European perspective. *Landscape and urban planning*, 126, 66-73. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.02.012>
- Agnoletti, M., & Santoro, A. (2015). Cultural values and sustainable forest management: The case of Europe. *Journal of Forest Research*, 20, 438-444. <https://doi.org/10.1007/s10310-015-0500-7>
- Agnoletti, M., Piras, F., Venturi, M., & Santoro, A. (2022). Cultural values and forest dynamics: The Italian forests in the last 150 years. *Forest Ecology and Management*, 503, 119655. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119655>
- Akaike, H. (2003). A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control*, 19(6), 716-723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Allison, E., & Kenward, H. K. (2022). Insect remains from excavations at Posthustorvet in Ribe. Dans : Sindbæk, S. M. (dir.), *Northern emporium* (vol. 1, chapitre 12, pp. 389-416). Aarhus University Press.
- Andrieu-Ponel, V., Ponel, P., Bruneton, H., Leveau, P., & De Beaulieu, J. L. (2000). Palaeoenvironments and cultural landscapes of the last 2000 years reconstructed from pollen and Coleopteran records in the Lower Rhône Valley, southern France. *The Holocene*, 10(3), 341-355.
- Arnan, X., Gracia, M., Comas, L., & Retana, J. (2009). Forest management conditioning ground ant community structure and composition in temperate conifer forests in the Pyrenees Mountains. *Forest Ecology and Management*, 258(2), 51-59. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.029>

- Aubert, M. (2011). *Elaboration d'un modèle de trajectoire dynamique de référence pour l'étude des effets de la gestion sylvicole sur le fonctionnement biologique de l'interface sol-végétation*. [Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Rouen].
- Augustine, D. J., McNaughton, S. J., & Frank, D. A. (2003). Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecological Applications*, 13(5), 1325-1337. <https://doi.org/10.1890/02-5283>
- Bal, M. C., Rendu, C., Ruas, M. P., & Campmajo, P. (2010). Paleosol charcoal: reconstructing vegetation history in relation to agro-pastoral activities since the Neolithic. A case study in the Eastern French Pyrenees. *Journal of Archaeological Science*, 37(8), 1785-1797. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2010.01.035>
- Bal, M. C., Benatti, A., Bosi, G., Florenzano, A., Garcia-Álvarez, S., Mercuri, A. M., & Rubiales, J. M. (2023). Pedoanthracology sheds light the ancientness of the pastoral highlands of three mediterranean mountain: Sierra de Gredos (Spain), southeast Massif Central (France), and northern Apennines (Italy). *Catena*, 223, 106941. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.106941>
- Balalaikins, M. (2012). Latvian entiminae (coleoptera: curculionidae): 4. tribe phyllobiini schoenherr, 1826. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, 12(1), 24-38.
- Barber, H. S. (1931). Traps for cave-inhabiting insects. *Journal of Elisha Mitchell Science Society*, 46(2), 259-266.
- Barbero, E., Palestrini, C., & Rolando, A. (1999). Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation*, 3, 75-84. <https://doi.org/10.1023/A:1009609826831>
- Benest, F., Carruthers-Jones, J., & Guetté, A. (2021). Travaux actuels d'inventaire des forêts à forte naturalité à l'échelle nationale et européenne. *Revue forestière française*, 73(2-3), 161-178. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5467>
- Benvenuti, M., Bianchi, G., Bruttini, J., Buonincontri, M., Chiarantini, L., Dallai, L., Di Pasquale, G., Donati, A., Grassi, F., & Pescini, V. (2014). Studying the Colline Metallifere mining area in Tuscany: an interdisciplinary approach. Dans : Jacquo Silvertanta, M. A. (dir.), *Research and preservation of ancient mining areas, Yearbook of the Institute Europa Subterranea, 9th International Symposium on*

Archaeological Mining History. Trento, 5-8 Juin 2014 (pp. 261-287).
Silvertant Erfgoedprojecten. 10.13140/2.1.3270.1446

- Benvenuti, M., Chiarantini, L., Cicali, C., Villa, I. M., & Volpi, V. (2019). La produzione d'argento nel distretto minerario di Montieri-Massa Marittima (Colline Metallifere, Toscana meridionale). Alcune considerazioni su dati recenti. Dans : Minvielle Larousse, N. Bailly-Maître, M.-C., & Bianchi, G. (dirs.), *Les métaux précieux en Méditerranée médiévale. Exploitations, transformations, circulations* (pp. 41-51). Presses Universitaires de Provence-Aix-Marseille Université.
- Bertolotto, S., & Cevasco, R. (2000). The "alnoculture" system in the Ligurian eastern Apennines: archive evidence. Dans : Agnoletti, M., & Anderson, S. (dirs.), *Methods and approaches in forest history* (pp. 189-202). Cabi Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851994208.0189>
- Bianchi, G., Bruttini, J., & Dallai, L. (2011). Sfruttamento e ciclo produttivo dell'allume e dell'argento nel territorio delle Colline Metallifere grossetane. Dans : De Minicis, E., & Pavoloni, C. (dirs.), *Risorse naturali e attività produttive. Ferento a confronto con altre realtà, Viterbo, Atti del II convegno di studi in memoria di Gabriella Maetzeke* (pp. 249-282). Università degli studi della Tuscia.
- Bilotta, G. S., Brazier, R. E., & Haygarth, P. M. (2007). The impacts of grazing animals on the quality of soils, vegetation, and surface waters in intensively managed grasslands. *Advances in agronomy*, 94, 237-280. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(06\)94006-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(06)94006-1)
- Birks, H. J. B. (2005). Mind the gap: how open were European primeval forests? *Trends in ecology and evolution*, 20(4), 154-156. 10.1016/j.tree.2005.02.001
- Blandin, P. (1986). Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'écologie*, 17(4), 215-307.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R* (vol. 2). New York: Springer.
- Borde, P. (2024). Cartographie et évaluation de la maturité des forêts de la haute vallée de la Garonne à la fin du XIXième siècle : approche de paléoécologie. [Rapport de stage professionnalisant, Université Toulouse III et Toulouse II].
- Boswijk, G., & Whitehouse, N. J. (2002). Pinus and Prostomis: a dendrochronological and palaeoentomological study of a mid-Holocene woodland in eastern

- England. *The Holocene*, 12(5), 585-596. <https://doi.org/10.1191/0959683602hl569rp>
- Bouché, M. B. (1972). *Lombriciens de France. Ecologie et systématique*. INRA Editions, 72(2).
- Bouget, C., Brustel, H., & Nageleisen, L. M. (2005). Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois : synthèse et mise au point sémantique. *Comptes Rendus Biologies*, 328(10-11), 936-948. <https://doi.org/10.1016/j.crvl.2005.08.003>
- Bouget, C., Brustel, H., Noblecourt, T., & Zagatti, P. (2019). *Les Coléoptères saproxyliques de France : Catalogue écologique illustré*. Publications scientifiques du MNHN, Patrimoines naturels, 79.
- Branch, N. P. (2013). Early-Middle Holocene vegetation history, climate change and human activities at Lago Riane (Ligurian Apennines, NW Italy). *Vegetation history and archaeobotany*, 22(4), 315-334. <https://doi.org/10.1007/s00334-012-0384-9>
- Branch, N. P., & Marini, N. A. (2014). Mid-Late Holocene environmental change and human activities in the northern Apennines, Italy. *Quaternary International*, 353, 34-51. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.07.053>
- Branch, N. P., Black, S., Maggi, R., & Marini, N. A. (2014). The Neolithisation of Liguria (NW Italy): An environmental archaeological and palaeoenvironmental perspective. *Environmental Archaeology*, 19(3), 196-213. <https://doi.org/10.1179/1749631414Y.0000000024>
- Brandimarte, E. (2016, 2 février). La lunga storia di "Gerbonte", foresta di Frontiera, Carabinieri.it. <https://www.carabinieri.it/media---comunicazione/silvae/larivista/aree-tematiche/aree-protette-parchi-e-oasi/la-lunga-storia-di-gerbonte-foresta-di-frontiera>
- Brandimarte, E., Cevasco, R., Parola, C., Vaccarezza, C., & Moreno, D. (2011). Fonti per l'ecologia storica della foresta demaniale regionale di Gerbonte (Triora - IM): prime osservazioni di terreno sulla storia delle pratiche locali del fuoco (XVI-XX s.). Dans : Gili, E., & Palmero, B. (dirs.), *La culture de l'échange sur les Alpes Sud-Occidentales. La cultura dello scambio sulle Alpi Sud-Occidentali* (pp. 101-117). Brigati, Genova

- Brian, M. V., Elmes, G., & Kelly, A. F. (1967). Populations of the ant *Tetramorium caespitum* Latreille. *The journal of animal ecology*, 36(2), 337-342. <https://doi.org/10.2307/2917>
- Briggs, D. E. G., & Kear, A. J. (1993). Decay and preservation of polychaetes: taphonomic thresholds in soft-bodied organisms. *Paleobiology*, 19(1), 107-135. <https://doi.org/10.1017/S0094837300012343>
- Briggs, D. E. G., Stankiewicz, B. A., Meischner, D., Bierstedt, A., & Evershed, R. P. (1998). Taphonomy of arthropod cuticles from Pliocene Lake sediments, Willerhausen, Germany. *Palaios*, 13(4), 386-394. <https://doi.org/10.2307/3515326>
- Brigić, A., Starčević, M., Hrašovc, B., & Elek, Z. (2014). Old forest edges may promote the distribution of forest species in carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Croatian forests. *European journal of entomology*, 111(5). 10.14411/eje.2014.090
- Brouat, C., Chevallier, H., Meusnier, S., Noblecourt, T., & Rasplus, J. Y. (2004). Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist *Carabus* species. *Molecular Ecology*, 13(7), 1815-1826. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02206.x>
- Brown, G. R., & Matthews, I. M. (2016). A review of extensive variation in the design of pitfall traps and a proposal for a standard pitfall trap design for monitoring ground-active arthropod biodiversity. *Ecology and evolution*, 6(12), 3953-3964. <https://doi.org/10.1002/ece3.2176>
- Buckland, P. C. (1979). *Thorne Moors: a palaeoecological study of a Bronze Age site (a contribution to the history of the British insect fauna)*. University of Birmingham, Department of Geography Occasional Publication, 8, Birmingham.
- Buckland, P. C., & Kenward, H. K. (1973). Thorne Moor: a palaeo-ecological study of a Bronze Age site. *Nature*, 241, 405-406. <https://doi.org/10.1038/241405a0>
- Buckland, P. C., & Coope, G. R. (1991). *A Bibliography and Literature Review of Quaternary Entomology*. J. Collis Publications, University of Sheffield.
- Buckland, P. C., & Dinnin, M. J. (1993). *Holocene woodlands: the fossil insect evidence*. Dans : Kirby, K., & Drake, C. M. (dirs.), *Deadwood matters: the ecology and conservation of saproxylic invertebrates in Britain* (pp. 6-20). English Nature Science 7. Peterborough.

- Buckland, P. C., Panagiotakopulu, E., & Buckland, P. I. (2004). Fossil insects and the Neolithic: methods and potential, *Antaeus, annals of the Archaeological Institut of the Hungarian Academy of Sciences*, 27, 235-252.
- Buckland, P. C., Buckland, P. I., & Hughes, D. (2005). Palaeoecological evidence for the Vera hypothesis? Dans : Hodder K. H., Bullock J.M., Buckland P. C. & Kirby K. J. (dirs.), *Large herbivores in the wildwood and modern naturalistic grazing systems* (vol. 648, pp. 62-116). English Nature Research Reports.
- Buckland, P. C., Buckland, P. I., & Panagiotakopulu, E. (2016). Caught in a trap: landscape and climate implications of the insect fauna from a Roman well in Sherwood Forest. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 10, 125-140. <https://doi.org/10.1007/s12520-016-0338-8>
- Buonincontri, M. P., Saracino, A., & Di Pasquale, G. (2015). The transition of chestnut (*Castanea sativa* Miller) from timber to fruit tree: Cultural and economic inferences in the Italian peninsula. *The Holocene*, 25(7), 1111-1123. <https://doi.org/10.1177/0959683615580198>
- Campan, E., Legal, L., Moret, P., Otto, T., & Gers, C. (2022). CARAVIC Evolution des communautés de coléoptères CARAbiques dans le haut VICdessos (Pyrénées) [Poster]. OHM Haut-Vicdessos.
- Carcaillet, C. (2001). Are Holocene wood-charcoal fragments stratified in alpine and subalpine soils? Evidence from the Alps based on AMS 14C dates. *The Holocene*, 11(2), 231-242. <https://doi.org/10.1191/095968301674071040>
- Carcaillet, C., & Thion, M. (1996). Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 91(1-4), 399-416. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)00060-7](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00060-7)
- Carrott, J., Dobney, K., Hall, A., Irving, B., Jaques, D., Kent, P., Kenward, H., Milles, A., & Nicholson, C. (1994). Assessment of biological remains from the fills of a reredorter at St John's Hospital, Canterbury (site code SJH91). *Reports from the Environmental Archaeology Unit, York*, 94.
- Carrott, J., Hall, A., Issit, M., Kenward, H., Large, F., & Millies, A. (1996). Suspected accelerated in situ decay of delicate bioarchaeological remains: a case study from medieval York. *EAU Reports*, 96.

- Cateau, E. (2016). *Réponse des coléoptères saproxyliques aptères aux perturbations anthropiques des forêts et des paysages*. [Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse-INPT].
- Cateau, E., Larrieu, L., Vallauri, D., Savoie, J. M., Touroult, J., & Brustel, H. (2015). Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *Comptes rendus biologies*, 338, 58-73. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2014.10.004>
- Cateau, E., Courtin, O., & Brustel, H. (2016). How and when should flightless, saproxylic, litter-dwelling coleoptera be surveyed? *Insect Conservation and Diversity*, 9(4), 282-289. <https://doi.org/10.1111/icad.12165>
- Cevasco, R. (2004). Multiple use of tree-land in the northern Apennines during the post-medieval period. Dans : Balzarletti, R., Pearce, M., & Watkins, C. (dirs.), *Ligurian Landscapes studies in archaeology, geography and history* (vol. 10, chapitre 9, pp. 155-177). Accordia research institute university of London.
- Cevasco, R. (2007). *Memoria verde: nuovi spazi per la geografia*. Edizioni Diabasis.
- Cevasco, R., & Gabellieri, N. (2022). Biografie di paesaggi alpine: produzioni di quota e pascoli alberati di larice (Val di Fiemme e Valle Argentina). Dans : Spadaro, C., Toldo, A., & Dansero, E. (dirs.), *Geografia e cibo: ricerche, riflessioni e discipline a confronto* (pp. 577-584). Società di Studi Geografici. *Memorie geografiche*, 20.
- Cevasco, R., & Moreno, D. (2015). Historical Ecology in Modern. Dans : Kirby, K. J., & Watkins, C. (dirs.), *Europe's Changing Woods and Forests: From Wildwood to Managed Landscapes* (chapitre 16, pp. 227-242). CABI International.
- Cevasco, R., & Poggi, G. (2000). L'alpe, l'arbre et le lait. Pour une valorisation environnementale et culturelle des produits de terroir de la montagne ligure (Italie). *Sud Ouest Européen*, 7, 37-42.
- Cevasco, R., Moreno, D., & Hearn, R. (2015). Biodiversification as an historical process: an appeal for the application of historical ecology to bio-cultural diversity research. *Biodiversity and Conservation*, 24, 3167-3183. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0943-3>
- Child, J. K., & Werner, A. (1999). Evidence for a hardwater radiocarbon dating effect, Wonder Lake, Denali national park and preserve, Alaska, U.S.A. *Géographie physique et Quaternaire*, 53(3), 407-411. <https://doi.org/10.7202/004780ar>

- Clò, E., Furia, E., Florenzano, A., & Mercuri, A. M. (2024). Flora-vegetation history and land use in Medieval Tuscany: The palynological evidence of a local biodiversity heritage. *Quaternary International*, 705. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2023.03.017>
- Colangelo, M., Camarero, J. J., Gazol, A., Piovesan, G., Borghetti, M., Baliva, M., Gentilesca, T., Rita, A., Schettino, A., & Ripullone, F. (2021). Mediterranean old-growth forests exhibit resistance to climate warming. *Science of the total environment*, 801, 149684. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149684>
- Colominas, L., Carbonell, A., Gallego-Valle, A., Martínez, J., Pescini, V., Mayoral, A., & Palet, J. M. (2022). Recerca en espais altimontans ceretans: intervencions arqueològiques a la capçalera del Duran, Vall de la Llosa i sector de Puigpedrós-Malniu (la Cerdanya). Campanyes 2020-2021. Dans: Burch, J., Buxó, R., Frigola, J., Fuertes, M., & Mataró, M. (dirs.), *XVI Jornades d'Arqueologia de les comarques de Girona*. (pp. 66-69). Documenta Universitaria; Generalitat de Catalunya; Museu d'Arqueologia de Catalunya; Universitat de Girona; Girona. <http://hdl.handle.net/2072/530632>
- Colominas, L., Carbonell-Puigventós, A., Pescini, V., Mayoral, A., Gallego-Valle, A., Garcia-Molsosa, A., Orengo, H. A., & Palet-Martínez, J. M. (2023). L'arqueologia del paisatge aplicada a l'estudi dels espais altimontans: experiències a les capçaleres del Ter i del Segre (el Ripollès, la Cerdanya, Andorra). *Treballs d'arqueologia*, 26, 73-94. <https://doi.org/10.5565/rev/tda.128>
- Compostella, C., Trombino, L., & Caccianiga, M. (2013). Late Holocene soil evolution and treeline fluctuations in the Northern Apennines. *Quaternary International*, 289, 46-59. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.02.011>
- Compton, J. E., & Boone, R. D. (2000). Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology*, 81(8), 2314-2330. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2314:LTIOAO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2314:LTIOAO]2.0.CO;2)
- Coope, G. R. (2004). Several million years stability among insect species because of, or in spite of, Ice Age climatic instability? *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359, 209-214. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1393>
- Coope, G. R., Shotton, F. W., & Strachan, I. (1961). A late Pleistocene fauna and flora from Upton Warren, Worcestershire. *Philosophical Transactions of the Royal*

- Society of London*. Series B, Biological Sciences, 244(714), 379-421.
<https://doi.org/10.1098/rstb.1961.0012>
- Cortijos-López, M., Sánchez-Navarrete, P., Lasanta, T., Cammeraat, E. L., & Nadal-Romero, E. (2024). Afforestation, natural secondary forest or dehesas? looking for the best post-abandonment forest management for soil organic carbon accumulation in mediterranean mountains. *Forests*, 15, 166.
<https://doi.org/10.3390/f15010166>
- Coulon, J. (1998). Les Microlestes de France (Coleoptera Carabidae Lebiinae). Critères pour la détermination des espèces. Publications de la Société Linnéenne de Lyon, 67(2), 35-47. <https://doi.org/10.3406/linly.1998.11205>
- Coulon, J. & Boucher, J. F. (1985). Observations sur quelques Coléoptères Carabiques de la lande du massif du Pilât (Loire). *Publications de la société Linéenne de Lyon*, 54(5), 113-119. <https://doi.org/10.3406/linly.1985.10695>
- Cruise, G. M. (1990). Pollen stratigraphy of two Holocene peat sites in the Ligurian Apennines, northern Italy. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 63(3-4), 299-313. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90106-S](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90106-S)
- Cubizolle, H. (2009). *Paléoenvironnements*. Armand Colin.
- Cunill, R., Soriano, J. M., Bal, M. C., Pèlach, A., Rodriguez, J. M., & Pérez-Obiol, R. (2013). Holocene high-altitude vegetation dynamics in the Pyrenees: a pedoanthracology contribution to an interdisciplinary approach. *Quaternary international*, 289, 60-70. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.04.041>
- Curry, J. P. (2004). Factors affecting the abundance of earthworms in soils. Dans : Edwards, C. A. (dir.), *Earthworm ecology* (2ième édition, chapitre 6). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420039719>
- Curtis, D. J. (1980). Pitfalls in spider community studies (Arachnida, Araneae). *Journal of arachnology*, 8(3), 271-280. <https://www.jstor.org/stable/3705007>
- Czekes, Z., Radchenko, A. G., Csósz, S., Szász-Len, A., Benedek, K., Markó, B., & Tăușan, I. (2012). The genus *Myrmica* Latreille, 1804 (Hymenoptera: Formicidae) in Romania: distribution of species and key for their identification. *Entomologica romanica*, 17, 29-50.
- Dajoz, R. (1998). *Les insectes et la forêt rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier*. Technique et documentation Lavoisier, Paris.

- Dallai, L., Bardi, A., Donati, A., & Trotta, M. (2012). Indagini archeo-minerarie sul comprensorio montierino: le miniere di Giovanni Arduino in Val di Merse. Dans : F. Redi, & A. Forgiione (dirs.), *VI Congresso Nazionale di Archeologia Medievale* (pp. 271-277). Borgo S. Lorenzo
- Delaunay, L. (2010). Biotopes refuges de quelques charançons aptères de Rhône-Alpes. *Publications de la Société Linnéenne de Lyon*, H.S. 2, 30-34. <https://doi.org/10.3406/linly.2010.13742>
- Della Rocca, F., Stefanelli, S., Cardarelli, E., Bogliani, G., & Bracco, F. (2021). Contribution to the knowledge of the arthropods community inhabiting the winter-flooded meadows (marcite) of the northern Italy. *Biodiversity data journal*, 9. 10.3897/BDJ.9.e57889
- Dinnin, M. H. (1997). Holocene beetle assemblages from the Lower Trent floodplain at Bole Ings, Nottinghamshire, U.K. Dans : Ashworth, A. C., Buckland, P. C., & Sadler, J. P. (dirs.), *Studies in Quaternary Entomology - An Inordinate Fondness for Insects* (vol. 5, pp. 83-104). Quaternary Proceedings.
- Dinnin, M. H., & Sadler, J. P. (1999). 10,000 years of change: the Holocene entomofauna of the British Isles. *Quaternary proceedings*, 7, 545-562. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1417\(199910\)14:6<545::AID-JQS489>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1417(199910)14:6<545::AID-JQS489>3.0.CO;2-X)
- Dodelin, B. (2014). Inventaire des coléoptères saproxyliques et des bois morts à Millery (69) Bilan des inventaires des coléoptères réalisés depuis 2009. *Syndicat Mixte du Rhône des Îles et des Lônes*.
- Dodelin, B., & Lempérière, G. (2002). Observations sur les Carabiques (Coleoptera Carabidae) de la forêt domaniale de Bellevaux dans le Parc naturel régional du massif des Bauges (Savoie). *Publications de la Société Linéenne de Lyon*, 71(8), 309-316. <https://doi.org/10.3406/linly.2002.13413>
- Dubois, C., & Métaillé, J.-P. (1991). *Mines, métallurgie et forêts dans les Pyrénées ariégeoises de l'Antiquité au Moyen Âge*. Projet collectif de recherche, rapport d'activité 1991.
- Dubois, C., & Métaillé, J.-P. (1992). *Mines, métallurgie et forêts dans les Pyrénées ariégeoises de l'Antiquité au Moyen Âge*. Projet collectif de recherche, rapport d'activité 1992.

- Duchaufour, P. (1950). L'humus forestier et les facteurs de sa décomposition. *Revue forestière française*, 9, 479-488.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)
- Duncan, I. J., Titchener, F., & Briggs, D. E. G. (2003). Decay and disarticulation of the cockroach: implications for preservation of the blattoids of Writhlington (Upper Carboniferous), UK. *Palaios*, 18(3), 256-265. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2003\)018<0256:DADOTC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2003)018<0256:DADOTC>2.0.CO;2)
- Durret, C., Demay, J., Louboutin, B., Blatrix, R., Couturier, T., Besnard, A., & Galkowski, C. (2024). Sélection des habitats par les fourmis *Myrmica* dans deux vallées héraultaises : implications pour la conservation de l'Azuré du Serpolet *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758). *Naturae*, 2024(17), 369-378.
- Dutoit, T., Thinon, M., Talon, B., Buisson, E., & Alard, D. (2009). Sampling soil wood charcoals at a high spatial resolution: a new methodology to investigate the origin of grassland plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 20(2), 349-358. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05403.x>
- Elek, Z., & Tóthmérész, B. (2010). Carabid beetles among grassland – forest edge - beech forest habitats in Northern Hungary. *Community Ecology*, 11(2), 211-216. <https://doi.org/10.1556/comec.11.2010.2.9>
- Elias, S. A. (1990). Observations on the taphonomy of late Quaternary insect fossil remains in packrat middens of the Chihuahuan Desert. *Palaios*, 5(4), 356-363. <https://doi.org/10.2307/3514891>
- Elias, S. A. (1994). *Quaternary insects and their environment*. Smithsonian institution press. Washighton and London.
- Elias, S. A. (2010). *Advances in quaternary entomology. Developments in Quaternary Science*, 12, Elsevier.
- Elias, S. A., & Toolin, L. J. (1990). Accelerator dating of a mixed assemblage of late Pleistocene insect fossils from the Lamb Spring site, Colorado. *Quaternary Research*, 33(1), 122-126. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(90\)90091-X](https://doi.org/10.1016/0033-5894(90)90091-X)
- Ejarque, A., Miras, Y., Riera, S., Palet, J. M., & Orengo, H. A. (2010). Testing micro-regional variability in the Holocene shaping of high mountain cultural landscapes: a palaeoenvironmental case-study in the eastern Pyrenees.

Journal of Archaeological Science, 37(7), 1468-1479.
<https://doi.org/10.1016/j.jas.2010.01.007>

- Elmes, G. W., & Wardlaw, J. C. (1982). A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis*, living at two sites in the south of England. A comparison of colony populations. *The journal of Animal Ecology*, 51(2), 651-664. <https://doi.org/10.2307/3989>
- Elton, C. S. (1966). Dying and dead wood. Dans : Elton, C. S. (dir.), *The pattern of animal communities* (pp. 279-305). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Engels, S., & Whitehouse, N. J. (2023). Insects as palaeoenvironmental and archaeological indicators. Dans : Pollard, M. A., Armiage, R. A., Makarewicz, C. A. (dirs.), *Handbook of archaeological sciences* (2nd edition, chapitre 10, pp. 187-210). John Wiley & Sons Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119592112.ch10>
- Enjabal, M. (Nature Comminges) (2018). 730011094, - Massif du Burat-Bacanère. - INPN, SPN-MNHN Paris. <https://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/730011094.pdf>
- Eversham, B. C., Roy, D. B., & Telfer, M.G. (1996). Urban, industrial and other manmade sites as analogues of natural habitats for Carabidae. *Annales Zoologici Fennici*, 33(1), 149-156. <https://www.jstor.org/stable/23735414>
- Eyre, M. D., Rushton, S. P., Luff, M. L., & Telfer, M. G. (2005). Investigating the relationships between the distribution of British ground beetle species (Coleoptera, Carabidae) and temperature, precipitation and altitude. *Journal of Biogeography*, 32(6), 973-983. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01258.x>
- Fields, M. H., De Beaulieu, J. L., Guiot, J., & Ponel, P. (2000). Middle Pleistocene deposits at La Côte, Val-de-Lans, Isère department, France: plant macrofossil, palynological and fossil insect investigations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 159(1-2), 53-83. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00032-8](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00032-8)
- Fiore, B., Piras, F., & Santoro, A. (2024). Decline and restoration of a typical silvo-pastoral mountain landscape in the Italian Apennines. The case of Moscheta in Tuscany. *Trees, Forests and People*, 16, 100529. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2024.100529>
- Fouédjeu, L. (2022). *Expérimentations et développements de « l'outil charbonnière » : approches anthracologiques et dendrochronologiques des forêts pyrénéennes*. [Thèse de doctorat, Toulouse 2].

- Fouédjeu, L., Paradis-Grenouillet, S., Larrieu, L., Saulnier, M., Burri, S., & Py-Saragaglia, V. (2021a). The socio-ecological legacies of centuries-old charcoal making practices in a mountain forest of the northern Pyrenees. *Forest Ecology and Management*, 502, 119717. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119717>
- Fouédjeu, L., Saulnier, M., Lejay, M., Dušátko, M., Labbas, V., Jump, A. S., Burri, S., Buscaino, S., & Py-Saragaglia, V. (2021b). High resolution reconstruction of modern charcoal production kilns: An integrated approach combining dendrochronology, micromorphology and anthracology in the French Pyrenees. *Quaternary International*, 593-594, 306-319. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.11.033>
- Fouédjeu, L. et Burri, S., Saulnier, M., Larrieu, L., Paradis-Grenouillet, S., & Py-Saragaglia, V. (2022). Did the charcoal-based iron industry really drive the forest cover decline in the Northern Pyrenees? *Anthropocene*, 38, 100333. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2022.100333>
- Frouz, J., & Jiková, V. (2008). The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11, 191-199.
- Fuller, R. J., Williamson, T., Barnes, G., & Dolman, P. M. (2017). Human activities and biodiversity opportunities in pre-industrial cultural landscapes: relevance to conservation. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 459-469. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12762>
- Fyfe, R. M., Twiddle, C., Sugita, S., Gaillard, M.-J., Barratt, P., Caseldine, C. J., Dodson, J., Edwards, K. J., Farrell, M., Froyd, C., Grant, M. J., Huckerby, E., Innes, J. B., Shaw, H., & Martyn Waller, M. (2013). The Holocene vegetation cover of Britain and Ireland: overcoming problems of scale and discerning patterns of openness. *Quaternary Science Reviews*, 73, 132-148. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.05.014>
- Gabet, E. J., Reichman, O. J., & Seabloom, E. W. (2003). The effects of bioturbation on soil processes and sediment transport. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 31, 249-273. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.31.100901.141314>
- Galop, D. (1997). *La forêt, l'homme et le troupeau. Six millénaires d'anthropisation du massif pyrénéen de la Garonne à la Méditerranée. Contribution palynologique à l'histoire de l'environnement et du paysage pyrénéens*. [Thèse de doctorat, Toulouse 2].

- Galop, D. (1998). *La forêt, l'homme et le troupeau. 6000 ans d'histoire de l'environnement entre Garonne et Méditerranée. Contribution palynologique.* GEODE-LET-FRAMESPA.
- Galop, D., & Jalut, G. (1994). Differential human impact and vegetation history in two adjacent Pyrenean valleys in the Ariège basin, southern France, from 3000 BP to the present. *Vegetation History and Archaeobotany*, 3, 225-244. <https://doi.org/10.1007/BF00195199>
- Galop, D., Rius, D., Cugny, C., & Mazier, F. (2013). A History of Long-Term Human-Environment Interactions in the French Pyrenees Inferred from the Pollen Data. Dans : Lozny, L. (dir.), *Continuity and Change in Cultural Adaptation to Mountain Environments. Studies in Human Ecology and Adaptation* (vol. 7, pp. 19-30). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5702-2_3
- Gandouin, E., & Franquet, E. (2002). Late Glacial and Holocene chironomid assemblages in 'Lac Long Inferieur' (southern France, 2090 m): palaeoenvironmental and palaeoclimatic implications. *Journal of Paleolimnology*, 28, 317-328. <https://doi.org/10.1023/A:1021690122999>
- Garbarino, M., Lingua, E., Martinez Subirà, M., & Motta, R. (2011). The larch wood pasture: structure and dynamics of a cultural landscape. *European Journal of Forest Research*, 130, 491-502. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0437-5>
- Garbarino, M., Morresi, D., Urbinati, C., Malandra, F., Motta, R., Sibona, E. M., Vitali, A., & Weisberg, P. J. (2020). Contrasting land use legacy effects on forest landscape dynamics in the Italian Alps and the Apennines. *Landscape Ecology*, 35, 2679–2694. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01013-9>
- García-Ruiz, J. M., Lasanta, T., Ruiz-Flano, P., Ortigosa, L., White, S., González, C., & Martí, C. (1996). Land-use changes and sustainable development in mountain areas: a case study in the Spanish Pyrenees. *Landscape Ecology*, 11, 267-277. <https://doi.org/10.1007/BF02059854>
- García-Ruiz, J. M., Tomás-Faci, G., Diarte-Blasco, P., Montes, L., Domingo, R., Sebastián, M., Lasanta, T., González-Sampériz, P., López-Moreno, J. I., Arnáez, J. & Beguería, S. (2020). Transhumance and long-term deforestation in the subalpine belt of the central Spanish Pyrenees: An interdisciplinary approach. *Catena*, 195, 104744. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104744>

- Garcés Pastor, S. (2017). *High mountain palaeoecology and palaeolimnology of Central Pyrenees, based on pollen and diatom analyses* [Thèse de doctorat, Universitat de Barcelona].
- Gentile, S., Guido, M. A., Montanari, C., Paola, G., Braggio Morucchio, G., & Petrillo, M. (1988). Ricerche geobotaniche e saggi di cartografia della vegetazione del piccolo bacino di Lago Riane (Liguria). *Braun-Blanquetia*, 2, 77-104.
- Ghannem, S., Touaylia, S., & Boumaiza, M. (2018). Beetles (Insecta: Coleoptera) as bioindicators of the assessment of environmental pollution. *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal*, 24(2), 456-464. <https://doi.org/10.1080/10807039.2017.1385387>
- Gilg, O. (2005). *Old-growth forests: characteristics, conservation and monitoring*. [Rapport technique]. Atelier technique des espaces naturels.
- Girling, M. A. (1990). Mesolithic and later landscapes interpreted from the insect assemblages of West Heath Spa Hampstead. Dans : Collins, D., & Lorimer, D. (dirs.), *Excavations at the Mesolithic Site on West Heath, Hampstead 1976-1981* (vol. 217). British Archaeological Reports, Oxford. <https://doi.org/10.5284/1033568>
- Githumbi, E., Pirzmanbein, B., Lindström, J., Poska, A., Fyfe, R., Mazier, F., Nielsen, A. B., Sugita, S., Trondman A.-K., Woodbridge, J., & Gaillard, M.-J. (2022). Pollen-based maps of past regional vegetation cover in Europe over 12 millennia - Evaluation and potential. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.795794>
- Gobat, J. M., Aragno, M., & Matthey, W. (2010). *Le sol vivant : bases de pédologie, biologie des sols*, 14, EPFL Press.
- Gobbi, M., Fontaneto, D., Bragalanti, N., Pedrotti, L., & Lencioni, V. (2015). Carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) richness and functional traits in relation to differently managed grasslands in the Alps. *Annales de la Société entomologique de France (NS): International journal of entomology*, 51(1). <http://dx.doi.org/10.1080/00379271.2015.1060008>
- Gobbi, M., Corlatti, L., Caccianiga, M., ter Braak, C. J., & Pedrotti, L. (2022). Hay meadows' overriding effect shapes ground beetle functional diversity in mountainous landscapes. *Ecosphere*, 13(8). <https://doi.org/10.1002/ecs2.4193>

- Guido, M. A., Menozzi, B. I., Bellini, C., Placereani, S., & Montanari, C. (2013). A palynological contribution to the environmental archaeology of a Mediterranean mountain wetland (North West Apennines, Italy). *The Holocene*, 23(11), 1517-1527 p. <https://doi.org/10.1177/0959683613496294>
- Guillerme, S., (dir.), et al. (2010). *Les paysages d'arbres hors forêt. Multi-valorisation dans le cadre d'un développement local durable en Europe du Sud*. [Rapport final. Programme de recherche 'Paysage et développement durable', Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du développement durable et de l'aménagement du territoire].
- Guilizzoni, P., Marchetto, A., Lami, A., Cameron, N. G., Appleby, P. G., Rose, N., Schnell, Ø. A., Bellis, C. A., Giorgis, A., & Guzzi, L. (1996). The environmental history of a mountain lake (Lago Paione Superiore, Central Alps, Italy) for the last c.100 years: a multidisciplinary palaeolimnological study. *Journal of Paleolimnology*, 15, 245-264. <https://doi.org/10.1007/BF00213044>
- Gustavsson, G., Lemdahl, G., & Gaillard, M. J. (2009). Abrupt forest ecosystem change in SW Sweden during the late Holocene. *The Holocene*, 19(5), 691-702. <https://doi.org/10.1177/0959683609105293>
- Güth, M., Durka, W., & Mrzljak, J. (2006). Genetische Untersuchungen zur populationsstruktur von *Calathus erratus* (Carabidae) in gestörten offenlandbereichen der niederlausitz. *Mitteilungen der deutschen gesellschaft für allgemeine und angewandte entomologie*, 15, 107-112.
- Haines, H. A., Hiscock, W. T., Palmer, J. G., Turney, C. S. M., Thomas, Z. A., Cadd, H., Vohra, J., & Marjo, C. E. (2023). The accuracy and precision of small-sized modern wood samples analyzed at the chronos 14carbon-cycle facility. *Radiocarbon*, 65(2), 561-571. [10.1017/RDC.2023.4](https://doi.org/10.1017/RDC.2023.4)
- Hall, A., & Kenward, H. (2004). Actively decaying or just poorly preserved? Can we tell when plant and invertebrate remains in urban archaeological deposits decayed? Dans : Nixon, T. (dir.), *Preserving archaeological remains in situ? Proceedings of the 2nd conference 12-14th September 2001* (pp. 4-10). Museum of London Archaeology Service, London.
- Hall, A. R., Kenward, H. K., & Williams, D. (1980). Environmental evidence from roman deposits in Skeldergate. *The Archaeology of York, The Past Environment of York*, 14(3).

- Hall, A. R., Kenward, H. K., Rowland, S., Jaques, D., & Carrott, J. (2001a). Evaluation of biological remains from excavations at Magistrates' Court, Brough, East Riding of Yorkshire (site code: BRO2001). *Reports from the Environmental Archaeology Unit*, York, 2001/38.
- Hall, A. R., Kenward, H. K., Rowland, S., Jaques, D., & Carrott, J. (2001b). Evaluation of biological remains from borehole samples taken at the site of the former Victoria House, Micklegate, York (site code: 2001.10749). *Reports from the Environmental Archaeology Unit*, York, 2001/51.
- Hansen, A. K., Brunke, A., Simonsen, T., & Solodovnikov, A. (2022). Revision of *Quedius sensu stricto* (Coleoptera: Staphylinidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 62(1), 225-299.
- Harding, P. T., & Rose, F. (1986). Pasture-woodlands in lowland Britain: a review of their importance for wildlife conservation. *Institute of Terrestrial Ecology, Natural environment research council*.
- Hastir, P., & Gaspar, C. (2001). Diagénoze d'une famille de fossoyeurs : les Silphidae. *Notes fauniques de Gembloux*, 44, 13-25.
- Hellqvist, M. (1999). Insect assemblages from Iron Age wells in central Sweden. *Norwegian archaeological review*, 32(1), 1-17. <https://doi.org/10.1080/002936599420876>
- Hill, M. J. (1993). *Insect death assemblages and the interpretation of woodland history: evidence from the Vale of York*. [Thèse de doctorat, Université de York].
- Hodgins, G. W., Thorpe, J. L., Coope, G. R., & Hedges, R. E. (2001). Protocol development for purification and characterization of sub-fossil insect chitin for stable isotopic analysis and radiocarbon dating. *Radiocarbon*, 43(2A), 199-208. <https://doi.org/10.1017/S0033822200038017>
- Hoffmann, A. (1950). *Coléoptères Curculionides* (vol. 52, 1re partie). Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris. (Faune de France).
- Hoffmann, A. (1986). *Coléoptères Curculionides* (vol. 59, 2nd partie, réimpression 1954). Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris. (Faune de France).
- Holden, A. R., Southon, J. R., Will, K., Kirby, M. E., Aalbu, R. L., & Markey, M. J. (2017). A 50,000 year insect record from Rancho La Brea, Southern California: Insights

- into past climate and fossil deposition. *Quaternary Science Reviews*, 168, 123-136. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.05.001>
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Horton, A., Keen, D. H., Field, M. H., Robinson, J. E., Coope, G. R., Currant, A. P., Graham, D. K., Green, C. P., & Philipps, L. M. (1992). The Hoxnian interglacial deposits at Woodston, Peterborough. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Série B: Biological sciences*, 338, 131-164. <https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0136>
- Howard, J. (2017). *Anthropogenic soils*. Progress in soil science. Springer.
- Huchet, J. B. (2017). Insectes et archéologie. *Les nouvelles de l'archéologie*, 148, 40-44. <https://doi.org/10.4000/nda.3722>
- Hůrka, K. (1996). *Carabidae of the Czech and Slovak republics*, Kabourek.
- Jalut, G. (1984). Les paléoenvironnements quaternaires en France : travaux récents et orientations des recherches actuelles. *Annales de géographie*, 516, 264-267. <https://www.jstor.org/stable/23451270>
- Jalut, G., Delibrias, G., Dagnac, J., Mardones, M., & Bouhours, M. (1982). A paleoecological approach to the last 21 000 years in the pyrenees: The peat bog of Freychinede (alt. 11350 m, Ariège, South France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 40(4), 321-336, 343-359. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(82\)90033-5](https://doi.org/10.1016/0031-0182(82)90033-5)
- Jambrošić Vladić, Ž., & Šerić Jelaska, L. (2020). Long term changes (1990-2016) in carabid beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in protected forests on Dinaric Karst on Mountain Risnjak, Croatia. *European journal of entomology*, 117, 56-67. 10.14411/eje.2020.006
- Janssen, P., Fuhr, M., Cateau, E., Nusillard, B., & Bouget, C. (2017). Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biological Conservation*, 205, 1-10 p. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.021>
- Jeannel, R. (1941). *Coléoptères Carabiques* (vol. 39, 1re partie). Lechevalier, Paris. (Faune de France).
- Jeannel, R. (1942). *Coléoptères Carabiques* (vol. 40, 2nd partie). Lechevalier, Paris. (Faune de France).

- Johnson, D. W. (1992). Effects of forest management on soil carbon storage. *Water, Air, and Soil Pollution*, 64, 83-120. <https://doi.org/10.1007/BF00477097>
- Julián-Posada, I., Gil-Romera, G., Garcés-Pastor, S., Heintzman, P. D., Gómez, D., Fillat, F., Moreno, A., Lara-Recuero, J., Bover, P., Montes, L., Sierra, A., Valero-Garcés, B., G. Alsos I. G., & González-Sampériz, P. (2025). Neolithic pastoralism and plant community interactions at high altitudes of the Pyrenees, southern Europe. *Communications Earth and Environment*, 6(1), 48. <https://doi.org/10.1038/s43247-025-02023-8>
- Jurgensen, M. F., Finér, L., Domisch, T., Kilpeläinen, J., Punttila, P., Ohashi, M., Niemelä, P., Sundström, L., Neuvonen, S., & Risch, A. C. (2008). Organic mound-building ants: their impact on soil properties in temperate and boreal forests. *Journal of Applied Entomology*, 132(4), 266-275. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2008.01280.x>
- Kenward, H. K. (1975). Pitfalls in the environmental interpretation of insect death assemblages. *Journal of Archaeological Science*, 2(2), 85-94. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(75\)90028-X](https://doi.org/10.1016/0305-4403(75)90028-X)
- Kenward, H. K. (1976). Reconstructing ancient ecological conditions from insect remains, some problems and an experimental approach. *Ecological Entomology*, 1(1), 7-17. [10.1111/j.1365-2311.1976.tb01200.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1976.tb01200.x)
- Kenward, H. K. (1978). *The analysis of archaeological insect assemblages: a new approach*. York Archaeological Trust, 19.
- Kenward, H. K. (2006). The visibility of past trees and woodland: testing the value of insect remains. *Journal of Archaeological Science*, 33(10), 1368-1380. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2006.01.010>
- Kenward, H. K. (2009). *Northern regional review of environmental archaeology: Invertebrates in archaeology in the north of England*. Portsmouth: English Heritage.
- Kenward, H. K., & Hall, A. R. (1995). Biological Evidence from 16-22 Coppergate. *The Archaeology of York: The Environment*, 14(7).
- Kenward, H. K., & Hall, A. (2000). Decay of delicate organic remains in shallow urban deposits: are we at a watershed? *Antiquity*, 74(285), 519-525. <https://doi.org/10.1017/S0003598X0005986X>

- Kenward, H. K., & Hall, A. R. (2006). Easily decayed organic remains in urban archaeological deposits: value, threats, research directions and conservation. Dans : Brinkkemper, O., Deeben, J., Van Doesburg, J., Hallewas, D., Theunissen, E. M., & Verlinde, D. A. (dirs.), *Vakken in vlakken: Archeologische kennis in lagen* (vol. 32, pp. 181-196). Nederlandse Archeologische Rapporten.
- Kenward, H. K., & Large, F. (1998). Recording the preservational condition of archaeological insect fossils. *Environmental Archaeology*, 2(1), 49-60. <https://doi.org/10.1179/env.1997.2.1.49>
- Kenward, H. K., & Girvan, L. (2010). Insect remains. Dans : Gibson, D., Knight, M., & Allen, M. (dirs.), *The Must Farm Timber Alignments: environmental & cultural evidence*. Post-excavation assessment (vol. 2, pp. 28-56).
- Knapp, M., Knappová, J., Jakubec, P., Vonička, P., & Moravec, P. (2020). Incomplete species lists produced by pitfall trapping: How many carabid species and which functional traits are missing? *Biological Conservation*, 245, 9 p. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108545>
- Koivula, M. J. (2011). Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. *ZooKeys*, 100, 287-317. [10.3897/zookeys.100.1533](https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1533)
- Kotásková, N., Kolasa, M., & Kajtoch, Ł. (2018). Contrasting patterns of molecular diversity and Wolbachia infection in bisexual and parthenogenetic Strophosoma weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Entomological science*, 21(4), 385-395. <https://doi.org/10.1111/ens.12317>
- Laakso, J., & Setälä, H. (1998). Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil. *Oikos*, 81(2), 266-278. <https://doi.org/10.2307/3547047>
- Lagarde, C., Meyer, S., Chassany, V., & Renard, B. (2023). *Forêt biodiversité, dynamique et gestion*. Dunod.
- Langor, D. W., & Spence, J. R. (2006). Arthropods as ecological indicators of sustainability in Canadian forests. *The Forestry Chronicle*, 82(3), 344-350. <https://doi.org/10.5558/tfc82344-3>
- Larrieu, L. (2014). *Les dendro-microhabitats : facteurs clés de leur occurrence dans les peuplements forestiers, impact de la gestion et relations avec la biodiversité*

taxonomique [Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique de Toulouse-INPT].

- Lasanta, T., Arnáez, J., Errea, M. P., Ortigosa, L., & Ruiz-Flaño, P. (2009). Mountain pastures, environmental degradation, and landscape remediation: The example of a Mediterranean policy initiative. *Applied Geography*, 29(3), 308-319. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2008.09.006>
- Lasanta-Martínez, T., Vicente-Serrano, S. M., & Cuadrat-Prats, J. M. (2005). Mountain Mediterranean landscape evolution caused by the abandonment of traditional primary activities: a study of the Spanish Central Pyrenees. *Applied Geography*, 25(1), 47-65. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2004.11.001>
- Lebas, C. (2021). Influence des activités humaines sur la répartition des fourmis du genre *Messor* dans les Pyrénées-Orientales (Hymenoptera : Formicidae : Myrmicinae). *OSMIA*, 9, 65-76. <https://doi.org/10.47446/OSMIA9.9>
- Lefebvre, T., & Gallet, C. (2017). Impacts des grands herbivores sur la végétation des prairies et conséquences sur la décomposition de la litière. *INRAE Productions Animales*, 30(5), 455-464. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2017.30.5.2276>
- Leger, R. S., Cooper, R. M., & Charnley, A. K. (1986). Cuticle-degrading enzymes of entomopathogenic fungi: cuticle degradation in vitro by enzymes from entomopathogens. *Journal of invertebrate Pathology*, 47(2), 167-177. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(86\)90043-1](https://doi.org/10.1016/0022-2011(86)90043-1)
- Leuschner, C., Wulf, M., Bäuchler, P., & Hertel, D. (2013). Soil C and nutrient stores under Scots pine afforestations compared to ancient beech forests in the German Pleistocene: The role of tree species and forest history. *Forest Ecology and Management*, 310, 405-415. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.043>
- Liebherr, J. K., & Porch, N. (2015). Reassembling a lost lowland carabid beetle assemblage (Coleoptera) from Kauai, Hawaiian Islands. *Invertebrate Systematics*, 29(2), 191-213. <https://doi.org/10.1071/IS14047>
- Lindroth, C. H. (1948). Interglacial insect remains from Sweden. *Ser. C--Avhandlingar och uppsatser*, 1-29.
- Löbl, I., & Smetana, A. (dirs.). (2003–2013). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera (Vols. 1–8)*. Stenstrup : Apollo Books.

- López-Sáez, J. A., Abel-Schaad, D., Robles-López, S., Pérez-Díaz, S., Alba-Sánchez, F., & Nieto-Lugilde, D. (2016). Landscape dynamics and human impact on high-mountain woodlands in the western Spanish Central System during the last three millennia. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 9, 203-218. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.07.027>
- Loreau, M. (1984). Les Niches écologiques des Carabides en milieu forestier I. Composantes spatio-temporelles. *Bulletins de l'Académie Royale de Belgique*, 70, 333-379.
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual review of entomology*, 41, 231-256. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001311>
- Lozny, L. R. (2013). Landscape Archaeology of the Commons of the Bouleste/Labas Valley, Hautes-Pyrénées. Dans : Lozny, L. (dir.), *Continuity and Change in Cultural Adaptation to Mountain Environments. Studies in Human Ecology and Adaptation* (vol. 7, pp. 123-205). Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5702-2_7
- Luff, M. L. (2007). *The Carabidae (Ground Beetles) of Britain and Ireland. Handbooks for the Identification of British Insects* (vol. 4, part. 2, 2nd Edition). Royal Entomological Society, St Albans.
- Magri, D. (2007). Advances in Italian palynological studies: late Pleistocene and Holocene records. *GFF*, 129(4), 337-344. <https://doi.org/10.1080/11035890701294337>
- Magri, D., Agrillo, E., Di Rita, F., Furlanetto, G., Pini, R., Ravazzi, C., & Spada, F. (2015). Holocene dynamics of tree taxa populations in Italy. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 218, 267-284. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2014.08.012>
- Magura, T. (2002). Carabids and forest edges: spatial pattern and edge effect. *Forest ecology and management*, 157(1-3), 23-37. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00654-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00654-X)
- Magura, T., Tóthmérész, B., & Molnár, T. (2001). Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation*, 10, 287-300. <https://doi.org/10.1023/A:1008967230493>

- Magura, T., Mizser, S., Horváth, R., Nagy, D. D., Tóth, M., Csicsek, R., & Lövei, G. L. (2021). Are there personality differences between rural vs. urban-living individuals of a specialist ground beetle, *Carabus convexus*? *Insects*, 12(7), 646, 11 p. <https://doi.org/10.3390/insects12070646>
- Malandra, F., Vitali, A., Urbinati, C., Weisberg, P. J., & Garbarino, M. (2019). Patterns and drivers of forest landscape change in the Apennines range, Italy. *Regional Environmental Change*, 19, 1973-1985. <https://doi.org/10.1007/s10113-019-01531-6>
- Marcus, T. (2017). *Testing paradigms in conservation biology: spatio-temporal dimensions of habitat fragmentation in a stenotopic woodland ground beetle* [Thèse de doctorat, Faculty of Sustainability of Leuphana University].
- Martín-Vega, D., Cifrián, B., Díaz-Aranda, L. M., & Baz, A. (2015). Necrophilous histerid beetle communities (Coleoptera: Histeridae) in central Spain: species composition and habitat preferences. *Environmental entomology*, 44(4), 966-974. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv077>
- Martínez, A., Iturrondobeitia, J. C., & Goldarazena, A. (2009). Effects of some ecological variables on carabid communities in native and non native forests in the Ibaizabal basin (Basque Country: Spain). *Annals of forest science*, 66, 11 p. [10.1051/forest/2009003](https://doi.org/10.1051/forest/2009003)
- Mavrides, L. (2023). *L'if dans les forêts pyrénéennes : analyses pédoanthracologiques, statistiques et géographiques, couplées à une synthèse paléoécologique*. [Mémoire de Master 2, Université Toulouse Jean-Jaurès]
- Mazier, F., & Gaillard, M. J. (2011). Du pollen aux paysages : nouvelles méthodologies pour reconstituer les paysages. Dans : Studer, J., David-Ebiali, M., & Besse, M. (dirs.), *Paysage... Landschaft... Paesaggio... L'impact des activités humaines sur l'environnement du Paléolithique à la période romaine. Actes du colloque du Groupe de travail pour les recherches préhistoriques en Suisse* (vol., 120, pp. 11-18). Cahiers d'archéologie romande.
- McCobb, L. M. E., Briggs, D. E. G., Hall, A. R., & Kenward, H. K. (2004). The preservation of invertebrates in 16th-Century Cesspits at St Saviourgate, York. *Archaeometry*, 46(1), 157-169. <https://doi.org/10.1111/j.14754754.2004.00150.x>

- Meierhofer, I., & Athias-Binche, F. (1997). Biodiversite, phenologie et distribution des coléoptères coprophages. *Vie et Milieu/Life & Environment*, 247-259. hal03103620
- Métailié, J. P. (1984). La forêt paysanne dans les Pyrénées centrales. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 55(2), 231-238.
- Métailié, J. P. (2001). Un patrimoine historico-environnemental : les forêts pastorales dans les Pyrénées. Dans : Tissier J.-L. (dir.), *Paysages, territoires et aménagements dans le Sud de la France. Actes du 126e Congrès national des sociétés historiques et scientifiques, « Terres et hommes du Sud »*, Toulouse, 2001 (pp. 33-47). CTHS.
- Mikoláš, M., Ujházy, K., Jasík, M., Wiezik, M., Gallay, I., Polák, P., Vysoký, J., Čiliak, M., Meigs, G. W., Svoboda, M., Trotsiuk, V., & Keeton, W. S. (2019). Primary forest distribution and representation in a Central European landscape: Results of a large-scale field-based census. *Forest Ecology and Management*, 449. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117466>
- Mitchell, F. J. (2005). How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *Journal of Ecology*, 93(1), 168-177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00964.x>
- Miras, Y., Ejarque, A., Orengo, H., Mora, S. R., Palet, J. M., & Poiraud, A. (2010). Prehistoric impact on landscape and vegetation at high altitudes: an integrated palaeoecological and archaeological approach in the eastern Pyrenees (Perafita valley, Andorra). *Plant Biosystems*, 144(4), 924-939. <https://doi.org/10.1080/11263504.2010.491980>
- Molinari, C., & Cevasco, R. (2009). Microanalysis in Woodland Historical Ecology. Evidences of past leaf fodder production in NW Apennines (Italy). Dans : Saratsi, E. & Burgi, M. (dirs.), *Woodland cultures in time and space: Tales from the past, messages for the future* (pp. 147-153). Embryo Publications, Athens.
- Molinari, C., & Montanari, C. (2016). Interdisciplinary approach for reconstructing an alder-based historical agricultural practice of the Eastern Ligurian Apennines (NW Italy). *Environmental Archaeology*, 21, 31-44. <https://doi.org/10.1179/1749631414Y.0000000056>
- Molinari, C., & Montanari, C. (2018). The disappearance of cultural landscapes: the case of wooded-meadows in the Ligurian Apennines (NW Italy).

- Morales-Molino, C., Leunda, M., Morellón, M., Gardoki, J., Ezquerro, F. J., Muñoz Sobrino, C., Rubiales J. M., & Tinner, W. (2022). Millennial land use explains modern high-elevation vegetation in the submediterranean mountains of Southern Europe. *Journal of Biogeography*, 49(10), 1779-1792. <https://doi.org/10.1111/jbi.14472>
- Moreno, D. (1995). Une source pour l'histoire et archéologie des ressources végétales. Les cartes topographiques de la Montagne Ligure (Italie). Dans : Bousquet-Bressolier, C. (dir.), *L'œil du cartographe et la représentation géographique du Moyen Age à nos jours*, Paris, C.T.H.S.
- Moreno, D. (1996). Domestico vs selvatico. Annotazioni su tassonomia e storia locale. *Quaderni storici*, 31(91(1)), 87-103. <https://www.jstor.org/stable/43900521>
- Moreno, D. (2013). Liguria. Dans : Agnoletti, M. (dir.), *Italian Historical Rural Landscapes. Environmental History* (vol. 1, pp. 199-219). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5354-9_8
- Moreno, D., & Montanari, C. (2008). Más allá de la percepción: hacia una ecología histórica del paisaje rural en Italia. *Cuadernos Geográficos*, 43, 29-49.
- Moreno, D., Cevasco, R., Bertolotto, S., & Poggi, G. (1998). Historical ecology and post-medieval management practices in alderwoods (*Alnus incana* (L.) Moench) in the Northern Apennines, Italy. Dans : Kirby, K. J., & Watkins, C. (dirs.), *The ecological history of European forests* (pp. 185-202). CAB INTERNATIONAL
- Moreno, D., Roberta, C., Pescini, V., & Gabellieri, N. (2019). The archaeology of woodland ecology: reconstructing past woodmanship practices of wooded pasture systems in Italy. Dans : Allende Álvarez, F., Gómez Mediavilla, G., & López Estébanez, N. (dirs.), *Silvicultures : Management and Conservation*. IntechOpen. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.86101>
- Moret, P., & Gobbi, M. (2020). Les coléoptères Carabidae du cirque de Troumouse (Gèdre, Hautes-Pyrénées) face au retrait glaciaire : premier inventaire. Dans : ohmpyr2020: Séminaire de restitution des projets 2018-2019 de l'OHM Pyrénées Haut Vicdessos 2020.
- Moret, P., & Gobbi, M. (2024). Comparing the efficacy and cost-effectiveness of two sampling methods for monitoring carabid beetle diversity, species assemblages

- and conservation status in an alpine grassland. *Journal of Insect Conservation*, 28(4), 701-713. <https://doi.org/10.1007/s10841-024-00590-3>
- Moret, P., Parrilla, S., Py-Saragaglia, V., & Robbiola, L. (2022). Deux nouveaux horizons pour l'archéologie. *Les nouvelles de l'archéologie*, 167, 45-48. <https://doi.org/10.4000/nda.13759>
- Morlan, R. E., & Matthews, Jr. J. V. (1983). Taphonomy and paleoecology of fossil insect assemblages from Old Crow River (CRH-15) northern Yukon Territory, Canada. *Géographie physique et Quaternaire*, 37(2), 147-157. <https://doi.org/10.7202/032511ar>
- Nageleisen, L.M., & Bouget, C. (Dir.). (2009). *L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail « Inventaires Entomologiques en Forêt » (Inv.Ent.For.)*. ONF, 144 p., 978-2-84207-343-5. (hal-00539120)
- Odin, G. P., McNamara, M. E., Arwin, H., & Järrendahl, K. (2018). Experimental degradation of heliocoidal photonic nanostructures in scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): implications for the identification of circularly polarizing cuticle in the fossil record. *Journal of the Royal Society Interface*, 15(148), 11 p. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0560>
- Olsson, F., & Lemdahl, G. (2009). A continuous Holocene beetle record from the site Stavsåkra, southern Sweden: implications for the last 10 600 years of forest and land use history. *Journal of Quaternary Science*, 24(6), 612-626. [10.1002/jqs.1242](https://doi.org/10.1002/jqs.1242)
- Olofsson, J., & Oksanen, L. (2002). Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos*, 96(3), 507-515. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960312.x>
- Orgeas, J., & Ponel, P. (2001). Organisation de la diversité des coléoptères en milieu méditerranéen provençal perturbé par le feu. *Revue d'écologie*, 56(2), 157-172.
- Orousset, J. (2018). Les espèces du genre *Euconnus* Thomson, 1859, sous-genre *Euconnus*, de la faune de France (Coleoptera, Staphylinidae, Scydmaeninae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 123(4), 509-524. [/10.32475/bsef_2062](https://doi.org/10.32475/bsef_2062)
- Osborne, P. J. (1978). Insect evidence for the effect of man on the lowland landscape. Dans : Limbrey, S., & Evans, J. G. (dirs.), *The Effects of Man on the Landscape:*

- the Lowland Zone* (pp. 32-34). Council for British Archaeology Research Report 21, London.
- Osborne, P. J. (1988). A Late Bronze Age insect fauna from the River Avon, Warwickshire, England: its implications for the terrestrial and fluvial environment and for climate. *Journal of archaeological science*, 15(6), 715-727. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(88\)90061-1](https://doi.org/10.1016/0305-4403(88)90061-1)
- Palet, J. M., Olmos, P., Garcia Molsosa, A., Polonio, T., & Orengo, H. A. (2019). Occupation et anthropisation des espaces de haute montagne dans les vallées de Nuria et Coma de Vaca (Gerona, Espagne) : Résultats des recherches archéologiques et patrimoniales. Dans : Deschamps, M., Costamagno, S., Milcent, P. Y., Pétilion, J. M., Renard, C., & Valdeyron, N. (dirs.), *La conquête de la montagne : Des premières occupations humaines à l'anthropisation du milieu. Actes des congrès nationaux des sociétés historiques et scientifiques*. Paris : Éditions du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques. Open Edition Books. <<https://books.openedition.org/cths/7007>>
- Panagiotakopulu, E., & Buckland, P. C. (2017). A thousand bites – Insect introductions and late Holocene environments. *Quaternary Science Reviews*, 156, 23-35. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.11.014>
- Panagiotakopulu, E., Higham, T. F., Buckland, P. C., Tripp, J. A., & Hedges, R. E. (2015). AMS dating of insect chitin-A discussion of new dates, problems and potential. *Quaternary geochronology*, 27, 22-32. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2014.12.001>
- Parola, C. (2012). *Gli archivi biologici come fonte per la storia delle risorse della montagna ligure*. [Thèse de doctorat, Università degli studi di Genova].
- Parra, S. A., Ramos-Font, M. E., Buisson, E., Robles, A. B., Vidaller, C., Pavon, D., Baldy, V., Dominguez, P., Godoy-Sepúlveda, F., Mazurek, H., Peña-Enguix, A., Sanosa-Cols, P., Corcket, E., & Genin, D. (2025). How transhumance and pastoral commons shape plant community structure and composition. *Rangeland Ecology and Management*, 98, 269-282. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2024.10.002>
- Parrilla, S. (2018). *L'apport de l'archéoentomologie à la recherche archéologique. Etat des lieux et étude de cas : le complexe minier des argentières (Aulus-les-bains, Ariège)*. [Mémoire de Master, Université Toulouse II].

- Parrilla, S. (2019). *L'utilisation des insectes pour la reconstruction paléoenvironnementale de trois sites de montagne (Ariège, Occitanie)*. [Mémoire de Master, Université Toulouse II].
- Parrilla, S., Saulnier, M., Larrieu, L., Valladares, L., Pescini, V., Moret, P., & Py-Saragaglia, V. (2026). Can subfossil insects complement pedoanthracology in reconstructing the past trajectories of old-growth forests? A study case from the Northern central Pyrenees (France). *Journal of Archaeological Sciences: reports*, 69, 105495. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2025.105495>
- Parry, W. H., Kelly, J. M., & McKillop, A. R. (1990). The role of nitrogen in the feeding strategy of *Strophosomus melanogrammus* (Forster) (Col., Curculionidae) in a mixed woodland habitat. *Journal of applied entomology*, 109(1-5), 367-376. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1990.tb00065.x>
- Pèlachs, A., Soriano, J. M., Nadal, J., & Esteban, A. (2007). Holocene environmental history and human impact in the Pyrenees. *Contributions to science*, 3(3), 421-429. 10.2436/20.7010.01.19
- Pèlachs, A., Pérez-Obiol, R., Ninyerola, M., & Nadal, J. (2009). Landscape dynamics of *Abies* and *Fagus* in the southern Pyrenees during the last 2200 years as a result of anthropogenic impacts. *Review of palaeobotany and palynology*, 156, 337-349. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.04.005>
- Penin, D. (Parc National des Pyrénées) (2024). -730011700, *Montagnes de Campbieil et Barrada et vallée de Barrada*. – INPN, SPN-MNHN, Paris. <https://inpn.mnhn.fr/zone/znieff/730011700.pdf>
- Perone, P., Meregalli, M., & Cerrato, C. (2022). Saproxylic weevils and edaphic beetles as indicators of environmental quality of relict forests in Piedmont lowlands. *Fragmenta entomologica*, 54(2), 283-296. <https://doi.org/10.13133/2284-4880/582>
- Pescini, V. (2019). Which Origin for Charcoal in Soils? Case-Studies of Environmental Resources Archaeology (ERA) From the Ligurian Apennines, Seventh to the Twentieth Century. *Frontiers in environmental science*, 7, 15 p. 10.3389/fenvs.2019.00077
- Pescini, V., Certini, G., & Mastrodonato, G. (2023). Charcoal hearth remains as environmental archives: an interdisciplinary study at Poggio di Montieri, Italy.

Environmental Archaeology, 30(3), 303-322. <https://doi.org/10.1080/14614103.2023.2217016>

- Pescini, V., Carbonell, A., Colominas, L., Égüez, N., Mayoral, A., & Palet, J. M. (2024). Neolithic livestock practices in high mountain areas: a multiproxy study of pastoral enclosures of Molleres II (Eastern Pyrenees). *Quaternary international*, 683-684, 104-122. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2023.04.008>
- Pescini, V., Bodon, M., Cevasco, R., Diffey, C., Egüez, N., Menozzi, B., Moreno, D., Parrilla, S., & Rellini, I. (en relecture). Long-term environmental dynamics and agro-sylvo-pastoral practices in the SW Alps (Italy): interdisciplinary perspectives from Monte Mongioie. *The Holocene*
- Pietrykowska-Tudruj, E. M., Staniec, B., Wagner, G. K., & Zagaja, M. (2019). Re-descriptions of larvae of mature larvae of two predatory species of *Nudobius* and *Gabrius* associated with bark beetle galleries (Coleoptera: Staphylinidae). *Zootaxa*, 4674(5), 581-599. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4674.5.7>
- Plotnick, R. E. (1986). Taphonomy of a modern shrimp: implications for the arthropod fossil record. *Palaios*, 1(3), 286-293. <https://doi.org/10.2307/3514691>
- Ponel, P. (14 février 2025). Fossil insects unveil the Holocene history of a Pyrenean forest. *Bioarchéologies*. <https://doi.org/10.58079/13bm3>
- Ponel, P., & Richoux, P. (1997). Difficultés d'interprétation des assemblages de Coléoptères fossiles Quaternaires en milieu d'altitude. *Geobios*, 30, 213-219. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(97\)80093-9](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(97)80093-9)
- Ponel, P., & Rocq, C. (2007). Les coléoptères du site de Lattes Port Ariane III. Ariane (Lattes, Hérault). Construction et utilisation d'une zone humide lors des six derniers millénaires. *Lattara*, 20.
- Ponel, P., de Beaulieu, J. L., & Tobolsk, K. (1992). Holocene paleoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alps: a study of pollen, plant macrofossils and fossil insects. *The Holocene*, 2, 117-130. <https://doi.org/10.1177/095968369200200203>
- Ponel, P., Coope, G. R., Andrieu-Ponel, V., & Reille, M. (1999). Coleopteran evidence for a mosaic of environments at high altitude in the eastern Pyrenees, France, during the climatic transition between the Allerød and Younger Dryas. *Journal of quaternary science*, 14(2), 169-174. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1417\(199903\)14:2<169::AID-JQS429>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1417(199903)14:2<169::AID-JQS429>3.0.CO;2-C)

- Ponel, P., Andrieu-Ponel, V., Parchoux, F., Juhasz, I., & de Beaulieu, J. L. (2001a). Late-glacial and Holocene high-altitude environmental changes in Vallée des Merveilles (Alpes–Maritimes, France): insect evidence. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 16(8), 795-812. <https://doi.org/10.1002/jqs.634>
- Ponel, P., Matteredne, V., Coulthard, N., & Yvinec, J. H. (2000b). La Tène and Gallo-Roman natural environments and human impact at the Touffréville rural settlement, reconstructed from Coleoptera and plant macroremains (Calvados, France). *Journal of Archaeological Science*, 27, 1055-1072. [10.1006/jasc.1999.0514](https://doi.org/10.1006/jasc.1999.0514)
- Ponel, P., Parchoux, F., Andrieu-Ponel, V., Juhasz, I., & de Beaulieu, J. L. (2001c). A Late-glacial–Holocene fossil insect succession from Vallée des Merveilles, French Alps, and its paleoecological implications. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33(4), 481-484. <https://doi.org/10.1080/15230430.2001.12003458>
- Ponel, P., Court-Picon, M., Badura, M., Guiter, F., de Beaulieu, J. L., Andrieu-Ponel, V., Djalami, M., Leydet, M., Gandouin, E., & Buttler, A. (2011). Holocene history of Lac des Lauzons (2180 m asl), reconstructed from multiproxy analyses of Coleoptera, plant macroremains and pollen (Hautes-Alpes, France). *The Holocene*, 21(4), 565-582. <https://doi.org/10.1177/0959683610385725>
- Ponel, P., Andrieu-Ponel, V., Djamali, M., Lahijani, H., Leydet, M., & Mashkour, M. (2013). Fossil beetles as possible evidence for transhumance during the middle and late Holocene in the high mountains of Talysch (Talesh) in NW Iran? *Environmental Archaeology*, 18(3), 201-210. [10.1179/1749631413Y.0000000007](https://doi.org/10.1179/1749631413Y.0000000007)
- Ponel, P., Andrieu-Ponel, V., & Bouiron, M. (2014). Vegetation and landscape from 14th to 17th century AD in Marseille city centre, reconstructed from insect and pollen assemblages. *Quaternary International*, 341, 152-171. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.04.034>
- Ponel, P., Guiter, F., Gandouin, E., Pailles, C., Rioual, P., Djamali, M., Andrieu-Ponel, V., Leydet, M., Van Der Putten, N., & De Beaulieu, J. L. (2016). Novel insights from coleopteran and pollen evidence into the Lateglacial/Holocene transition in Aubrac, French Massif Central. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 463, 83-102. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.09.020>

- Ponel, P., Yvinec, J.-H., Andrieu-Ponel, V., & Marian, J. (2018). L'intérêt archéo-entomologique des anciens puits : le paléoenvironnement du Clos-Paul à l'époque gallo-romaine, reconstruit par l'analyse des Coléoptères fossiles (Charleville-Mézières, Ardennes). *Quaternaire*, 29(4), 347-361. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.10602>
- Porch, N., & Kershaw, A. P. (2010). Comparative AMS 14C dating of plant macro fossils, beetles and pollen preparations from two late Pleistocene sites in southeastern Australia. *Altered Ecologies (Terra Australis 32): Fire, climate and human influence on terrestrial landscapes*, 395-403 p.
- Porch, N., Jordan, G. J., Price, D. M., Barnes, R. W., Macphail, M. K., & Pemberton, M. (2009). Last interglacial climates of south-eastern Australia: plant and beetle-based reconstructions from Yarra Creek, King Island, Tasmania. *Quaternary Science Reviews*, 28(27-28), 3197-3210. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.023>
- Py, V., Ancel, B., Métaillé, J.-P., Baron, S., & Cunill Artigas, R. (2013). *Prospection inventaire n°388, Commune d'Aulus-les-Bains (Ariège), rapport de prospection inventaire 2012*, DFS.
- Py-Saragaglia, V. (2026). *Transformation, exploitation et réensauvagement des forêts d'Europe tempérée à l'Holocène récent. Temporalités, trajectoires, pratiques et héritages écologiques des sociétés industrielles anciennes*. [Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université de technologie de Belfort Montbéliard].
- Py-Saragaglia, V., Cunill Artigas, R., Métaillé, J.-P., Ancel, B., Baron, S., Paradis-Grenouillet, S., Lerigoleur, E., Badache, N., Barcet, H., & Galop, D. (2017). Late Holocene history of woodland dynamics and wood use in an ancient mining area of Pyrenees (Ariège, France). *Quaternary International*, 458, 141-157. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2017.01.012>
- Py-Saragaglia, V., Burri, S., & Fouédjeu, L. (2019). Les forêts montagnardes du versant nord des Pyrénées. Dans : Bépoix, S., & Richard, H. (dirs.), *La forêt au Moyen Âge* (pp. 276-299). Les Belles Lettres.
- Py-Saragaglia, V., et Saulnier, M., Larrieu, L., Burri, S., Brun, C., Danu, M., Galop, D., Parrilla, S., Mazier, F., & Ladet, S., (2025). The beech-fir forest, the baseline natural forest ecosystem in the montane belt of temperate Europe: questioning an ecological myth. *Journal of archaeological science: reports*, 64, 18 p. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2025.105133>

- Quezel, P., Verdier, P., & Rioux, J. A. (1950). Considérations systématiques et écologiques sur quelques pterostyxchus du groupe cristatus. *Vie et Milieu*, 3, 310-325.
- Rainio, J., & Niemelä, J. (2003). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12, 487-506. <https://doi.org/10.1023/A:1022412617568>
- Ramsey, C. (2009). Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. *Radiocarbon*, 51(1), 337–360. <https://doi.org/10.1017/S0033822200033865>
- Ramsey, C. B., & Lee, S. (2013). Recent and planned developments of the program OxCal. *Radiocarbon*, 55(2), 720-730. <https://doi.org/10.1017/S0033822200057878>
- Reilly, E. (2008). *Understanding Late Holocene Woodland Dynamics in Southwestern and Western Ireland Through the Analysis of Sub-fossil Insect Remains* [Thèse de doctorat, Trinity College Dublin].
- Reimer, P.J., Austin, W. E. N., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Butzin, M., Cheng, R., Edwards, L. R., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson T. P., Hajdas, I., Heaton, T. J., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kromer, B., Manning, S. W., Muscheler, R., Palmer, J. G., Pearson, C., Van der Plicht, J., Reimer, R. W., A Richards, D. A., Scott, M. E., Southon, J. R., Turney, C. S. M., Wacker, L., Adolphi, F., Büntgen, U., Capano, M., Fahrni, S. M., Fogtmann-Schulz, A., Friedrich, R., Köhler, P., Kudsk, S., Miyake, F., Olsen, J., Reinig, F., Sakamoto, M., Sookdeo, A., & Talamo, S. (2020). The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*. 62 (4), 725–757. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>
- Rendu, C. (2003). *La montagne d'Enveig, une estive pyrénéenne dans la longue durée*. Trabucaire.
- Rius, D., Vannière, B., & Galop, D. (2009). Fire frequency and landscape management in the northwestern Pyrenean piedmont, France, since the early Neolithic (8000 cal. BP). *The Holocene*, 19(6), 847-859. <https://doi.org/10.1177/0959683609105299>
- Rius, D., Vannière, B., & Galop, D. (2012). Holocene history of fire, vegetation and land use from the central Pyrenees (France). *Quaternary Research*, 77(1), 54-64. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2011.09.009>

- Robin, V., Talon, B., & Nelle, O. (2013). Pedoanthracological contribution to forest naturalness assessment. *Quaternary International*, 289, 5-15. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.02.023>
- Robin, V., Dreibrodt, S., & Talon, B. (2021). The mediterranean old-growth forests: anomalies or relicts? The contribution of soil charcoal analysis. *Forests*, 12(11), 19p. <https://doi.org/10.3390/f12111541>
- Robinson, M. A. (1978). A comparison between the effects of man on the environment of the first gravel terrace and floodplain of the Upper Thames Valley during the Iron Age and Roman periods. Dans : Limbrey, S., & Evans, J. G. (dirs.), *The effect of man on landscape: the lowland zone* (vol. 21, pp. 35-43). CBA Research Reports.
- Robinson, M. A. (1983). Arable/pastoral ratios from insects? Dans : Jones, M. (dir.), *Integrating the Subsistence Economy* (vol. 181, pp. 19-47). British Archaeological Reports, Oxford.
- Robinson, M. A. (1993). The Iron Age environmental evidence. Dans : Allen, T. G., & Robinson, M. A. (dirs.), *The Prehistoric Landscape and Iron Age Enclosed Settlement at Mingies Ditch, Hardwick-with-yelford, oxon, Thames Valley Landscapes: The Windrush Valley* (vol. 2, pp. 101-120). Oxford Archaeological Unit, Oxford.
- Robinson, M. A. (2000). Coleopteran evidence for the elm decline, Neolithic activity in woodland, clearance and the use of the landscape. Dans : Fairbairn, A. S. (dir.), *Plants in Neolithic Britain and beyond* (pp. 27-36). Oxbow books.
- Rougon, C., Roques, A., Rougon, D., & Levieux, J. (1995). Impact des insectes sur les potentialités de régénération des Chênes (*Quercus* spp.) en France. I. Mise en évidence d'une action méconnue des curculionides phyllophages sur les organes reproducteurs avant la fécondation. *Journal of applied entomology*, 119(1-5), 455-463. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1995.tb01318.x>
- Rull, V., & Vegas-Vilarrúbia, T. (2023). Resilience of Pyrenean forests after recurrent historical deforestations. *Forests*, 14(3), 17 p. <https://doi.org/10.3390/f14030567>
- Sabatini, F. M., Burrascano, S., Keeton, W. S., Levers, C., Lindner, M., Pötzschner, F., Verkerk, P. J., Bauhus, J., Buchwald, E., Chaskovsky, O., Debaive, N., Horváth, F., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Lombardi, F., Marques Duarte, I., Meyer, P.,

- Midteng, R., Mikac, S., Mikoláš, M., Motta, R., Mozgeris, G., Nunes, L., Panayotov, M., Ódor, P., Ruete, A., Simovski, B., Stillhard, J., Svoboda, M., Szwagrzyk, J., Tikkanen, O.-P., Volosyanchuk, R., Vrska, T., Zlatanov, T., & Kuemmerle, T. (2018). Where are Europe's last primary forests? *Diversity and distributions*, 24(10), 1426-1439. <https://doi.org/10.1111/ddi.12778>
- Sabatini, F. M., Bluhm, H., Kun, Z., Aksenov, D., Atauri, J. A., Buchwald, E., Burrascano, S., Cateau, E., Diku, A., Marques Duarte, I., Fernández López, A. B., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Horváth, F., Keren, S., Kitenberga, M., Kiš, A., Kraut, A., Ibisch, P. L., Larrieu, L., Lombardi, F., Matovic, B., Melu, R. N., Meyer, P., Midteng, R., Mikac, S., Mikoláš, M., Mozgeris, G., Panayotov, M., Pisek, R., Nunes, L., Ruete, A., Schickhofer, M., Simovski, B., Stillhard, J., Stojanovic, D., Szwagrzyk, J., Tikkanen, O.-P., Toromani, E., Volosyanchuk, R., Vrška, T., Waldherr, M., Yermokhin, M., Zlatanov, T., Zagidullina, A., & Kuemmerle, T. (2021). European primary forest database v2. 0. *Scientific data*, 8(1), 220. <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00988-7>
- Salvi, G., Bertoli, M., Giubileo, C., Pastorino, P., Pavoni, E., Crosera, M., Prearo, M., & Pizzul, E. (2022). Testate Amoeba and Chironomid assemblages from Balma Lake (Piedmont, Italy): a multi-proxy record to identifying recent climate and environmental changes in alpine areas. *Quaternary Science Reviews*, 285. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107547>
- Sancho-Reinoso, A. (2013). Land abandonment and the dynamics of agricultural landscapes in Mediterranean mountain environments: the case of Ribagorça (Spanish Pyrenees). *Erdkunde*, 67(4), 289-308. <https://www.jstor.org/stable/23595373>
- Santos-Silva, C., Machado, H., & Guinberteau, J. (2011). Ecologie de *Amanita ponderosa* et gestion des écosystèmes. Dans : Rondet, J., & Martinez Peña F. (dirs.), *La Mycosylviculture* (pp. 114-126).
- Satchell, J. E. (1967). Lumbricidae. Dans : Burges, A., & Raw, F. (dirs.), *Soil Biology* (chapitre 9, pp. 259-322). Academic Press, London and New York.
- Saulnier, M., Cunill Artigas, R., Fouédjeu Fomou, L., Buscaino, S., Métailié, J.-P., Galop, D., & Py-Saragaglia, V. (2020). A study of late Holocene local vegetation dynamics and responses to land use changes in an ancient charcoal making woodland in the central Pyrenees (Ariège, France), using pedoanthracology.

Vegetation History and Archaeobotany, 29, 241-258.
<https://doi.org/10.1007/s00334-019-00740-7>

- Savoie, J., Bartoli, M., Brin, A., Brustel, H., Celle, J., Corriol, G., Hannoire, C., Harel, M., Larrieu, L., Sarthou, V., & Valladares, L. (2011). *Forêts pyrénéennes anciennes de Midi-Pyrénées*. Rapport d'étude de la phase 1 du projet FEDER 2008-2011. Ecole d'ingénieurs de Purpan/DREAL Midi-Pyrénées.
- Savoie, J. M., Thomas, M., Cateau, E., Gouix, N., & Paccard, P. (2021). Connaître les forêts anciennes et matures : comment ? pourquoi ? *Revue forestière française*, 73(2-3), 179-209. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5468>
- Schafstall, N., Whitehouse, N., Kuosmanen, N., Svobodová-Svitavská, H., Saulnier, M., Chiverrell, R. C., Fleischer, P., Kuneš, P., & Clear, J. L. (2020). Changes in species composition and diversity of a montane beetle community over the last millennium in the High Tatras, Slovakia: Implications for forest conservation and management. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 555. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109834>
- Secchi, F. (2002). *Histeridae de France*. (mise à jour du 18 février 2002).
- Sedlmeier, J. E., & Faille, A. (2022). First insights into the phylogeny of the subgenus *Cryobius* Chaudoir, 1838 (Coleoptera: Carabidae: Pterostichus). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 80, 523-539. <https://doi.org/10.3897/asp.80.e84114>
- Selosse, M. A. (2023). *Bioturbation : Définition*. *Dictionnaire d'agroécologie*. <https://dicoagroecologie.fr/dictionnaire/bioturbation>
- Seppä, P., Sundström, L., & Punttila, P. (1995). Facultative polygyny and habitat succession in boreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56(4), 533-551. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1995.tb01109.x>
- Sheeren, D., Lefebvre, J., Ladet, S., Balent, G., Brame, A., Bray, F., Capitaine, M., Gibon, A., Lasseur, R., Lasseur, J., & Dobremez, L. (2015). Coévolution des paysages et des activités agricoles dans différents territoires d'élevage des montagnes françaises : entre intensification et déprise agricole. Fourrages, Prairies, services écosystémiques et intensification écologique. *Les apports du projet Mouve*, 222, 103-113.
- Shotton, F. W., & Osborne, P. J. (1965). The fauna of the Hoxnian interglacial deposits of Nechells, Birmingham. *Philosophical transactions of the royal society of*

- London. Series B: Biological Sciences*, 248, 353-378. <https://doi.org/10.1098/rstb.1965.0002>
- Skvarla, M. J., Larson, J. L., & Dowling, A. P. G. (2014). Pitfalls and preservatives: a review. *The Journal of the Entomological Society of Ontario*, 145, 15-43. <https://doi.org/10.21083/jeso.v145i0.3734>
- Smith, D. (1998). Beyond the barn beetles: difficulties in using some Coleoptera as indicators of stored fodder. *Environmental Archaeology*, 1(1), 63-70. <https://doi.org/10.1179/env.1996.1.1.63>
- Smith, D. (2000). Beetle Taphonomy in a Recent Ephemeral Lake, Southeastern Arizona. *Palaios*, 15(2), 152–160. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2000\)015<0152:BTIARE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2000)015<0152:BTIARE>2.0.CO;2)
- Smith, D. N., & Howard, A. J. (2004). Identifying changing fluvial conditions in low gradient alluvial archaeological landscapes: can coleoptera provide insights into changing discharge rates and floodplain evolution? *Journal of Archaeological Science*, 31(1), 109-120. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2003.07.002>
- Smith, D. N., & Whitehouse, N. (2005). Not seeing the trees for the woods: a palaeoentomological perspective on Holocene woodland composition. Dans : Smith, D. N., Brickley, M. B. & Smith, W. (dirs.), *Fertile Ground: Papers in Honour of Professor Susan Limbrey* (AEA Symposia No. 24, pp. 136-161). Oxford: Oxbow books.
- Smith, D. N., Cook, A., & Nufio, C. R. (2006). How physical characteristics of beetles affect their fossil preservation. *Palaios*, 21(3), 305-310. <https://doi.org/10.2110/palo.2004.p04-91>
- Smith, D., Whitehouse, N., Bunting, M. J., & Chapman, H. (2010). Can we characterize 'openness' in the Holocene palaeoenvironmental record? Modern analogue studies of insect faunas and pollen spectra from Dunham Massey deer park and Epping Forest, England. *The Holocene*, 20(2), 215-229. <https://doi.org/10.1177/0959683609350392>
- Smith, D., Nayyar, K., Schreve, D., Thomas, R., & Whitehouse, N. (2014). Can dung beetles from the palaeoecological and archaeological record indicate herd concentration and the identity of herbivores? *Quaternary international*, 341, 119-130. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.11.032>

- Smith, D., Hill, G., & Kenward, H. K. (2019). The development of late-Holocene farmed landscapes: Analysis of insect assemblages using a multi-period dataset. *The Holocene*, 29(1), 45-63. <https://doi.org/10.1177/0959683618804645>
- Sonneville, H., Jay-Robert, P., Perrin, W., & Fonderlick, J. (2017). *Synthèse des connaissances concernant les coléoptères coprophages sur le territoire du PNC Bilan synthétique 2017*, Parc national des Cévennes.
- Southwood, T. R. E. (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52(1), 3-18. <https://doi.org/10.2307/3565974>
- Speight, M.C.D. (1989). Saproxyllic invertebrates and their conservation. *Nature and Environment Series*, 42. Council of Europe, Strasbourg.
- Spence, J. R., et Niemelä, J. K. (1994). Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *The Canadian Entomologist*, 126(3), 881-894 p. <https://doi.org/10.4039/Ent126881-3>
- Stagno, A. M. (2016). Archaeology of Commons: a multidisciplinary approach to the reconstruction of multiple uses and conflicts on European uplands. Dans : *LAC 2014 proceedings*. 10.5463/lac.2014.21
- Stagno, A. M. (2019). Investigating rural change. Legal access rights and changing lifestyles in rural mountain communities (Ligurian Apennines, Italy, 16th-21st centuries). *World Archaeology*, 51(2), 311-327. <https://doi.org/10.1080/00438243.2019.1674066>
- Stankiewicz, B. A., Briggs, D. E. G., Evershed, R. P., Miller, R. F., & Bierstedt, A. (1998). The fate of chitin in Quaternary and Tertiary strata. Dans : Stankiewicz, B. A., & Van Bergen, P. F. (dirs.), *Nitrogen-containing macromolecules in the Bio- and Geosphere* (vol. 707, chapitre 12, pp. 211-224). 10.1021/bk-1998-0707.ch012
- Stark, S., Wardle, D. A., Ohtonen, R., Helle, T., & Yeates, G. W. (2000). The effect of reindeer grazing on decomposition, mineralization and soil biota in a dry oligotrophic Scots pine forest. *Oikos*, 90(2), 301-310. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900210.x>
- Stark, S., Männistö, M. K., Ganzert, L., Tirola, M., & Häggblom, M. M. (2015). Grazing intensity in subarctic tundra affects the temperature adaptation of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 84, 147-157. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.023>

- Tarrats, P., Heiri, O., Valero-Garcés, B., Cañedo-Argüelles, M., Prat, N., Rieradevall, M., & González-Sampériz, P. (2018). Chironomid-inferred Holocene temperature reconstruction in Basa de la Mora Lake (Central Pyrenees). *The Holocene*, 28(11), 1685-1696. <https://doi.org/10.1177/0959683618788662>
- Taylor, A. R., Lenoir, L., Vegerfors, B., & Persson, T. (2019). Ant and earthworm bioturbation in cold-temperate ecosystems. *Ecosystems*, 22, 981-994. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0317-2>
- Tessier, L., De Beaulieu, J.-L., Couteaux, M., Edouard, J.-L., Ponel, P., Rolando, C., Thinon, M., Thomas, A., & Tobolski, K. (1993). Holocene palaeoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alps - a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22(3), 244-254. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1993.tb00184.x>
- Touflan, P., & Talon, B., (2009). Spatial reliability of soil charcoal analysis: the case of subalpine forest soils. *Ecoscience*, 16(1), 23-27. <https://doi.org/10.2980/16-1-3177>
- Törnqvist, T. E., De Jong, A. F., Oosterbaan, W. A., & Van Der Borg, K. (1992). Accurate dating of organic deposits by AMS ¹⁴C measurement of macrofossils. *Radiocarbon*, 34(3), 566-577. [10.1017/S0033822200063840](https://doi.org/10.1017/S0033822200063840)
- Traniello, J. F. A. (1987). Comparative foraging ecology of north temperate ants: the role of worker size and cooperative foraging in prey selection. *Insectes Sociaux*, 34(2), 118-130. <https://doi.org/10.1007/BF02223830>
- Trautner, J., Fritze, M. A., & Geigenmüller, L. (2022). Grünglänzender Bartläufer (*Leistus nitidus*) Zu Lebensräumen und Phänologie der Art am nördlichen Arealrand, *Artenschutz und Biodiversität*, 3(2). <https://doi.org/10.55957/VZPF9537>
- Tripp, J. A., & Higham, T. F. G. (2010). Radiocarbon dating of chitin. Dans : Gupta, N. (dir.), *Chitin – Formation and diagenesis* (vol. 34, pp. 61-79). Springer Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9684-5_3
- Tripp, J. A., Higham, T. F. G., & Hedges, R. E. M. (2004). A pretreatment procedure for the AMS radiocarbon dating of sub-fossil insect remain *Radiocarbon*, 46(1), 147-154. <https://doi.org/10.1017/S0033822200039461>
- Trondman, A.-K., Gaillard, M.-J., Mazier, F., Sugita, S., Fyfe, R., Nielsen, A. B., Twiddle, C., Barratt, P., Birks, H. J. B., Bjune, A. E., Björkman, L., Broström, A.,

- Caseldine, C., David, R., Dodson, J., Dörfler, W., Fischer, E., Van Geel, B., Giesecke, T., Hultberg, T., Kalnina, L., Kangur, M., Van Der Knaap, P., Koff, T., Kuneš, P., Lagerås, P., Latalowa, M., Lechterbeck, J., Leroyer, C., Leydet, M., Lindbladh, M., Marquer, L., Mitchell, F. J. G., Odgaard, B. V., Peglar, S. M., Persson, T., Poska, A., Rösch, M., Seppä, H., Veski, S., & Wick, L. (2015). Pollen-based quantitative reconstructions of Holocene regional vegetation cover (plant-functional types and land-cover types) in Europe suitable for climate modelling. *Global change biology*, 21(2), 676-697. <https://doi.org/10.1111/gcb.12737>
- Tronquet, M. (dir.). (2014 – 2020). *Catalogue des Coléoptères de France*. Perpignan : Association Roussillonnaise d'Entomologie.
- Urban, J. (1999). *Strophosoma melanogrammum* Först.-a pest on young beech trees and on European mountain ash in the Zbavedbreveár region. *Journal of forest science*, 45(2), 64-80.
- Uhler, J., Redlich, S., Zhang, J., Hothorn, T., Tobisch, C., Ewald, J., Thorn, S., Seibold, S., Mitesser, O., Morinière, J., Bozicevic, V., Benjamin, C. S., Englmeier, J., Fricke, U., Ganuza, C., Haensel, M., Riebl, R., Rojas-Botero, S., Rummler, T., Uphus, L., Schmidt, S., Steffan-Dewenter, I., & Müller, J. (2021). Relationship of insect biomass and richness with land use along a climate gradient. *Nature communication*, 12. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26181-3>
- Vacchiano, G., Garbarino, M., Lingua, E., & Motta, R. (2016). Forest dynamics and disturbance regimes in the Italian Apennines. *Forest Ecology and Management*, 388, 57-66. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.033>
- Vadell, E., de-Miguel, S., & Pemán, J. (2016). Large-scale reforestation and afforestation policy in Spain: A historical review of its underlying ecological, socioeconomic and political dynamics. *Land use policy*, 55, 37-48. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.03.017>
- Vahder, S., & Irmeler, U. (2012). Effect of pure multi-species beech (*Fagus sylvatica*) stands on soil characteristics and earthworms in two northern German forests. *European journal of soil biology*, 51, 45-50. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2012.03.008>
- Vallauri, D., Grel, A., Granier, E., & Dupouey, J.-L. (2012). *Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles*. [Rapport Technique]. WWF. <https://hal.science/hal-01267936>

- Vanni re, B., Galop, D., Rendu, C., & Davasse, B. (2001). Feu et pratiques agropastorales dans les Pyr n es. *Environnement et anthropisation, Sud-Ouest Europ en*, 11, 29-42.
- Vanni re, B., Blarquez, O., Rius, D., Doyen, E., Br ucher, T., Colombaroli, D., Connor, S., Feurdean, A., Hickler, T., Kaltenrieder, P., Lemmen, C., Leys, B., Massa, C., & Olofsson, J. (2016). 7000-year human legacy of elevation-dependent European fire regimes. *Quaternary Science Reviews*, 132, 206-212. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.11.012>
- Vera, F. W. M. (2000). *Grazing ecology and forest history*, CABI Publishing.
- Vescovi, E., Ammann, B., Ravazzi, C., & Tinner, W. (2010). A new Late-glacial and Holocene record of vegetation and fire history from Lago del Greppo, northern Apennines, Italy. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19, 219-233. [10.1007/s00334-010-0243-5](https://doi.org/10.1007/s00334-010-0243-5)
- Vesnic, A., Tro i c-Borovac, S., & Tomanovi c,  . (2017). Diversity and nesting preferences of *Camponotus lateralis* group species on Western Balkan Peninsula (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Entomological Research Society*, 19(2), 73-82.
- Walker, M. J. C., Bryant, C., Coope, G. R., Harkness, D. D., Lowe, J. J., & Scott, E. M. (2001). Towards a radiocarbon chronology of the Late-Glacial: sample selection strategies. *Radiocarbon*, 43(2B), 1007-1019. <https://doi.org/10.1017/S0033822200041679>
- Walsh, K., Court-Picon, M., de Beaulieu, J. L., Guiter, F., Mocci, F., Richer, S., Sinet, R., Talon, B., & Tzortzis, S. (2014). A historical ecology of the Ecrins (Southern French Alps): Archaeology and palaeoecology of the Mesolithic to the Medieval period. *Quaternary International*, 353, 52-73. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.08.060>
- Werner, S. M., & Raffa, K. F. (2000). Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *Forest Ecology and Management*, 139(1-3), 135-155. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00341-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00341-2)
- Whitehouse, N. J. (2006). The Holocene British and Irish ancient forest fossil beetle fauna: implications for forest history, biodiversity and faunal colonisation.

Quaternary Science Reviews, 25(15-16), 1755-1789.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.01.010>

Whitehouse, N. J. (2007). The study of fossil insect remains in environmental and archaeological investigations: an Irish perspective. Dans : Murphy, E. M., & Whitehouse, N. J. (dirs.), *Environmental Archaeology in Ireland* (pp. 136-163), Oxbow Books.

Whitehouse, N. J., & Smith, D. N. (2004). 'Islands' in Holocene forests: implications for forest openness, landscape clearance and 'culture-steppe' species. *Environmental Archaeology*, 9(2), 199-208. <https://doi.org/10.1179/env.2004.9.2.199>

Whitehouse, N. J., & Smith, D. N. (2010). How fragmented was the British Holocene wildwood? Perspectives on the "Vera" grazing debate from the fossil beetle record. *Quaternary Science Reviews*, 29(3-4), 539-553. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.10.010>

Whitehouse, N. J., Langdon, P. G., Bustin, R., & Galsworthy, S. (2008). Fossil insects and ecosystem dynamics in wetlands: implications for biodiversity and conservation. *Biodiversity and conservation*, 17, 2055-2078. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9411-7>

Wohlfarth, B., Skog, G., Possnert, G., & Holmquist, B. (1998). Pitfalls in the AMS radiocarbon-dating of terrestrial macrofossils. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 13(2), 137-145. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1417\(199803/04\)13:2<137::AID-JQS352>3.0.CO;2-6](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1417(199803/04)13:2<137::AID-JQS352>3.0.CO;2-6)

Yélamos, T. (1986). Els Histeridae (Col.) de l'alta muntanya catalana. *Sessió Conjunta d'Entomologia*, 113-117.

Yunakov, N., Nazarenko, V., Filimonov, R., & Volovnik, S. (2018). A survey of the weevils of Ukraine (Coleoptera: Curculionoidea). *Zootaxa*, 4404(1). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4404.1.1>

Zinovjev, E. V. (2006). Problems of ecological interpretation of Quaternary insect faunas from the central part of Northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 25(15-16), 1821-1840. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.01.017>

Annexes

Tableaux

Prélèvements sols

Tableau 58 : Poids des échantillons prélevés dans les US et niveaux de sols, avec le poids humide ou sec. N. M. = valeur non mesurée (les fosses ayant été traitées selon la méthode pédoanthracologique) et N.C. = valeur non calculée (les fosses n'ayant servi qu'à l'identification des sclérites d'insectes)

Fosse	Niveau	Poids humide (g)	Poids sec (g)
ARGF1	US0	Données précises non transmises	
	US1	Données précises non transmises	
	US3	Données précises non transmises	
	US4	Données précises non transmises	
ARGF2	US1	6500	N.C.
	US2	7780	N.C.
	US4	4720	N.C.
ARGF3	Niveau I	N.M.	3501
	Niveau II	N.M.	4288
	Niveau III	N.M.	5003
	Niveau IV	N.M.	3960
	Niveau V	N.M.	7038
BARF1	Niveau I	2610	2399
	Niveau II	4348	4068
	Niveau III	4420	4211
	Niveau IV	3862	3754
BARF2	Niveau I	1847	1797
	Niveau II	4484	4423
	Niveau III	4504	4460
	Niveau IV	2956	2885
BOIF1	Niveau I	1381	1047
	Niveau II	2221	2130
	Niveau III	2572	2284
	Niveau IV	3080	2688
BOIF2	Niveau I	756	694
	Niveau II	2390	2324
	Niveau III	2466	2420
	Niveau IV	3946	3932
	Niveau V	3779	3769
BURF1	Niveau I	349	109
	Niveau II	2100	982
	Niveau III	4757	4278
	Niveau IV	5612	4025
	Niveau V-1	5346	4320
	Niveau V-2	5541	4631
BURF2	Niveau I	3168	3107
	Niveau II	3643	3603
	Niveau III	3815	3703
	Niveau IV	4634	4571
BERF1	Niveau I	N.M.	3013
	Niveau II	N.M.	4314
	Niveau III	N.M.	3143
	Niveau IV	N.M.	3530
	Niveau V	N.M.	4629
	Niveau VI	N.M.	3669
	Niveau VII	N.M.	4933
	Niveau VIII	N.M.	3900
	Niveau IX	N.M.	3005
BERF2	Niveau I	N.M.	4003
	Niveau II	N.M.	6180
	Niveau III	N.M.	6343
	Niveau IV	N.M.	6095

	Niveau V	N.M.	5594
	Niveau VI	N.M.	6873
BERF3	Niveau I	N.M.	5741
	Niveau II	N.M.	4772
	Niveau III	N.M.	4917
	Niveau IV	N.M.	6983
	Niveau V	N.M.	7441
	Niveau VII	N.M.	5317
	Niveau VIII	N.M.	3647
	Niveau IX	N.M.	4732
GERF1	Niveau I	4713	N.C.
	Niveau II	5414	N.C.
	Niveau III	5329	N.C.
LACF1	Niveau I	Données précises non transmises	
	Niveau II	Données précises non transmises	
	Niveau III	Données précises non transmises	
	Niveau IV	Données précises non transmises	
	Niveau V	Données précises non transmises	
LACF2	Niveau I	Données précises non transmises	
	Niveau II	Données précises non transmises	
	Niveau III	Données précises non transmises	
	Niveau IV	Données précises non transmises	
MAGF1	Niveau I	3642	N.C.
	Niveau II	3940	N.C.
	Niveau III	1416	N.C.
MALF1	Niveau I	N.M.	2649
	Niveau II	N.M.	3591
	Niveau III	N.M.	4474
	Niveau IV	N.M.	3681
	Niveau V	N.M.	3644
	Niveau VI	N.M.	3599
	Niveau VII	N.M.	3104
	Niveau VIII	N.M.	2402
MONF1	Niveau I	4509	N.C.
	Niveau II	4573	N.C.
	Niveau III	4535	N.C.
PIAF1	Niveau I	N.M.	3598
	Niveau II	N.M.	4403
	Niveau III	N.M.	4596
	Niveau IV	N.M.	4786
	Niveau V	N.M.	4450
	Niveau VI	N.M.	3818
	Niveau VII	N.M.	4046
	Niveau VIII	N.M.	3983

Datations radiocarbone

Tableau 59 : Datations radiocarbone des insectes à 95.4 % de probabilité

Code labo	ID	Niveau/US	Fosse	Car R_date (BP)	95.4 %
Poz-160729	<i>Carabus convexus</i>	US 3	ARGF1	110±30	1682AD (25.7%) 1738AD 1754AD (1.1%) 1762AD 1801AD (68.6%) 1938AD
Poz-146896	<i>Pterostichus pumilio</i>	Niv II	BARF1	113.99±0.51	1692AD (23.8%) 1726AD 1810AD (58.9%) 1896AD 1901AD (12.7%) 1918AD
Poz-146894	Elateridae indéter.	Niv II	BOIF1	126.07±0.38	1689AD (8.8%) 1702AD 1720AD (6.9%) 1730AD 1806AD (6.0%) 1817AD 1832AD (61.2%) 1890AD 1906AD (12.6%) 1924AD
Poz-146895	Curculionidae indéter.	Niv II	BOIF1	106.55±0.31	1695AD (31.5%) 1724AD 1810AD (30.0%) 1855AD 1876AD (34.0%) 1917AD
Poz-157251	<i>Otiorhynchus</i> sp.	Niv III	BOIF1	315±35	1480AD (95.4%) 1648AD
Poz-157095	<i>Pterostichus pumilio</i>	Niv IV	BOIF2	101.51±1.43	1696AD (33.1%) 1724AD 1812AD (29.8%) 1836AD 1880AD (32.5%) 1911AD
Poz-157263	<i>Pterostichus pumilio</i>	Niv V	BOIF2	100.61±1.74	1696AD (33.0%) 1724AD 1812AD (30.1%) 1836AD 1880AD (32.4%) 1910AD
Poz-146849	Curculionidae indéter.	Niv II	BURF1	115.42±0.32	1692AD (22.7%) 1728AD 1810AD (59.9%) 1896AD 1901AD (12.8%) 1919AD
Poz-146847	Curculionidae indéter.	Niv III	BURF1	103.34±0.35	1696AD (32.8%) 1724AD 1810AD (29.3%) 1839AD 1877AD (33.4%) 1915AD
Poz-146848	<i>Pterostichus pumilio</i>	Niv III	BURF1	335±30	1475AD (95.4%) 1640AD
Poz-157258	<i>Harpalus</i> sp.	Niv V	BURF1	130.27±3.5	1686AD (10.0%) 1700AD 1720AD (7.6%) 1731AD 1806AD (6.9%) 1815AD 1832AD (57.0%) 1888AD 1907AD (14.0%) 1926AD
Poz-157247	<i>Pterostichus amoenus</i>	Niv III	BURF2	104.88±2.91	1695AD (31.7%) 1724AD 1810AD (30.0%) 1854AD 1876AD (33.7%) 1916AD
Beta-745476	Groupement de sclérites	Niv III	BURF1	360±30	1456AD (45.5%) 1529AD 1540AD (50.0%) 1635AD

Analyses du corpus ancien

Tableau 60 : Répartition des états de fragmentation, par niveaux, des sclérites identifiés

		Ensemble		Sclérite		
		Complet	Intact	Peu fragmentaire	Fragmentaire	Très fragmentaire
ARGF1	US0		15	1	3	9
	US1		48	8	12	20
	US3		37	9	7	18
	US4		7	2	2	3
ARGF2	US1		10	1	1	1
	US2		6	3		
	US4		16	1	2	1
ARGF3	Niveau I	1	19	1	3	33
	Niveau II		78	17	7	57
	Niveau III		3		2	5
	Niveau IV					1
	Niveau V		1			1
BARF1	Niveau I	1	9	1	1	3
	Niveau II		3	2		
	Niveau III		1			
BARF2	Niveau I		39	7		25
	Niveau II		14	4		8
	Niveau III			1		
	Niveau IV		1			1
BERF1	Niveau I		29	3	4	15
	Niveau II		2		8	
	Niveau IV	1				
BERF2	Niveau I	1	32	11	1	8
	Niveau II			1		
BERF3	Niveau I		14	3	2	6
	Niveau V				1	
BOIF1	Niveau I	1	18	8	2	11
	Niveau II		13	3	2	17
BOIF2	Niveau I	2	36	12	1	5
	Niveau II		18	8	7	12
	Niveau III		5	4		9
	Niveau IV		9	4	6	10
	Niveau V		2			1
BURF1	Niveau I		9	2	4	6
	Niveau II		27	6		23
	Niveau III		60	7	7	31
	Niveau IV		4	1	1	1
	Niveau V			1		
BURF2	Niveau I		32	7	6	24
	Niveau II		7	1	3	16
	Niveau III		5	4		7
	Niveau IV		4			1
GERF1	Niveau I		7	1		7
LACF1	Niveau I	1	75	7	5	11
	Niveau II	2	12		4	3
	Niveau III		3	1		5
	Niveau V			1		
LACF2	Niveau I		63	12	14	38
	Niveau II		11	4	1	
MAGF1	Niveau I		2	1		2
	Niveau III		1			
MALF1	Niveau I		58	9		
	Niveau II		2	2	2	4
	Niveau III	1				

	Ensemble		Sclérite		
	Complet	Intact	Peu fragmentaire	Fragmentaire	Très fragmentaire
	Niveau VI		1		2
MONF1	Niveau I	2	12	1	9
PIAF1	Niveau I	1	4		
	Niveau II		5	1	
	Niveau III			1	
	Niveau V				2
	Niveau VIII		2		

Tableau 61 : Tableau montrant le nombre de sclérites par fosses (en comptant les indéterminés) associé au NMI (sur taxon déterminé), stade de DPM et DPM moyen (taxons déterminés et indéterminés), tout niveau confondu

Fosses	Nombre de reste	NMI	S0	S1	S2	S3	DPM moyen
BARF1	23	15	2	18	3	0	1
BARF2	155	34	6	125	23	1	1,12
BOIF1	107	37	2	62	30	13	1,5
BOIF2	231	75	0	127	54	50	1,6
BURF1	386	89	2	173	148	63	1,7
BURF2	234	52	4	156	43	31	1,43
BERF2	62	35	1	40	19	2	1,35
BERF3	33	15	0	24	8	1	1,3
LACF1	156	74	2	121	27	6	1,23
LACF2	183	77	4	145	25	9	1,21
GERF1	27	4	0	21	5	1	1,18
MAGF1	9	5	1	6	2	0	1,11
MONF1	41	15	2	34	5	0	1,07
ARGF3	288	69	4	158	100	26	1,51
BERF1	132	28	1	63	68	0	1,5
MALF1	90	19	1	44	40	5	1,54
PIAF1	28	11	2	22	4	0	1,07
ARGF1	275	136	2	160	105	0	1,4
ARGF2	73	26	0	66	7	0	1,09

Tableau 62 : Tableau montrant la répartition des stades de dégradation des sclérites en fonction de la fosse et du groupe taxonomique (famille), associé au DPM moyen

Fosses	Groupes taxonomique	S0	S1	S2	S3	DPM Moyen	
BARF1	Carabidae	1	5	1		1	
	Staphylinidae		1			1	
	Cerambycidae		1			1	
	Elateridae			1		1	
	Curculionidae			5	1	1,16	
	Formicidae	1		2		0,66	
	Diptera				1	2	
BARF2	Carabidae		8	2		1	
	Elateridae	4				0	
	Trogossitidae		1			1	
	Curculionidae	2	72	2	1	1	
	Apocrita		1			1	
	Diptera		7			1	
BOIF1	Carabidae	1	13		2	1,18	
	Staphylinidae		1			1	
	Scarabaeidae		2			1	
	Elateridae		1	1		1,5	
	Tenebrionidae		1			1	
	Curculionidae			27	12	9	1,62
	Formicidae			1			1
	Diptera	1		1			0,5
BOIF2	Carabidae		33	4	14	1,62	
	Staphylinidae		1	1		1,5	
	Chrysomelidae		2			1	

Fosses	Groupes taxonomique	S0	S1	S2	S3	DPM Moyen	
BOIF2 (suite)	Erotylidae		4			1	
	Latriidae				1	3	
	Geotrupidae		11			1	
	Scarabaeidae		6			1	
	Aphodiidae				3	3	
	Curculionidae			20	32	13	1,89
	Formicidae			1			1
	Diptera		3			1	
BURF1	Carabidae		45	56	14	1,73	
	Staphylinidae		4			1	
	Scarabaeidae		1			1	
	Apionidae				1	3	
	Curculionidae	2	44	3	15	1,48	
	Formicidae		1			1	
BURF2	Carabidae	1	17	2	4	1,37	
	Staphylinidae		4			1	
	Chrysomelidae		2			1	
	Elateridae		1			1	
	Aphodiidae		1			1	
	Apionidae		4			1	
	Curculionidae	3	48	21	5	1,36	
	Diptera		3			1	
BERF2	Carabidae		18	8	1	1,37	
	Staphylinidae		1			1	
	Aphodiidae			1		2	
	Geotrupidae		1			1	
	Apionidae		1	1		1,5	
	Curculionidae		9	8	1	1,55	
	Diptera	1	1			0,5	
BERF3	Carabidae		5	2		1,28	
	Staphylinidae		3			1	
	Apionidae			1		2	
	Curculionidae		11	2	1	1,28	
	Formicidae		1			1	
	Diptera		1			1	
LACF1	Carabidae		13	2		1,13	
	Histeridae		1			1	
	Geotrupidae		5			1	
	Curculionidae	1	99	2	4	1,08	
	Formicidae	1	1			0,5	
LACF2	Carabidae		4	1		1,2	
	Staphylinidae		3			1	
	Geotrupidae		1			1	
	Elateridae	3				0	
	Ptinidae		1			1	
	Tenebrionidae		5			1	
	Chrysomelidae		2			1	
	Apionidae		2			1	
	Curculionidae		73	17		1,18	
	Formicidae	1	2			0,66	
		Curculionidae		9	5	1	1,46
MAGF1	Carabidae		1	2		1,6	
	Curculionidae	1		2		1,33	
	Formicidae		1			1	
MONF1	Carabidae		1			1	
	Histeridae		1			1	
	Staphylinidae		2			1	
	Apionidae			1		2	
	Curculionidae	2	13	1		0,93	
	Diptera			3		2	
ARGF3	Carabidae		61	14	3	1,25	
	Silphidae		1	1		1,5	
	Staphylinidae		3			1	
	Geotrupidae		1			1	
	Aphodiidae		24	30	8	1,74	
	Elateridae		2	1		1,33	
	Tenebrionidae				1	3	
	Cerambycidae		1			1	
	Curculionidae	4	38	11	5	1,29	
	Formicidae		3			1	
BERF1	Carabidae		23	7		1,23	

Fosses	Groupes taxonomique	S0	S1	S2	S3	DPM Moyen
BERF1 (suite)	Staphylinidae		2	1		1,33
	Aphodiidae		5	2		1,28
	Geotrupidae		1			1
	Scarabaeidae		7	1		1,12
	Curculionidae		2	3		1,6
	Diptera			3	2	
MALF1	Formicidae	1	3			0,75
	Cerambycidae		1			1
	Chrysomelidae		1			1
	Apionidae			1		2
	Curculionidae		42	32	3	1,49
PIAF1	Diptera			1		2
	Carabidae		6	1		1,14
	Chrysomelidae		1			1
	Phorocidae			2		2
	Rhyparohromidae	1				0
ARGF1	Apocrita		3			1
	Formicidae	1	1			0,5
	Carabidae		14	23		1,62
	Histeridae		1			1
	Staphylinidae		1			1
	Lucanidae		3			1
	Geotrupidae		3			1
	Aphodiidae		7			1
	Scarabaeidae		6			1
	Tenebrionidae		3			1
	Chrysomelidae		2			1
	Curculionidae		13	31		1,70
	Diptera		4	1		1,20
	Formicidae	2	55	17		1,20
ARGF2	Carabidae		8			1
	Staphylinidae		1			1
	Aphodiidae			1		2
	Scarabaeidae		1			1
	Curculionidae	1	16	4	3	1,37
	Formicidae		7	1		1,12

Figures

Occupation actuelle des sols

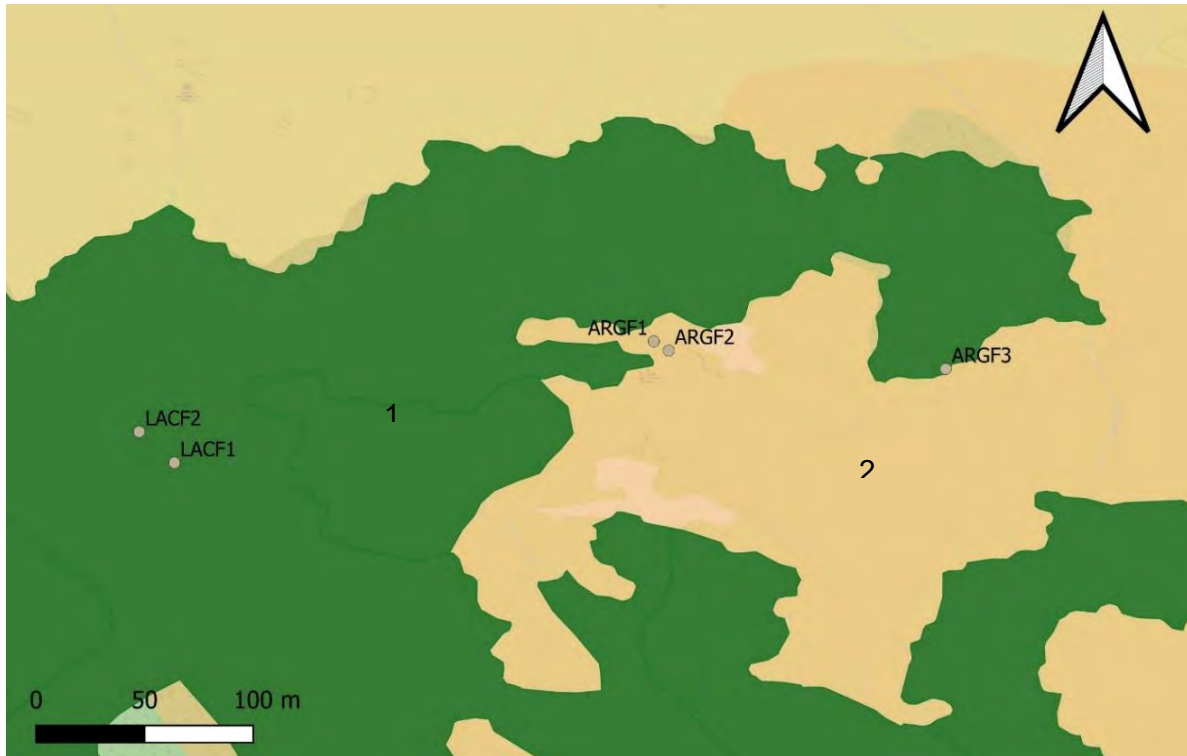


Figure 66 : Occupation actuelle du sol sur le bassin des Argentières-Lacore (en 2025). Avec (1) zones boisées, (2) zone à vocation pastorale (RPG). Source : ogc.geo-ide.e2.rie.gouv.fr. Modification sur Qgis, © Parrilla

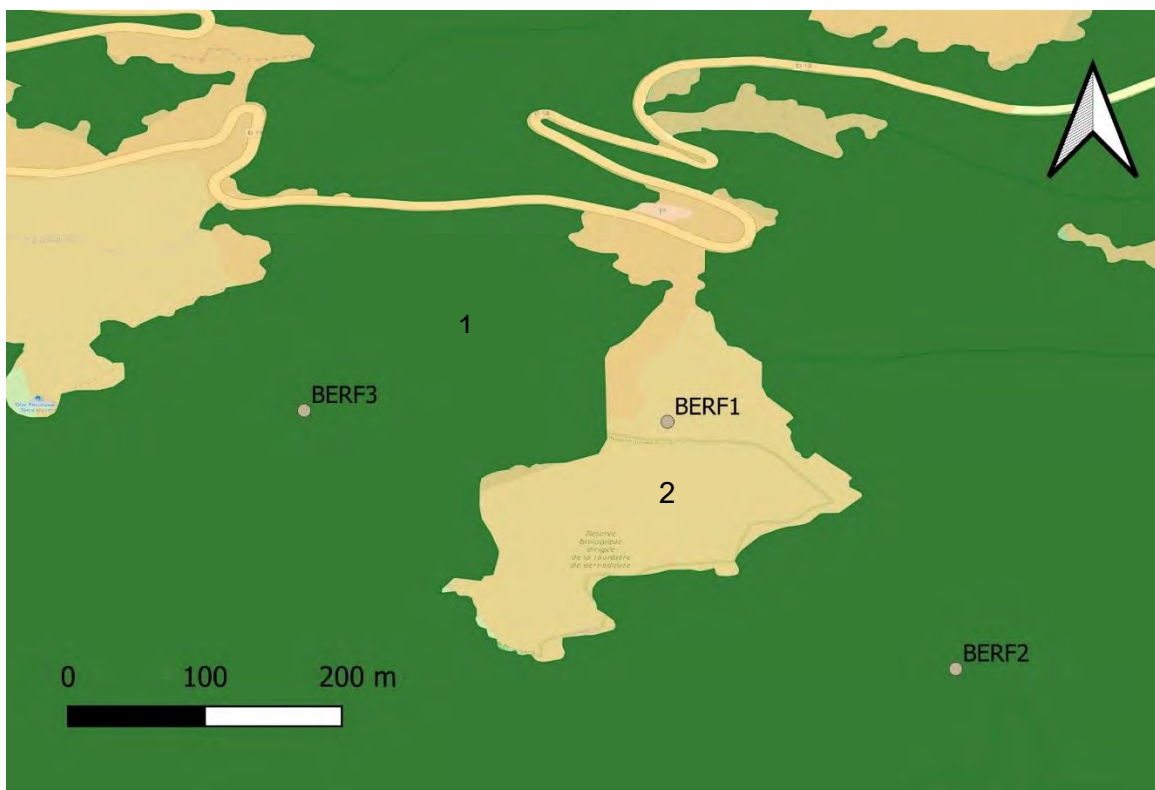


Figure 67 : Occupation actuelle du sol sur le site de Bernadouze (en 2025). Avec (1) zones boisées, (2) zone à vocation pastorale (RPG). Source : ogc.geo-ide.e2.rie.gouv.fr. Modification sur Qgis, © Parrilla

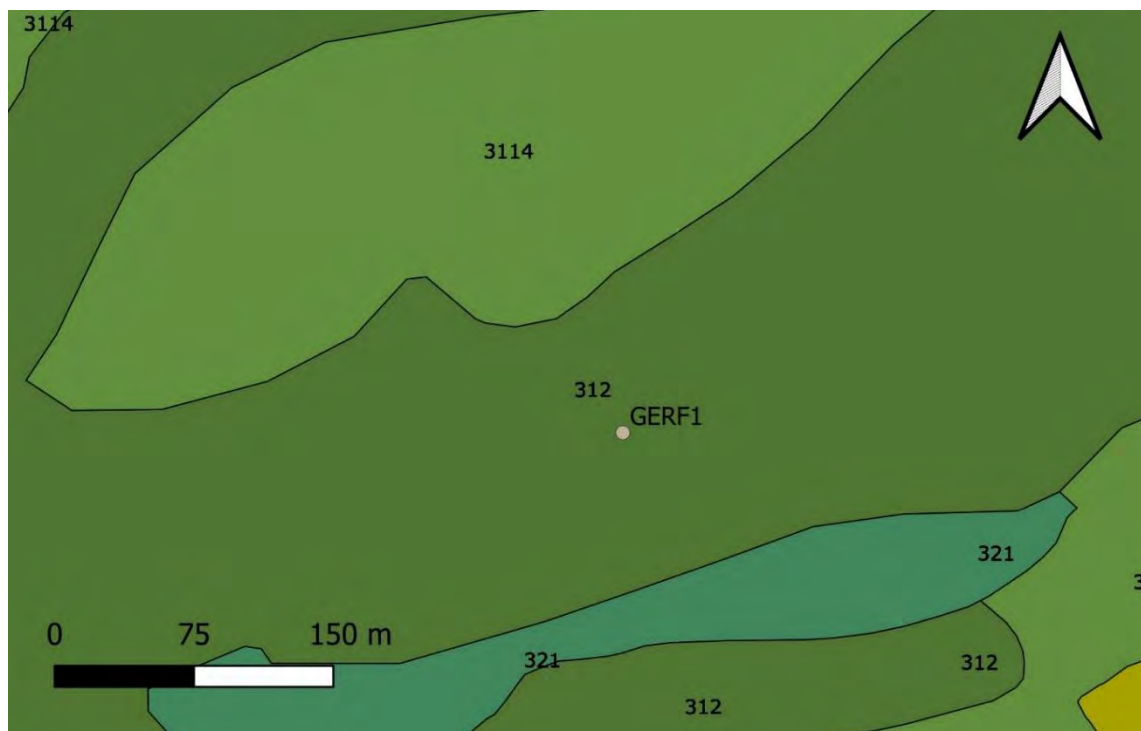


Figure 68 : Occupation actuelle du sol dans la forêt de Gerbonte (en 2025). Avec ; bois de conifère (312), bois à dominance de hêtre (3114) et aires de pâturage naturel et formations prairiales d'altitude (321). Source : Geoportale.regione.liguria. Modification sur Qgis, © Parrilla

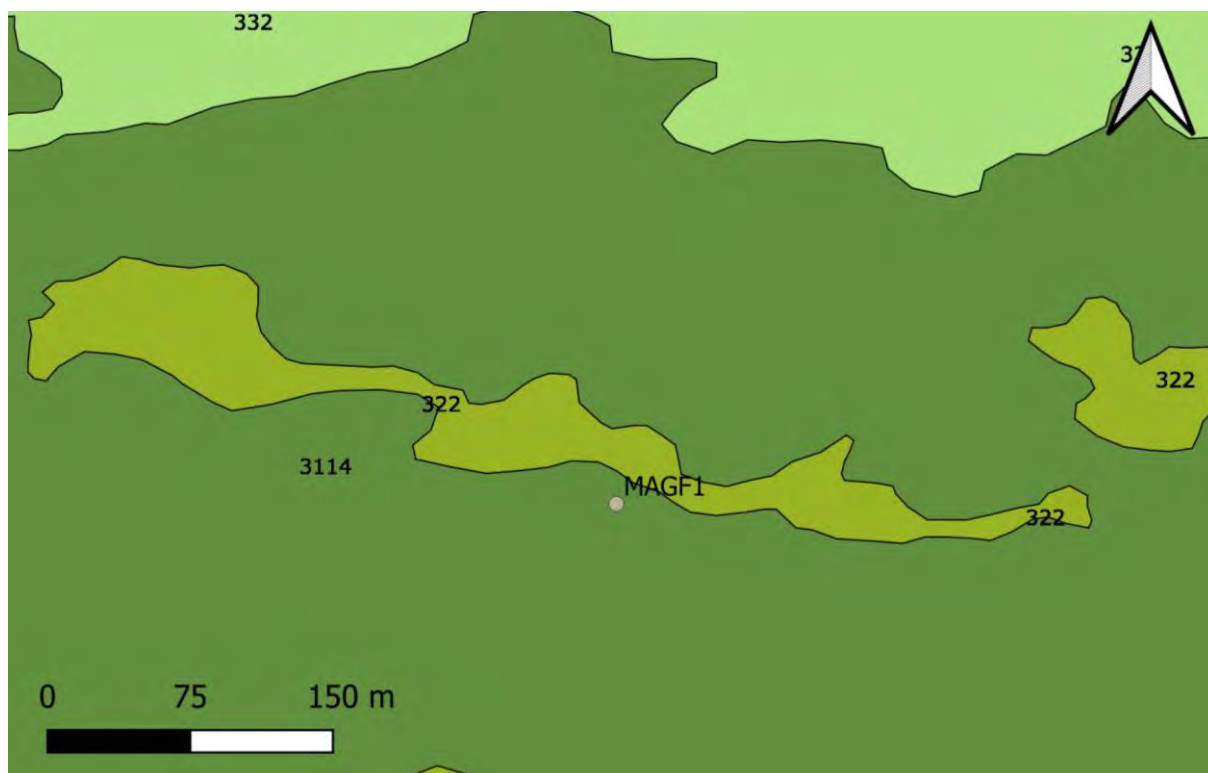


Figure 69 : Occupation actuelle du sol de la forêt de Maggiorasca (en 2025). Avec ; landes et formations arbustives (322), bois à dominance de hêtre (3114) et affleurements rocheux, falaises, escarpements et zones de roches nues (332). Source : Geoportale.regione.liguria. Modification sur Qgis, © Parrilla

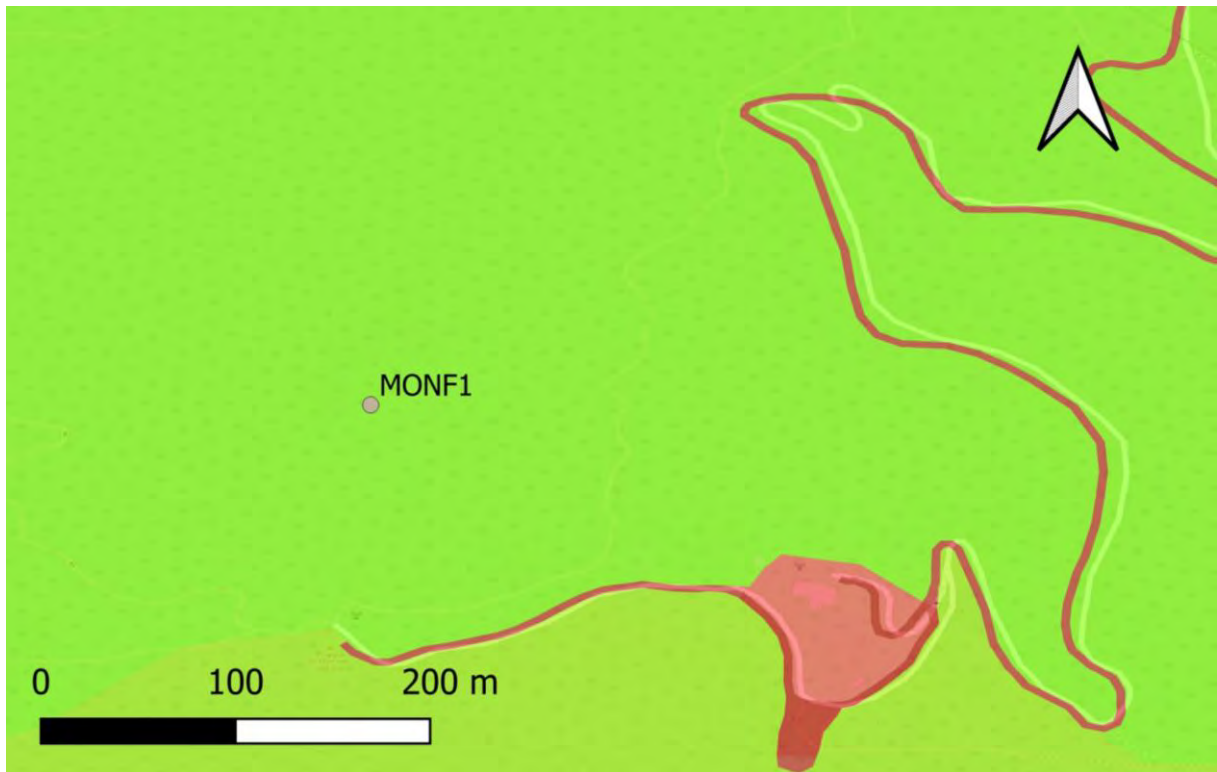


Figure 70 : Occupation du sol dans la forêt de Montieri (en 2019). Avec (1) : forêt de feuillus et (2) : végétation forestière et arbustive en évolution. Source : GEOscopio WMS (Regione Toscana). Modification sur Qgis, © Parrilla

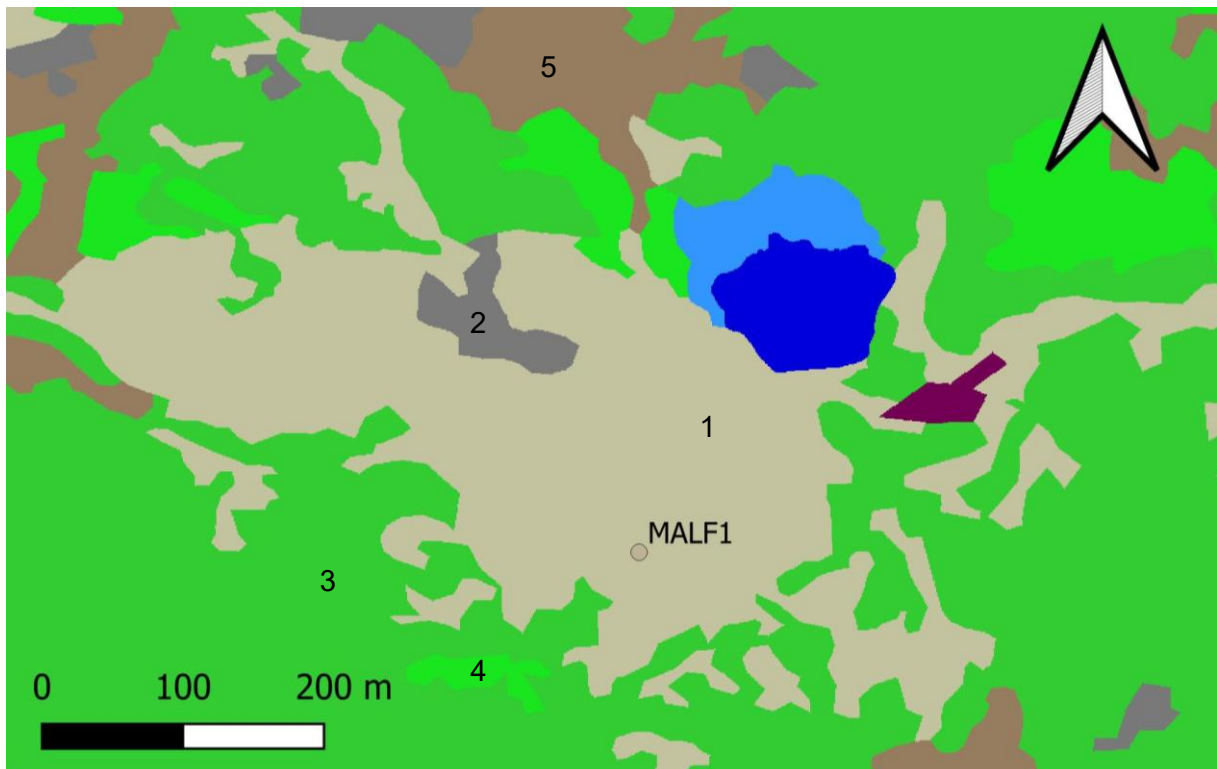


Figure 71 : Occupation du sol autour de la fosse MALF1 (en 2019). Avec (1) : prairies et herbes hautes, (2) : éboulis rocheux et névés, (3) : forêts denses de conifères, (4) : forêts claires de conifères, (5) : maquis. Source : Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya. Modification sur Qgis, © Parrilla

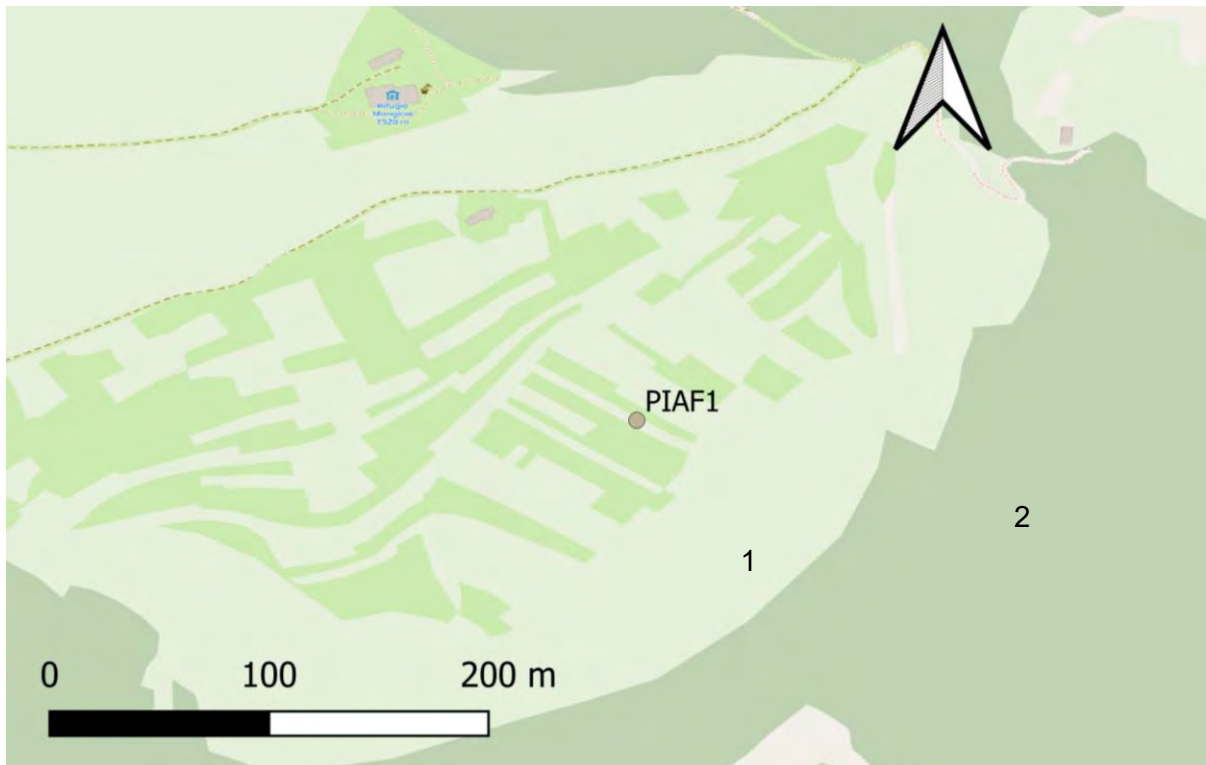


Figure 72 : Occupation du sol au niveau de la fosse PIAF1 (en 2019). Avec (1) : pâturage ou terrain en friche, (2) : bois. Source : geomap.reteunitaria.piemonte.it. Modification sur Qgis, © Parrilla

Occupation passée des sols



Figure 73 : Carte ancienne de la zone de S. Stefano d'Aveto (MAGF1), (Carte Europe du XIXe). En rouge la zone où est implantée la fosse MAGF1, avec la mention G° correspondant à « *gerbido* » selon Cevasco (2007). © Arcanum Maps

Données paléoécologiques (charbons et pollens)

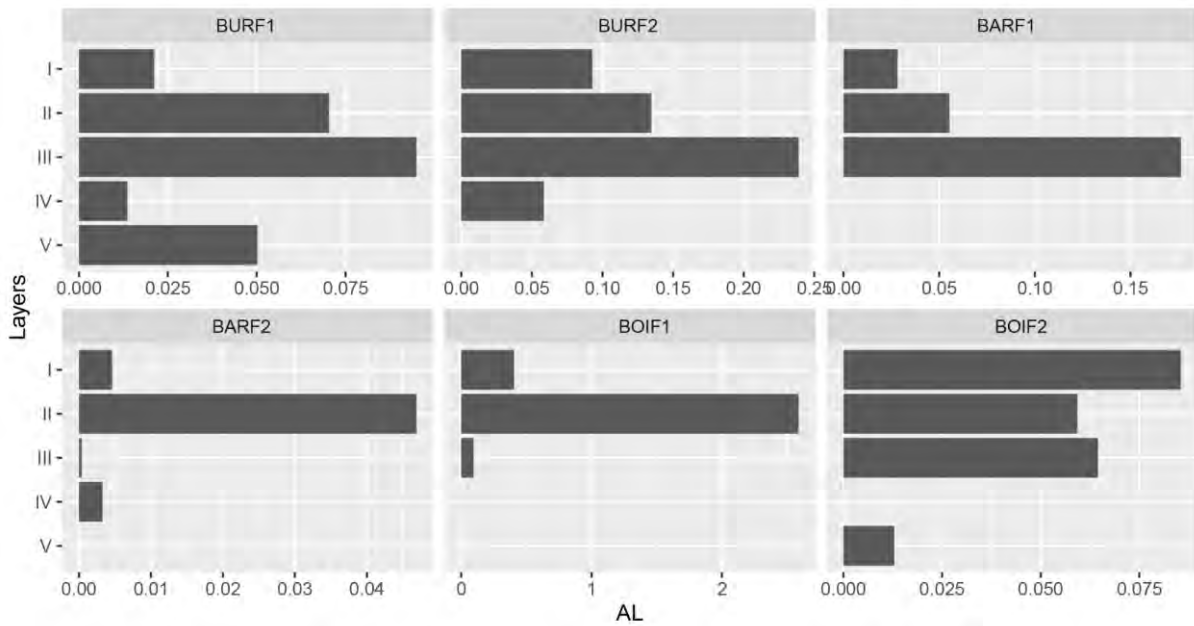


Figure 74 : Répartition des anthracomasses, par niveau dans les fosses des vieilles forêts Pyrénéennes. © Saulnier

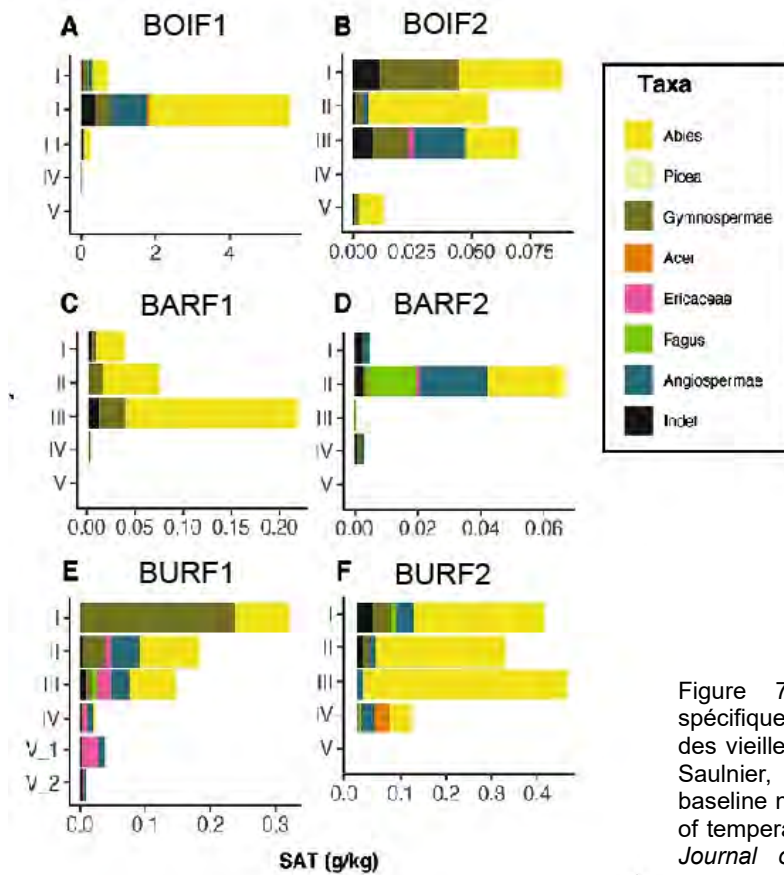


Figure 75 : Répartition des anthracomasses spécifiques par niveau et par taxon, dans les fosses des vieilles forêts des Pyrénées © Py-Saragaglia, V., Saulnier, M., et al. (2025). The beech-fir forest, the baseline natural forest ecosystem in the montane belt of temperate Europe: questioning an ecological myth. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 64, 105133, modifications : Parrilla

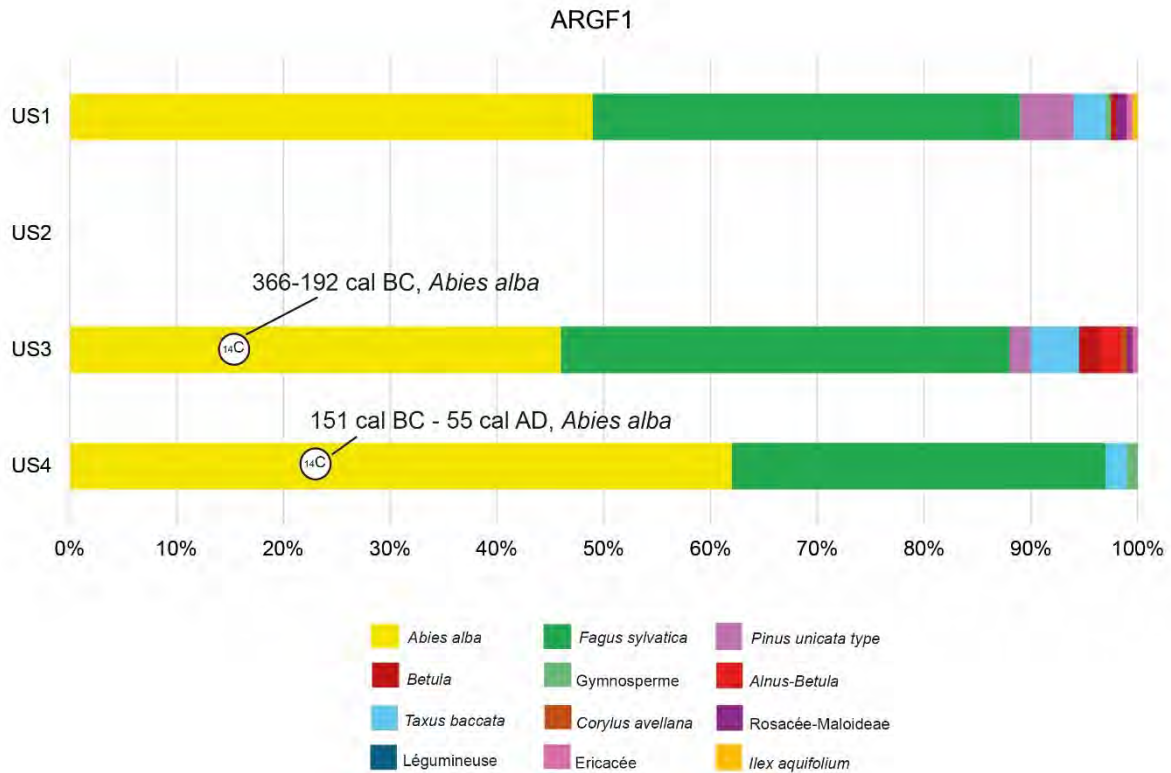


Figure 78 : Spectre anthracologique, exprimé en %, de ARGF1, d'après © Py-Saragaglia *et al.*, (2017). Late Holocene history of woodland dynamics and wood use in an ancient mining area of the Pyrenees (Ariège, France). *Quaternary International*, 458, 141-157. Modifications : Parrilla

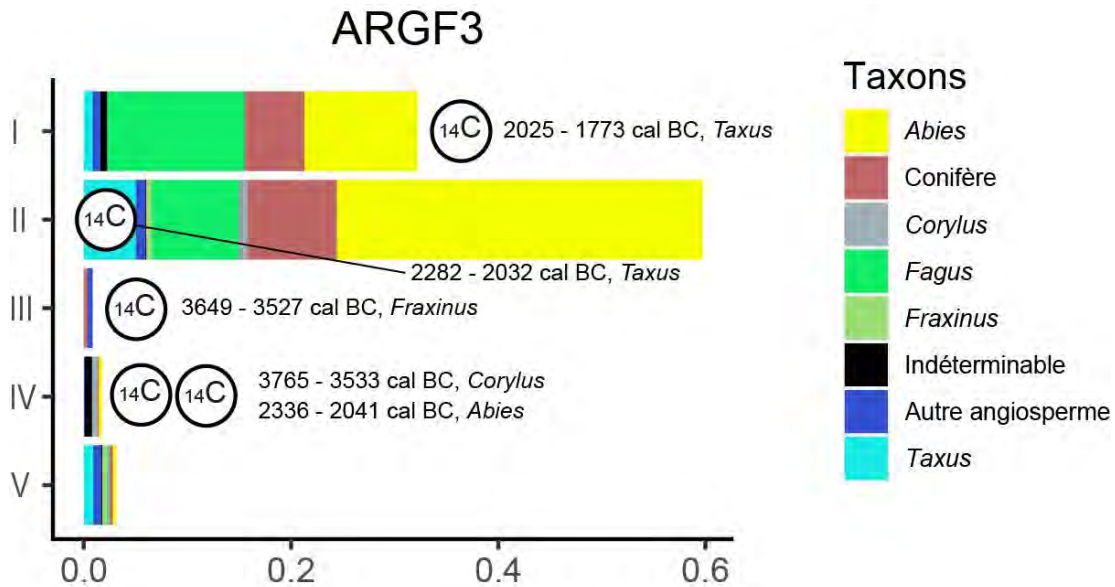


Figure 77 : Anthracomasses spécifiques par niveaux de la fosse ARGF3. © Mavrides (2023) et Saulnier *et al.* (en préparation), modifications : Parrilla

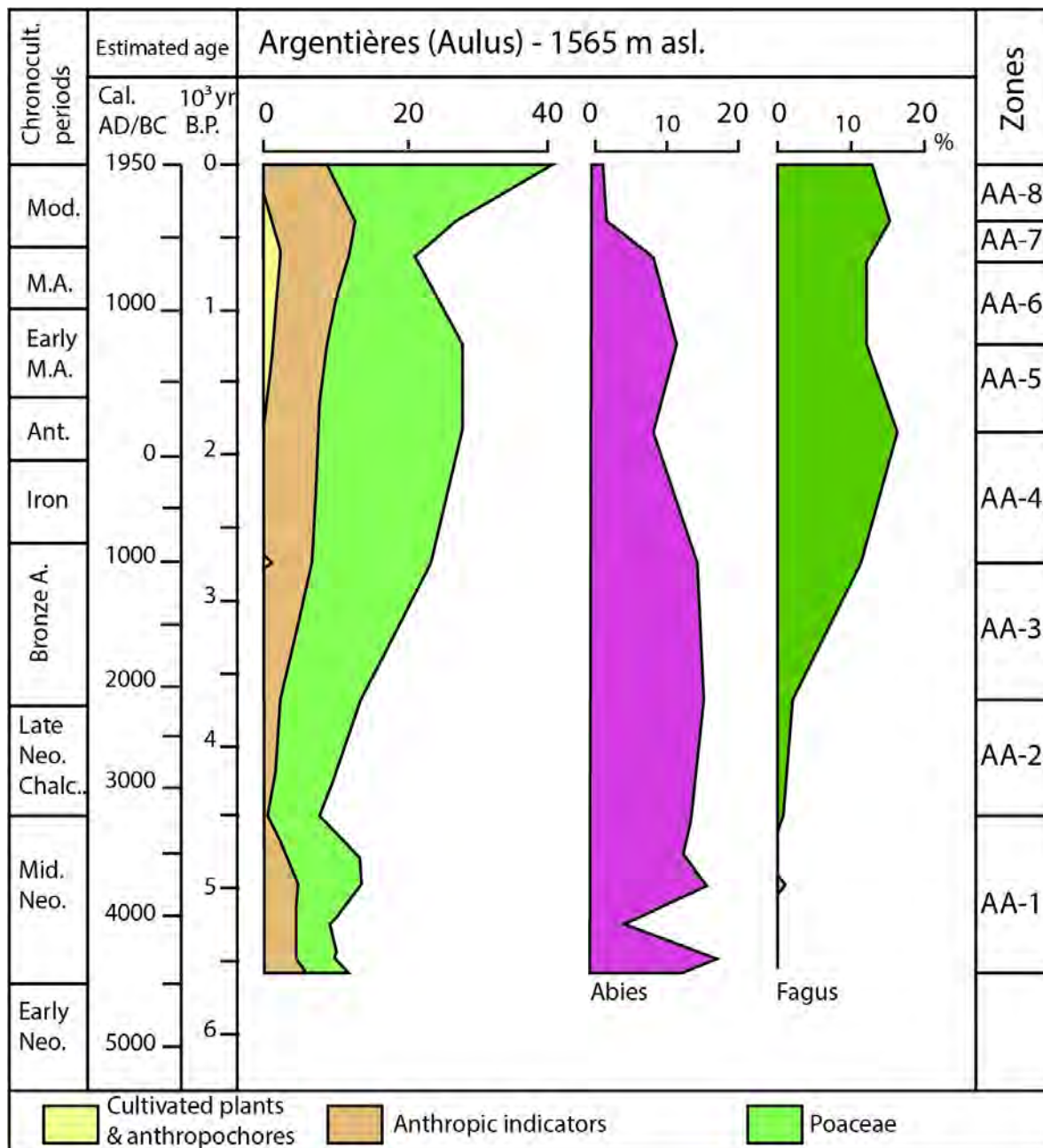


Figure 79 : Diagramme palynologique de l'étang de Labant, aux Argentières-Lacore, simplification de l'étude de D. Galop, © Py-Saragaglia

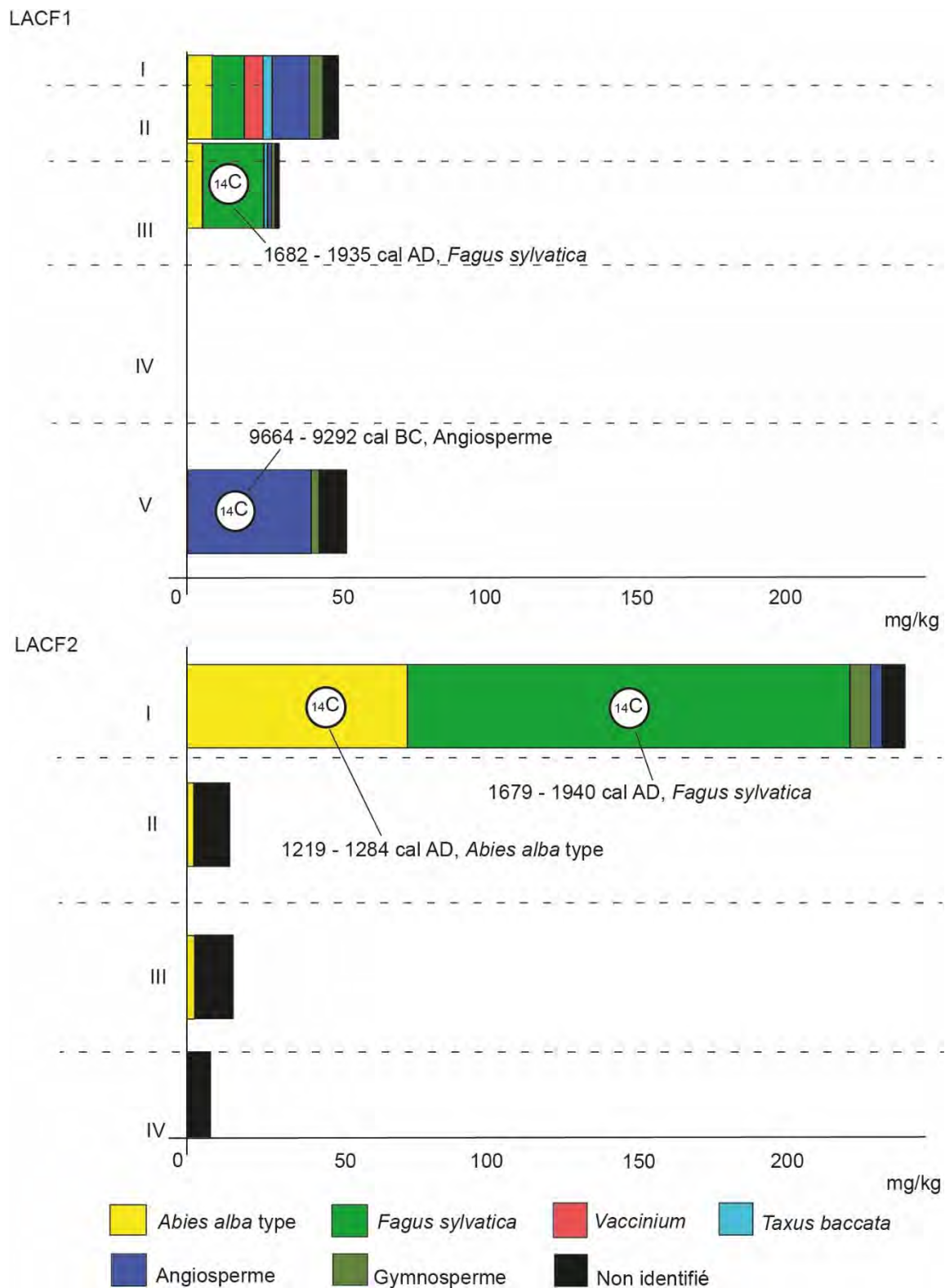


Figure 80 : Anthracomasses spécifiques des fosses LACF1 et LACF2, d'après © Py-Saragaglia *et al.*, (2017). Late Holocene history of woodland dynamics and wood use in an ancient mining area of the Pyrenees (Ariège, France). *Quaternary International*, 458, 141-157. Modifications : Parrilla

Planches

Carabidae issus des piégeages

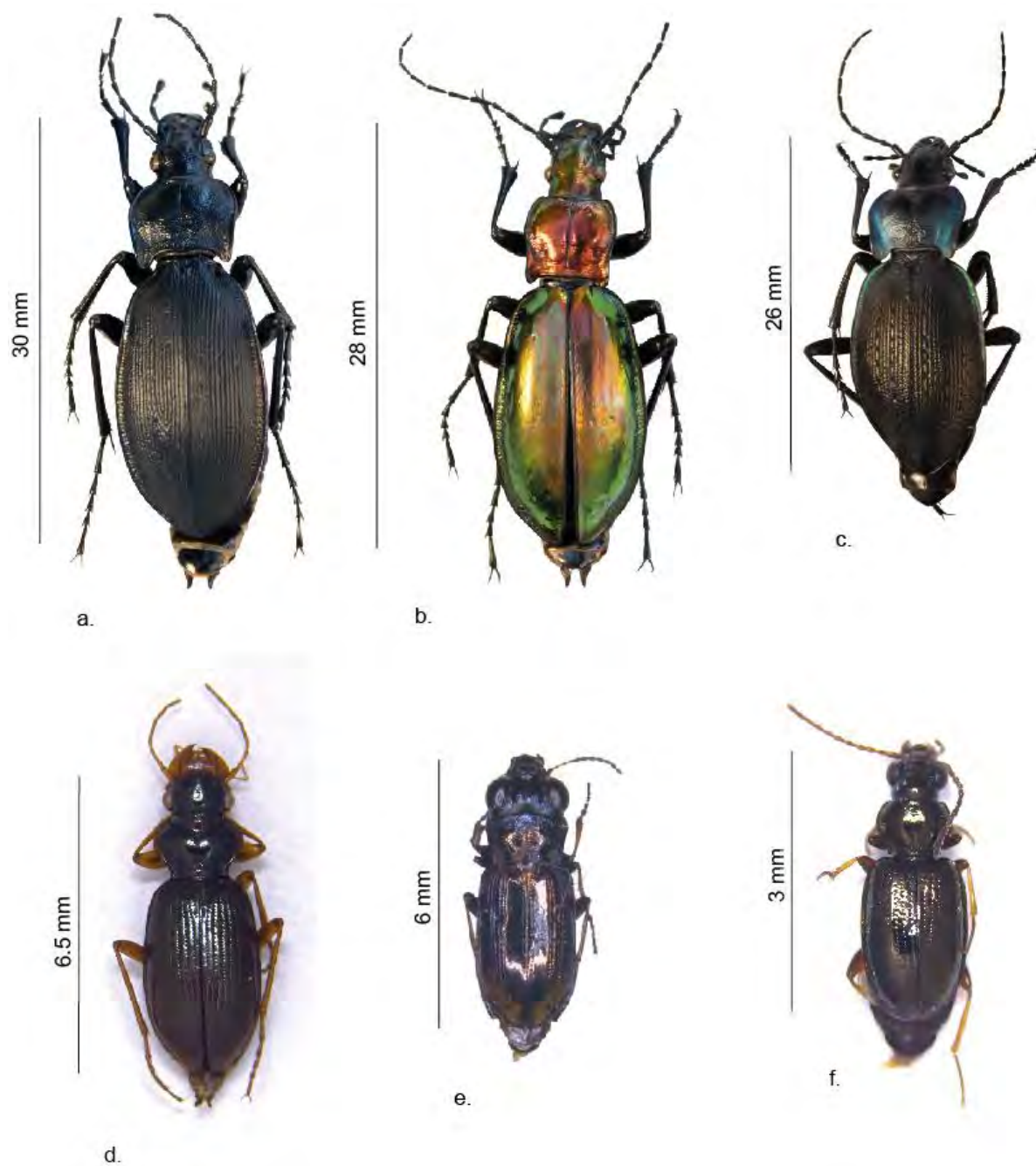


Figure 81 : Photographies des Carabidae piégés à Burat avec : a.) *Carabus violaceus purpuracens*, b.) *Carabus splendens*, c.) *Carabus problematicus*, d.) *Leistus nitidus*, e.) *Notiophilus rufipes*, f.) *Bembidion lampros*, © Parrilla, Duphil & Crepeau

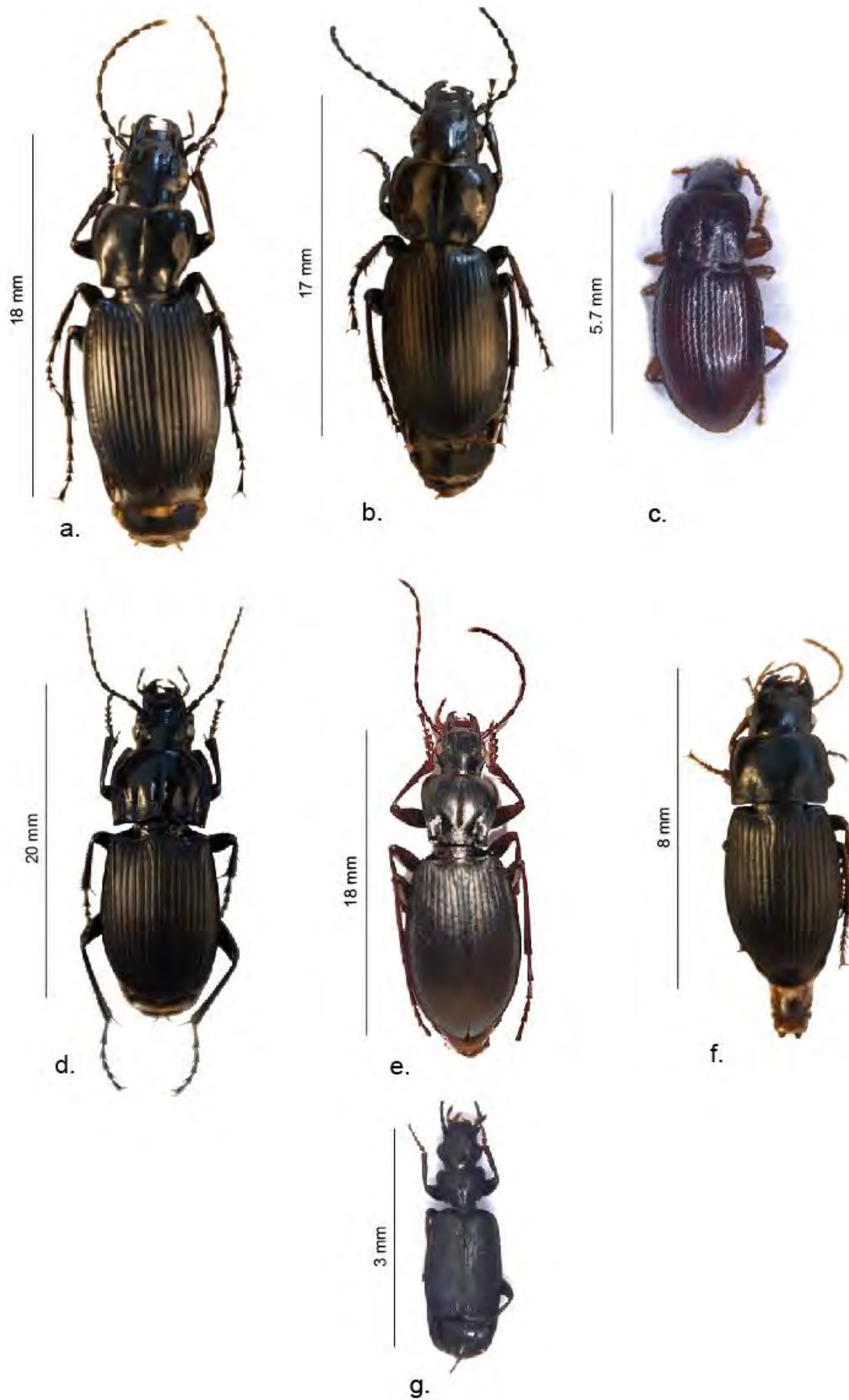


Figure 82 : Photographies des Carabidae piégés à Burat avec : a.) *Pterostichus cristatus*, b.) *Pterostichus madidus*, c.) *Pterostichus pumilio*, d.) *Abax parallelepipedus*, e.) *Laemostenus oblongus*, e.) *Harpalus latus*, f.) *Microlestes minutulus*. © Parrilla, Duphil & Crepeau

Sclérites anciens

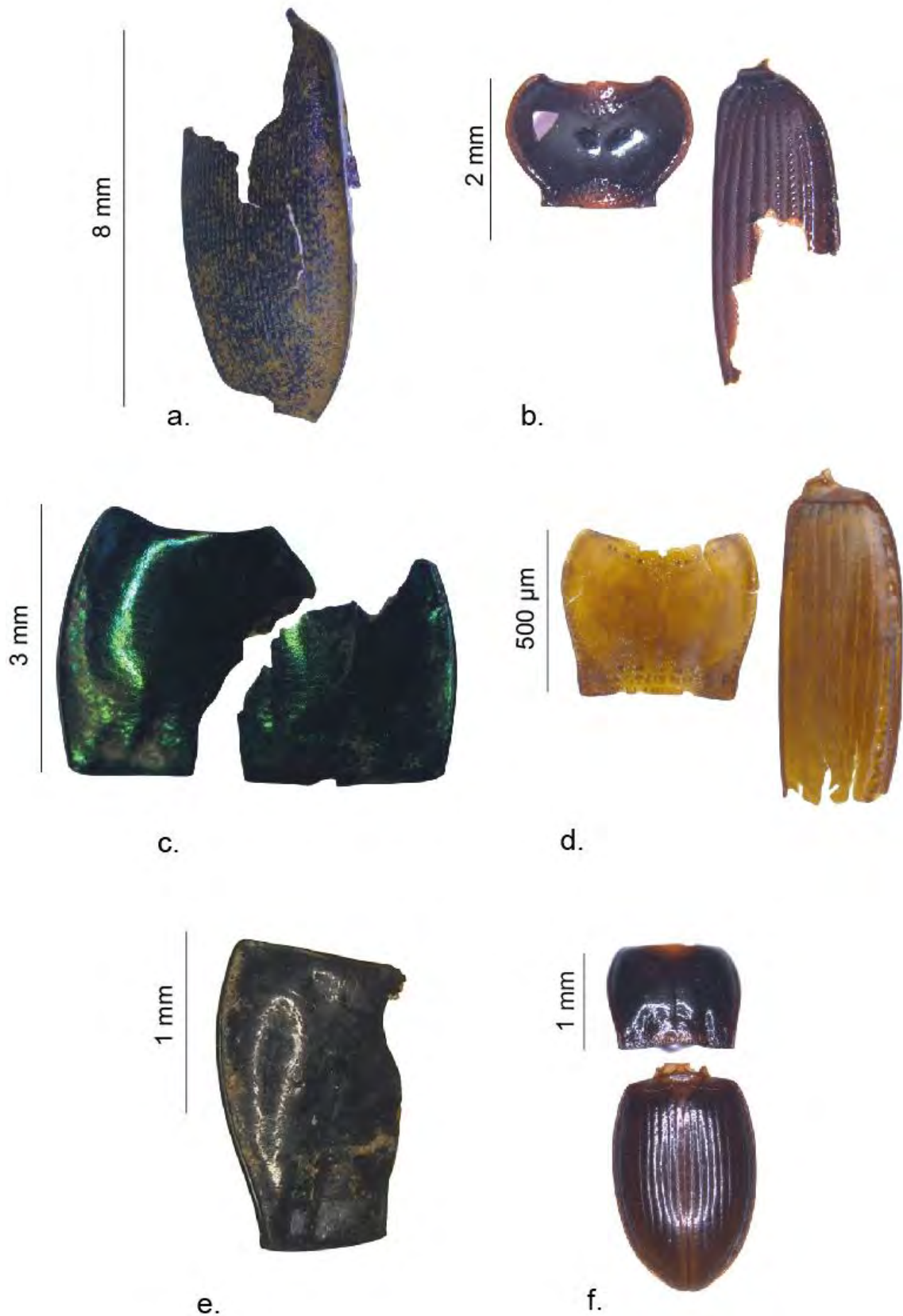


Figure 83 : Photographies du corpus ancien, avec a.) *Carabus convexus*, b.) *Leistus nitidus*, c.) *Poecilus versicolor*, d.) *Pterostichus amoenus*, e.) *Pterostichus cristatus*, f.) *Pterostichus pumilio* © Parrilla

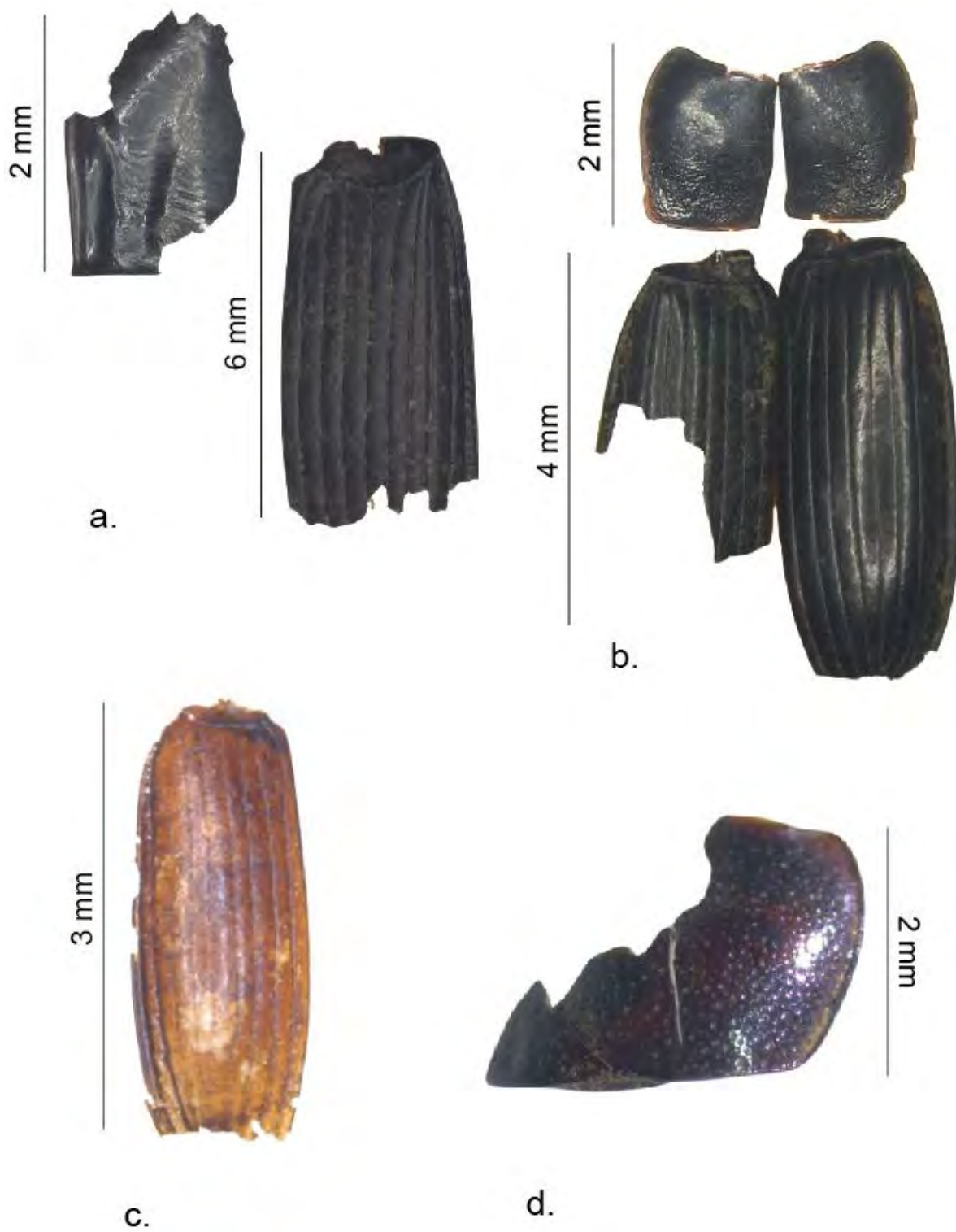


Figure 84 : Photographies du corpus ancien, avec a.) *Abax parallelepipedus*, b.) *Harpalus latus*, c.) *Harpalus sp.*, d.) *Ophonus sp.* © Parrilla

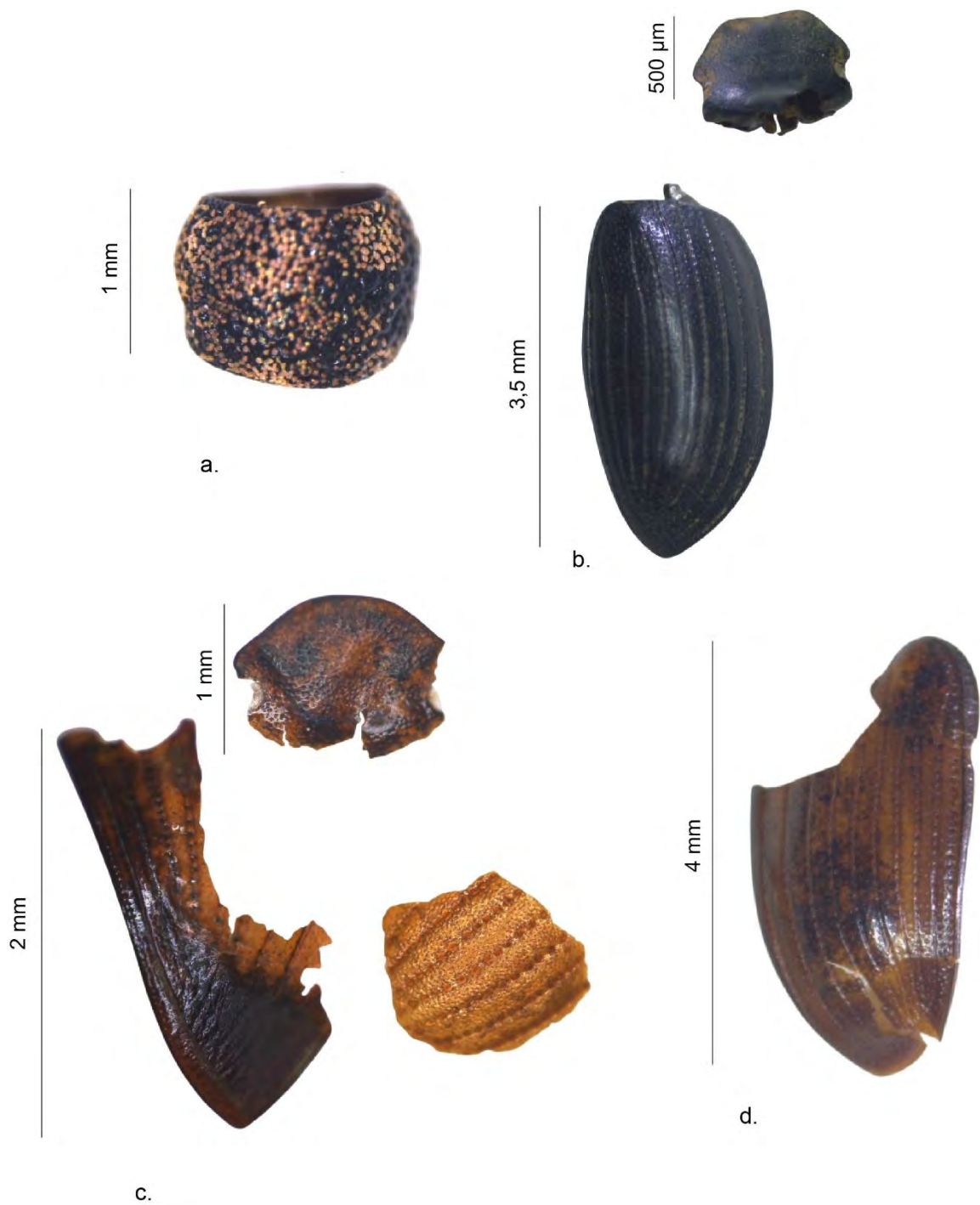


Figure 85 : Photographies du corpus ancien, avec a.) *Strophosoma melanogrammum*, b.) *Agrilinus sp.* et c.) *Aphodius sp.*, d.) *Onthophagus sp.* © Parrilla