

Dodat P.-J., Balter V., Mann A.E., Maureille B. (2026) – Mieux comprendre les habitudes alimentaires des Néandertaliens des Pradelles (Marillac-le-Franc, France) grâce à l'analyse des isotopes du calcium [Improving our understanding of Neandertal dietary habits using calcium isotope analysis at les Pradelles (Marillac-le-Franc, France)], *Bulletin de la Société préhistorique française*, 123, 2, p. 177-201.

Mieux comprendre les habitudes alimentaires des Néandertaliens des Pradelles (Marillac-le-Franc, France) grâce à l'analyse des isotopes du calcium

Improving our understanding of Neandertal dietary habits using calcium isotope analysis at les Pradelles (Marillac-le-Franc, France)

Pierre-Jean DODAT, Vincent BALTER, Alan E. MANN, Bruno MAUREILLE

Résumé : L'étude de la composition isotopique en calcium ($\delta^{44}\text{Ca}$) constitue un outil prometteur pour la reconstitution des régimes alimentaires des populations du passé. Dans cette étude, nous avons mesuré les valeurs de $\delta^{44}\text{Ca}$ afin de reconstituer le régime alimentaire de cinq néandertaliens provenant du site des Pradelles (Charente, France). Les Pradelles est un gisement du Paléolithique moyen, interprété comme une halte de chasse spécialisée, associé à une industrie lithique moustérienne de type Quina. Il a été utilisé de manière intermittente par les Néandertaliens entre la fin du MIS 4 et le début du MIS 3 pour le traitement de carcasses d'ongulés. Les restes osseux de rennes sont les plus abondants de l'assemblage. Les analyses isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), menées entre 1991 et 2005, ont donné des résultats qui ne concordent pas totalement avec les données archéozoologiques. Dans notre étude, les compositions isotopiques du calcium suggèrent que les grands herbivores, en particulier les chevaux et les bovidés, constituaient les principales proies des cinq Néandertaliens étudiés, tandis que le renne — bien qu'il soit l'espèce la plus abondante du site — semble avoir été une source alimentaire secondaire. Enfin, nos données de $\delta^{44}\text{Ca}$ sont intégrées aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ publiées précédemment afin d'affiner la position trophique des Néandertaliens des Pradelles. Les résultats sont en accord avec l'hypothèse d'un exocannibalisme alimentaire, selon laquelle les Néandertaliens découverts sur le site appartiendraient à un groupe ou sous-groupe distinct de celui responsable de l'accumulation de rennes, sous réserve que le second groupe ait un régime alimentaire basé principalement sur le renne durant la plus grande partie de l'année.

Mots-clés : isotopes du calcium, Neandertal, régime alimentaire, Moustérien de type Quina.

Abstract: Calcium isotopic compositions ($\delta^{44}\text{Ca}$) is a promising tool for reconstructing the dietary habits of past hominin populations. In this study, we measured the $\delta^{44}\text{Ca}$ values to reconstruct the dietary habits of five Neandertal individuals from Les Pradelles (Charente, France). Les Pradelles is a well-known Middle Paleolithic site, interpreted as a specialized killing site with Quina Mousterian lithic industries. This site was intermittently used by Neandertals at the end of the MIS4 and the beginning of the MIS 3 for processing ungulate carcasses, with reindeer bone remains largely dominating the assemblage. Previous carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopic analyses conducted between 1991 and 2005 yielded results that are not fully consistent with the archeozoological data. In our study, the calcium isotopic compositions suggest that large herbivores, particularly horse and bovid, were the primary prey of the five Neandertals, whereas reindeer—despite being the most abundant faunal remains at the site—appear to have been a secondary

Article reçu le 14 juillet 2025, accepté le 28 mai 2026, publié le 30 juin 2026.

food source. Finally, our $\delta^{44}\text{Ca}$ data are integrated with previously published $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values to refine the trophic positioning of Neandertals at Les Pradelles. The findings could support the hypothesis of dietary exocannibalism, according to which the Neandertals found at the site belong to a distinct group or subgroup from those responsible for the reindeer accumulation. This assumption holds if we consider that this group has a diet mainly based on reindeer resources during an important part of the year.

Keywords: calcium isotopes, Neandertal, diet, Quina Mousterian.

Avant les années 1980 et l'essor des méthodes bio-géochimiques en archéologie, les indices les plus tangibles concernant l'alimentation des Néandertaliens provenaient principalement de l'étude des restes animaux retrouvés sur les sites. S'il était alors établi que les Néandertaliens étaient des consommateurs de viande, des questions subsistaient quant à la proportion de l'alimentation issue de la chasse, à la répartition de la viande au sein du groupe, ou encore à la diversité des ressources exploitées. L'émergence de nouvelles approches analytiques, notamment géochimiques, a permis de dépasser certaines de ces limites. Ces approches révèlent aujourd'hui l'image de chasseurs organisés exploitant une large gamme de ressources, essentiellement animales, mais aussi végétales (par ex. Henry *et al.*, 2012) ou aquatiques (par ex. Guillaud *et al.*, 2021). Parmi les méthodes employées, l'étude de la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) du collagène osseux a été largement utilisée afin d'explorer divers scénarios alimentaires. Ainsi, la comparaison des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ du collagène humain et animal permet d'estimer la position trophique d'une espèce (Schoeninger et DeNiro, 1984). Bien que moins marqués par rapport à l'azote, les isotopes du carbone témoignent eux aussi d'un enrichissement trophique (DeNiro et Epstein, 1978). Par ailleurs, les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ du collagène osseux permettent de distinguer les populations consommant des plantes C3 ou C4, ou bien exploitant des environnements distincts (Vogel et Van Der Merwe, 1977 ; Van der Merwe et Medina, 1991). Enfin, il est démontré que la consommation de poissons d'eau douce ou d'origine marine exerce une influence importante sur les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (Schoeninger *et al.*, 1983).

En 1991, la première étude isotopique du collagène osseux réalisée sur des restes néandertaliens et les vestiges fauniques associés a été menée sur des échantillons provenant du site des Pradelles (Bocherens *et al.* 1991 ; également connu sous le nom de Marillac), situé à Marillac-le-Franc en Charente (Vandermeersch, 1980). Au total, ce sont quatre séries d'études utilisant les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ qui ont été menées sur le site (Bocherens *et al.*, 1991, 2005 ; Fizet *et al.*, 1995 ; Bocherens, *in* Maureille *et al.*, 2014). Toutes ces études concluent à un régime carné pour les Néandertaliens des Pradelles, principalement axé sur la consommation de grands herbivores ; il apparaît en revanche moins spécialisé que celui des loups contemporains (Bocherens *et al.*, 1991, 2005 ; Fizet *et al.*, 1995). Après révision, les données obtenues sur les restes néandertaliens en 1991 ainsi que l'un des résultats de l'étude de 2005 ont été exclus des discussions

Before the 1980s and the expansion of bio-geochemical methods in archaeology, the clearest evidence for Neandertal diets mainly came from the study of animal remains recovered on sites. It was clear that Neandertals were meat eaters. However, the proportion of the diet derived from hunting and the distribution of meat among the group are just some of the many questions which archeozoological approaches alone struggled to answer. The emergence of new analytical techniques, including geochemistry approaches - among many others - has helped to overcome some of these difficulties. These methods now reveal the image of well-organized hunters exploiting a wide variety of food sources, a large proportion of which were derived from animal sources, while also including plants (e.g. Henry *et al.* 2012) and products from aquatic environments (e.g. Guillaud *et al.* 2021). Among these methods, bulk carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) values of human and faunal collagen were used to examine multiple dietary scenarios. Comparison of human and faunal collagen $\delta^{15}\text{N}$ values can provide an indication of trophic position and can be used to assess trophic level position (Schoeninger and DeNiro, 1984). Although relatively small compared to N isotopes there is also a trophic enrichment for carbon isotopes (DeNiro and Epstein, 1978). In addition, bone collagen $\delta^{13}\text{C}$ values allow differentiation between populations consuming C3 and C4 plant or exploiting different landscapes (Vogel and Van Der Merwe, 1977, Van der Merwe and Medina, 1991). Finally, marine and freshwater fish also have a strong influence on both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (Schoeninger *et al.*, 1983).

In 1991 the first bulk collagen isotope study of Neandertal remains was carried out on faunal and one human fossil from Les Pradelles site (Bocherens *et al.* 1991; also known as Marillac) at Marillac-le-Franc, Charente, southwest of France (Vandermeersch, 1980). In total, four studies employing $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values have been conducted at Les Pradelles (Bocherens *et al.*, 1991, 2005; Fizet *et al.*, 1995; Bocherens *in* Maureille *et al.*, 2014). All four studies report that Neandertals at Les Pradelles had a carnivorous diet primarily focused on the consumption of large herbivores, albeit less specialized than coeval wolves (Bocherens *et al.*, 1991, 2005; Fizet *et al.*, 1995). After revision, the Neandertal data from 1991 and one from 2005 are considered at the lower limit of chemical reliability for collagen and were therefore excluded from interpretation (Bocherens *et al.*, 2005), but the conclusion remains the same: the Neandertals at Les Pradelles were at the top of their food web. It appears that, based on the study of 2005, Neandertal samples have

et interprétations, car situés à la limite inférieure de fiabilité chimique pour le collagène (Bocherens *et al.* 2005). Malgré ces ajustements, la conclusion reste identique : les Néandertaliens des Pradelles occupaient le sommet de leur chaîne alimentaire. En effet, d'après l'étude conduite en 2005, les échantillons néandertaliens présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ similaires à celles de prédateurs comme l'hyène et le loup – bien qu'avec une diversité plus élevée – ainsi que des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ incompatibles avec le renne comme proie principale (Bocherens *et al.*, 2005). Concernant les autres espèces carnivores, les données isotopiques permettent aux auteurs d'identifier le renne et le bison comme proies principales du loup, et le cheval comme proie secondaire. Pour l'hyène, cela semble inversé (Bocherens *et al.*, 1991 ; Fizet *et al.*, 1995).

Étant donné la multiplicité des facteurs alimentaires, environnementaux ou physiologiques influençant les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, ces traceurs ne reflètent pas toute la complexité du régime alimentaire. Il est donc essentiel de compléter ces résultats par des approches traditionnelles ou des approches isotopiques complémentaires. Aux Pradelles, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ne sont pas en accord avec les observations paléontologiques et archéozoologiques. En effet, dans les lithofaciès 2a et 2b (voir Maureille *et al.* 2010), où la majorité des restes néandertaliens ont été découverts, l'ordre d'intervention des différents agents accumulateurs peut être reconstitué. La conclusion est sans équivoque : les Néandertaliens sont les principaux contributeurs de l'accumulation des carcasses de rennes ; ils y ont transporté les parties les plus riches en ressources, comme les parties supérieures des membres et les extrémités crâniennes (Costamagno *et al.*, 2006). Dans la mesure où la grande majorité des fragments osseux correspondent à des os longs de membres de rennes, le site est interprété comme une halte de chasse spécialisée dans l'exploitation de cette espèce (Costamagno *et al.*, 2006 ; Mussini, 2011). Par ailleurs, plusieurs indices suggèrent l'existence de pratiques cannibales par les Néandertaliens ayant fréquenté le site (Maureille *et al.*, 2010 ; Mussini, 2011 ; voir également Garralda, 2008 ou Garralda *et al.*, 2005).

Il existe donc un décalage entre les résultats des analyses isotopiques sur le collagène osseux, qui identifient le renne comme une proie secondaire, et les données archéozoologiques, qui suggèrent que les Néandertaliens ont massivement accumulé des carcasses ou parties de carcasses de renne, témoignant d'une exploitation complète et intensive de cet ongulé. Pour tenter de comprendre cette discordance, une nouvelle méthode d'étude du régime alimentaire, basée sur la composition isotopique en calcium ($\delta^{44}\text{Ca}$), a été testée. Tandis que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ mesurées dans le collagène reflètent l'apport en protéines et sont donc fortement impactées par la consommation de protéines animales, les valeurs de $\delta^{44}\text{Ca}$ sont mesurées sur la fraction minérale de l'os et donc sont moins sensibles à la fraction protéique de l'alimentation. L'hypothèse d'une consommation d'os pour expliquer la diminution des valeurs de $\delta^{44}\text{Ca}$ le long de la chaîne trophique est aujourd'hui largement acceptée

$\delta^{15}\text{N}$ values similar to those of predators such as hyena and wolf, with higher diversity, and $\delta^{13}\text{C}$ values incompatible with reindeer as the main prey (Bocherens *et al.*, 2005). Regarding other carnivorous species, isotopic data allow the authors to define reindeer and bison as primary prey of wolf and horse as a secondary prey. Regarding hyena, the situation appeared to be the opposite (Bocherens *et al.*, 1991 ; Fizet *et al.*, 1995).

Given the multiple dietary, environmental or physiological factors influencing $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, these isotopic dietary proxies do not reflect the full complexity of diet. Therefore, it is important to implement these results with complementary “traditional” or isotopic approaches. At Les Pradelles $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values are not in accordance with the paleontological and archaeozoological observations. Indeed, in lithofacies 2a and 2b (lithostratigraphy from Maureille *et al.*, 2010), where most of the Neandertal remains have been found, it is possible to determine the order of intervention of the different accumulating agents. The conclusion is clear: Neandertals were the main contributors of reindeer carcasses to the site where they brought the most resource-rich parts of reindeer carcasses, e.g., the limbs and cranial extremities (Costamagno *et al.*, 2006). As the vast majority of bone fragments come from reindeer limb bones, the site is interpreted as a highly specialized hunting camp focused on reindeer (Costamagno *et al.*, 2006 ; Mussini, 2011). Moreover, several lines of evidence suggest cannibalism among the Neandertals who frequented the site (Maureille *et al.*, 2010 ; Mussini, 2011 ; but see also Garralda, 2008 ; Garralda *et al.* 2005).

There is, therefore, a mismatch between the results of the isotopic analyses obtained on bone collagen, where reindeer appear as secondary prey, and the archaeozoological data of the site, where the Neandertals have been massive accumulators of reindeer carcasses or parts of carcasses and have been engaged in an intensive and global exploitation of this ungulate. To shed light on this discrepancy, a new method for studying diet, calcium isotopic compositions ($\delta^{44}\text{Ca}$) is tested in this work. While $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values on bulk collagen reflect the protein intake and are therefore heavily impacted by animal protein consumption, $\delta^{44}\text{Ca}$ values measured on the mineral fraction of bone is less sensitive to the protein fraction of the diet consumption. The consensus mechanism to explain the decrease of the $\delta^{44}\text{Ca}$ values up the trophic chain is bone consumption (e.g., Skulan and DePaolo, 1999 ; Heuser *et al.*, 2011 ; Dodat *et al.*, 2021), thus reflecting another aspect of Neandertal dietary behavior. In addition, the Ca isotopic composition is analysed in the mineral component of bone, which is independent of collagen preservation, allowing analyses even for samples where collagen is degraded. The combination of the three isotopic systems (C, N and Ca) is used in the present work to better constrain the diet of the Neandertals discovered at Les Pradelles.

(par ex. Skulan et DePaolo, 1999 ; Heuser *et al.*, 2011 ; Dodat *et al.*, 2021), reflétant par là un nouvel aspect du comportement alimentaire néandertalien. Par ailleurs, la composition isotopique en calcium est analysée à partir de la composante minérale de l'os, indépendante de la préservation du collagène, ce qui permet d'intégrer des échantillons dont le collagène est dégradé. Dans ce travail, la combinaison des trois systèmes isotopiques (C, N et Ca) sera aussi utilisée pour mieux circonscrire le régime alimentaire des Néandertaliens découverts sur le site des Pradelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Contexte du site

Le site des Pradelles, situé sur la commune de Marillac-le-Franc (Charente), est connu depuis 1898. Cependant, les brèves fouilles menées à la fin du XIX^e siècle n'ont pas révélé d'intérêt majeur pour la préhistoire, le site ayant donc par la suite été utilisé comme carrière (Ragout et Balout, 1942 ; Maureille *et al.*, 2010). C'est en 1932 que P. Richeboeuf, exploitant de la carrière, recueille suffisamment de matériel lithique et faunique moustérien pour susciter l'intérêt des préhistoriens (Ragout et Balout, *ibid.*). Une brève visite de P. David en 1934 fut l'occasion de la découverte d'un fragment de mandibule néandertalienne (Piveteau, 1957) parmi les collections du carrier – mandibule correspondant à l'un des restes analysés pour les isotopes C et N en 1991 (Bocherens *et al.*, 1991) – ainsi qu'à l'identification, à environ 4 à 5 mètres sous les éboulis, d'un niveau contenant de nombreux restes de rennes ainsi que du matériel lithique moustérien (Maureille *et al.*, 2007, 2010). Ce n'est qu'en 1967 que le site commence à faire l'objet de fouilles scientifiques modernes, sous la direction de B. Vandermeersch. Ces investigations, poursuivies jusqu'en 1980 (Vandermeersch, 1980), ont conduit à l'obtention de résultats nombreux et importants.

Les Pradelles correspondent à une grande cavité karstique effondrée, utilisée occasionnellement par les Néandertaliens durant les stades isotopiques marins 4 ou 3 (MIS) (Vandermeersch, 1965, 1986). Douze niveaux sédimentaires ont été définis par Vandermeersch (couches 1 à 12, du sommet à la base de la stratigraphie), le niveau le plus profond étant constitué d'une argile karstique stérile. À la base de la stratigraphie (couches 11 à 8), les vestiges lithiques sont caractéristiques du technocomplexe Moustérien de type Quina, témoignant de stratégies d'approvisionnement différenciées entre les silex locaux (de mauvaise qualité) et les silex allochtones, de bonne qualité (matériaux provenant de gisements situés à 25 km à l'ouest, près d'Angoulême ; Meignen et Vandermeersch, 1987 ; Meignen, 1988 ; Meignen *et al.*, 2007, 2010, 2025). Par ailleurs, le site a livré une importante collection de restes humains, incluant des fragments crâniens (Vandermeersch, 1986 ; Garralda *et al.*, 2014a), des dents isolées (Garralda *et al.*, 2020) ainsi que des fragments de

MATERIALS AND METHODS

Site context

Les Pradelles site, located on the territory of the Marillac-le-Franc village in Charente, southwest of France, has been known since 1898. However, the brief excavations carried out at the end of the 19th century did not reveal any significance for prehistory. The site was then used as a stone quarry (Ragout and Balout, 1942; Maureille *et al.*, 2010). In 1932, P. Richeboeuf, who was quarrying the deposit, collected enough Mousterian lithic and faunal material to interest prehistorians (Ragout et Balout, *ibidem*).

Therefore, a brief scientific visit by P. David in 1934 led to the discovery of a Neandertal mandible fragment (Piveteau, 1957) within the quarryman's collections, one of the remains analysed for C and N isotopes in 1991 (Bocherens *et al.*, 1991), and the identification, approximately 4 to 5 meters beneath the scree, of a level containing numerous reindeer remains and Mousterian lithic material (Maureille *et al.*, 2007, 2010). It was not until 1967 that the site underwent modern scientific fieldwork under the direction of B. Vandermeersch and these investigations continued until 1980 (Vandermeersch, 1980).

During the fieldwork, Vandermeersch and his scientific team obtained important results. Les Pradelles consists of a very large and long collapsed karstic cave, which was occasionally used by Neandertals during marine isotopic stage 4 or 3 (MIS) (Vandermeersch, 1965, 1986). Twelve sedimentological levels were defined by Vandermeersch (1 to 12, from the top to the base of the stratigraphy), with the lowermost being a sterile karstic clay. At the base of the stratigraphy (layers 11 to 8) lithic remains are associated to the Quina-type Mousterian technocomplex with different use strategies between local (poor quality) and nonlocal good quality flints (from places which are located 25 km to the west, near the city of Angoulême) (Meignen and Vandermeersch, 1987; Meignen, 1988; Meignen *et al.*, 2007, 2010, 2025). Moreover, the site has delivered an important collection of human remains, including cranial pieces (Vandermeersch, 1986; Garralda *et al.*, 2014a), isolated teeth (Garralda *et al.*, 2020) and fragments of long bone diaphysis (Garralda *et al.* 2014b). Based on their morphology, those bone remains are, without any doubt, attributed to Neandertals.

A second period of fieldwork took place from 2001 to 2012 under the co-direction of two of us, B. Maureille and A. E. Mann (Maureille *et al.*, 2007, 2010). All the archaeological material discovered at Les Pradelles is related to the Mousterian (Maureille *et al.*, 2007). The correlation between Vandermeersch's lithostratigraphy and that of Maureille-Mann was possible and already published in Maureille *et al.* (2007). The recent results confirmed most of those of Vandermeersch. For example, at the base of the stratigraphy (1 to 1.5 m thick) lithofacies 2a and 2b have few Quina lithics (the unique represented Mousterian technocomplex) and faunal long bone fragments are highly abundant (most of them being

diaphyses d'os longs (Garralda *et al.* 2014b). Sur la base de leur morphologie, ces restes osseux sont attribués sans ambiguïté aux Néandertaliens.

Une seconde phase de fouilles a eu lieu entre 2001 et 2012, sous la codirection de deux d'entre nous (B. Maureille et A.E. Mann : Maureille *et al.*, 2007, 2010). L'ensemble du matériel archéologique découvert aux Pradelles est lié au Moustérien (Maureille *et al.*, 2007). La corrélation entre la lithostratigraphie de Vandermeersch et celle définie à l'occasion des fouilles Maureille-Mann a été établie et publiée in Maureille *et al.* (2007). Les résultats de cette seconde phase de terrain confirment la plupart des observations réalisées par B. Vandermeersch. Par exemple, à la base de la stratigraphie (épaisse de 1 à 1,5 m), les lithofaciès 2a et 2b restent très pauvres en matériel lithique Quina – le seul technocomplexe moustérien représenté sur le site – tandis que les fragments d'os longs de faune y sont très abondants, majoritairement attribuables au renne ; fait paléoanthropologique suffisamment rare pour être souligné, les fouilles ont également permis la découverte de nombreux restes humains (Maureille *et al.* 2007, 2010 ; Mussini, 2011 ; Mussini *et al.* 2011, 2012). Une datation par thermoluminescence d'un silex brûlé a fourni un âge de $58\,000 \pm 4\,800$ ans BP pour le lithofaciès 2b, associé à de nombreux restes néandertaliens (Frouin *et al.*, 2017). D'autres éléments ont permis de déterminer que les Néandertaliens ont fréquenté le site entre la fin du MIS 4 et le début du MIS 3 (Frouin *et al.*, op. cit.). En considérant les fossiles néandertaliens sans tenir compte de leur association spatiale avec les lithofaciès, au moins neuf individus ont été identifiés : deux adultes âgés, un adulte, un adolescent, deux pré-adolescents, un enfant ainsi que deux nourrissons (la plus grande part a été décrite in Mussini, 2011).

Le site des Pradelles n'a jamais été un habitat moustérien (*sensu* Delagnes et Rendu, 2011). Il a été démontré qu'il était utilisé par les Néandertaliens comme une halte de chasse spécialisée dans le traitement des carcasses de rennes (Costamagno *et al.*, 2006, 2018 ; Meignen *et al.*, 2010). Le transport vers le site des parties anatomiques les plus riches en ressources a été privilégié, avec un effort délibéré pour extraire la moelle osseuse (Costamagno *et al.*, 2006, 2009 ; Maureille *et al.*, 2014). D'autres proies ont été exploitées dans une moindre mesure, quelques vestiges de cheval et de bison ayant été identifiés parmi les restes d'ongulés. La présence de traces de désarticulation sur plusieurs restes humains, de fractures sur os frais (similaires à celles observées sur les restes de rennes), ainsi que la surreprésentation de certaines parties anatomiques à la fois chez les ongulés et les humains, suggèrent la pratique du cannibalisme par les Néandertaliens ayant fréquenté le site (Maureille *et al.*, 2010). Bien qu'un cannibalisme à visée symbolique ne puisse être exclu (Garralda, 2008 ; Garralda *et al.*, 2005 ; Mussini, 2011), la plupart des membres de l'équipe scientifique s'accordent pour dire que la fonction du site ne plaide pas en faveur de cette hypothèse (Maureille *et al.*, 2010). Par ailleurs, certains restes d'hominines portant encore des tissus mous ont été abandonnés avec les restes

reindeer); rare enough to be underlined, site digging also led to the discovery of many human remains (Maureille *et al.*, 2007, 2010; Mussini, 2011; Mussini *et al.* 2011, 2012). New data and results were also obtained; thermoluminescence dating of a burnt flint yielded an age of 58.000 ± 4.800 years before present for lithofacies 2b, which is associated with numerous Neandertal remains (Frouin *et al.*, 2017). Other results lead to the conclusion that the Neandertals frequented the site between the end of MIS 4 and the beginning of MIS 3 (Frouin *et al.*, ibidem). Considering Neandertal fossils and without taking into consideration their spatial association with the lithofacies, at least nine individuals have now been identified: two old adults, one adult, one adolescent, two pre-adolescents, one child and two infants (for a large majority, these pieces have been described in Mussini, 2011).

Les Pradelles site has never been a Mousterian camp-site (see definition in Delagnes and Rendu, 2011). It has been demonstrated that it was used by Neandertals as a Mousterian hunting camp (Costamagno *et al.*, 2006, 2018; Meignen *et al.* 2010) specialized in processing reindeer carcasses. The transportation to the site of the richest anatomical parts was prioritized, with a deliberate effort to extract bone marrow (Costamagno *et al.*, 2006, 2009; Maureille *et al.*, 2014). Other prey species were exploited to a lesser extent; a few horse and rare bison specimens are also identified among the ungulates. Defleshing marks on several human remains, fractures on fresh bones as for reindeer remains, and the overrepresentation of some anatomical parts of both ungulates and humans suggest the practice of cannibalism by Neandertals who frequented the site (Maureille *et al.*, 2010). If cannibalism with a potentially «symbolic» issue cannot be ruled out (Garralda, 2008; Garralda *et al.*, 2005; Mussini, 2011), for most of us, the site function does not plead for such a hypothesis (Maureille *et al.*, 2010). Moreover, some hominin remains still bearing soft tissues were discarded together with faunal remains and subsequently scavenged by carnivores (Maureille *et al.*, 2017). These results could suggest the existence of two distinct Neandertal groups: the reindeer accumulators and the group who were cannibalised, as it was assumed in a recent publication for the site of Goyet in Belgium (Cosnefroy *et al.*, 2025).

Fossil material

For the sake of representativeness and to achieve the highest number of individuals to be analysed, we focused our sampling on long bones, specifically the femoral diaphysis of human remains. Out of the nine identified individuals on the site, we selected five different individuals for analysis (see Fig. 1 and Table 1). Whenever possible, both cortical and trabecular bone fragments were analysed (4/5 individuals were analysed for both).

Only one Neandertal sample studied here does not show any traces of anthropogenic origin (LP09 D06 2a/4 #415), all the others show at least fresh fracturing breaks and cutmarks (Fig. 1). Unfortunately, no correspondence could be established between the individuals studied here

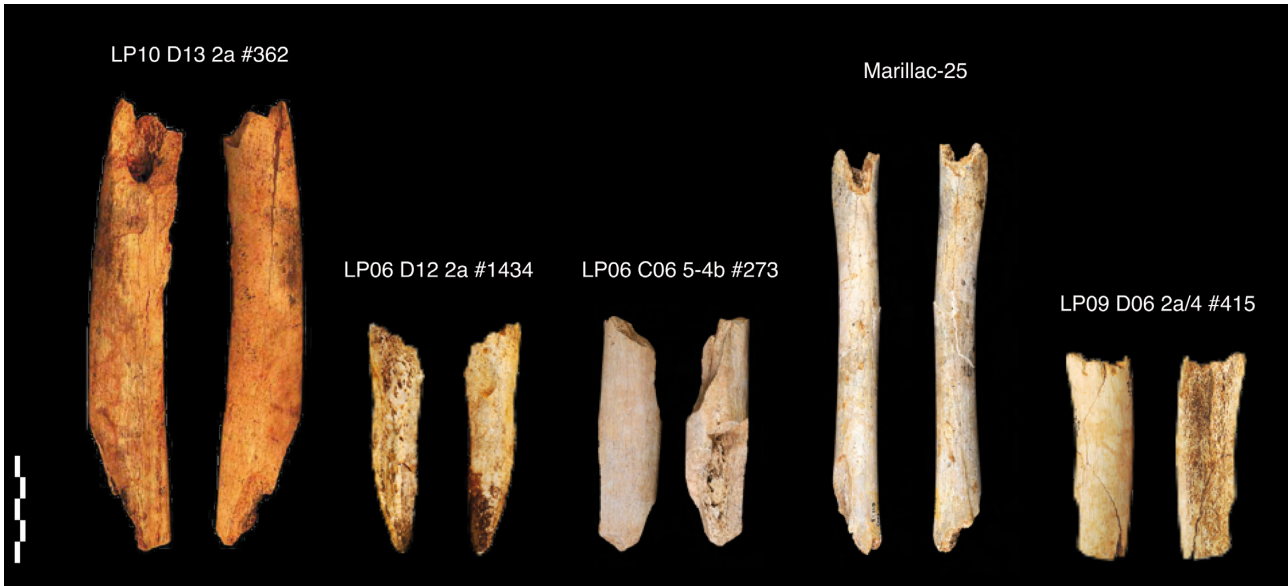


Fig. 1 – Vue antérieure (gauche) et postérieure (droite) de chaque ossement néandertalien avant le prélèvement.

Fig. 1 – Anterior (left) and posterior (right) view of each Neandertal bone before sampling.

Individuals	Age group	Anatomical part sampled	Remarks	Other analyses
Marillac 25 (also known as M67 c10-G12)	9-10 year	Right femur	Fracturing marks on fresh bone	
LP06 C6 5-4b # 273	Probably mature	Left femoral diaphysis	Numerous anthropogenic traces: fracturing on fresh bone, cutting marks	Sample for ancient DNA
LP06 D12 2a #1434	Probably mature	Right femoral diaphysis	Used as a retoucher, fracturing on fresh bone	Sample for C and N
LP09 D06 2a/4 # 415	Probably mature, but not adult	Right femoral diaphysis	No anthropogenic traces	Sample for C and N
LP10 D13 2a # 362	Mature bone, adult individual	Left femoral diaphysis	Fracturing on fresh bone, numerous cutting marks	Sample for C and N, and for ancient DNA

Tabl. 1 – Liste des restes humains échantillonnés.

Table 1 – List of the human remains sampled.

fauniques, puis charognés par des carnivores (Maureille *et al.*, 2017). Ces résultats pourraient suggérer l’existence de deux groupes distincts de Néandertaliens : les accumulateurs de rennes et le groupe cannibalisé, à l’image de ce qui a été récemment proposé pour le site de Goyet en Belgique (Cosnefroy *et al.*, 2025).

Le matériel fossile

Afin de s’assurer de la meilleure représentativité possible et de maximiser le nombre d’individus analysés, notre échantillonnage s’est concentré sur les os longs, plus précisément sur les diaphyses fémorales des restes humains. Sur les neuf individus identifiés sur le site, nous avons sélectionné cinq individus distincts pour l’analyse (fig. 1 et tabl. 1). Chaque fois que cela était possible

and those published for C and N analyses. The three individuals identified in table 1 as sampled for C and N isotopic analyses were presented in Maureille *et al.* (2013). However, the raw data has not been published, making direct comparison with our samples impossible.

Regarding the faunal assemblage of this part of the eastern locus of the site, where excavation and study has been focused (Vandermeersch, 1980; Maureille *et al.*, 2010), it is somewhat limited in terms of species. For macro mammals, it includes wolf, hyena, reindeer, equid, bovid/bison, marmot and foxe. Note that a mammoth tibia gnawed by hyenas has also been discovered in another locus of the site westward to that we are focusing on in this research (see Maureille *et al.*, 2010 for more explanations on the different site loci). This mammoth bone presents intensive taphonomic evidence related to

(4 individus concernés sur les 5 étudiés), des fragments d'os cortical et d'os trabéculaire ont été analysés. Seul l'un des échantillons néandertaliens étudiés ici ne présente aucune trace d'origine anthropique (LP09 D06 2a/4 #415) : tous les autres montrent *a minima* des fractures sur os frais ainsi que des stries de découpe (fig. 1, tabl. 1). Malheureusement, aucune correspondance n'a pu être établie entre les individus étudiés et les individus publiés pour les analyses C et N. Les trois individus identifiés dans le tableau 1 comme ayant été échantillonnés pour les isotopes C et N ont été présentés *in Maureille et al.* (2013). Cependant, les données brutes n'étant pas encore publiées, toute comparaison directe avec nos échantillons s'avère impossible à ce stade.

L'assemblage faunique issu de la partie orientale du site – zone qui a été principalement fouillée et étudiée (Vandermeersch, 1980 ; Maureille *et al.*, 2010) – est relativement limité en termes de diversité d'espèces. Pour les macro-mammifères, il comprend le loup, l'hyène, le renne, les équidés, les *Bos*/bisons, la marmotte et le renard. Il est à noter qu'un tibia de mammoth rongé par des hyènes a également été découvert dans un autre locus du site, à l'ouest de celui sur lequel nous nous concentrons dans cette étude (voir Maureille *et al.*, 2010 pour une présentation détaillée des différents locus). Cet os de mammoth présente des traces taphonomiques importantes liées au comportement des hyènes des cavernes. L'échantillon sélectionné pour l'analyse se compose de l'ensemble des espèces susmentionnées, à l'exception de la marmotte et du renard. De même que pour les échantillons humains, la préférence a été donnée aux prélèvements d'os cortical sur les os longs, bien que cela n'ait pas toujours été possible (les mandibules ont souvent été échantillonnées : Annexe I).

Purification et analyses du calcium

Le protocole de traitement et d'analyse des isotopes du Ca pour les échantillons archéologiques repose sur l'approche mise au point par Tacail *et al.* (2014). Pour ces échantillons, une étape de lixiviation est d'abord nécessaire afin d'éliminer une éventuelle diagenèse du Ca (Balter *et al.* 2002 ; Dodat *et al.* 2023). L'étape de purification débute ensuite par la séparation de la matrice afin de ne retenir que les éléments tels que le calcium (Ca), le fer (Fe) et le strontium (Sr). Elle est réalisée à l'aide de colonnes chromatographiques en Téflon contenant 210 µl de résine cationique Bio-Rad AG50W-X12®. La deuxième étape de purification consiste à séparer le strontium de l'échantillon à l'aide de colonnes remplies de 250 µl de résine Sr-spécifique Eichrom®. La dernière étape, qui élimine le fer, le cuivre (Cu) et le zinc (Zn), n'est nécessaire que lorsque le rapport Fe/Ca dans l'échantillon dépasse 0,01 (Hassler, 2021). Par précaution, cette séparation est toujours effectuée sur les échantillons archéologiques, le Fe étant l'un des éléments diagenétiques les plus fréquents et abondants. La séparation est réalisée à l'aide de colonnes en polypropylène Bio-Rad remplies de 1 ml de résine anionique Bio-Rad AG1-X8®.

cave hyena behaviour. The sampling assemblage is composed of the species aforementioned, except marmot and fox. Similarly, as for the human samples, the preference was to collect cortical bone samples from long bones, although this was not the case for all samples (mandibles have often been sampled; Annex I).

Calcium purification and analyses

The protocol for processing and analysing Ca isotopes in archaeological samples is based on the protocol set up by Tacail *et al.* (2014). For archaeological samples, a leaching step is first required to eliminate potential diagenesis (Balter *et al.*, 2002; Dodat *et al.*, 2023). Then the purification step begins with the separation of the matrix and retains only elements such as Ca, iron (Fe), and strontium (Sr). It is carried out using Teflon chromatography columns containing 210 µl of Biorad AG50W-X12® cationic resin. The second purification step involves separating Sr from the sample using columns filled with 250 µl of Eichrom® Sr-specific resin. The final step, which eliminates Fe, copper (Cu), and zinc (Zn), is only necessary when the Fe/Ca ratio in the sample exceeds 0.01 (Hassler, 2021). As a precautionary step, this separation is always conducted on archaeological samples, Fe being one of the most frequent and abundant diagenetic elements. The separation is performed using polypropylene Biorad columns filled with 1 ml of Biorad AG1-X8® anionic resin. The Ca isotope analyses were then conducted using a Neptune Plus (Thermo Scientific, Bremen, Germany) multi-collector inductively-coupled-plasma mass-spectrometer (MC-ICP-MS) at LGL-TPE, Lyon. The protocol and cup configuration are detailed in Tacail *et al.* (2014). The ICP-Ca Lyon standard, used routinely in Lyon, was used for the sample-standard-sample bracketing procedure; the results can be converted to the SRM915a (calcium carbonate) certified reference material using the -0.518‰ difference values established by Tacail *et al.* (2016). The delta notation of the Ca isotope composition is given by:

$$\delta^{44/42}\text{Ca}_{\text{ICP-Ca Lyon}} = \left[\frac{(^{44}\text{Ca}/^{42}\text{Ca})_{\text{sample}}}{(^{44}\text{Ca}/^{42}\text{Ca})_{\text{ICP-Ca Lyon}}} - 1 \right] \times 1000$$

The $\delta^{44/42}\text{Ca}_{\text{ICP-Ca Lyon}}$ is simply noted here as $\delta^{44}\text{Ca}$. The Ca isotopic compositions of the international standard SRM 1400 (bone ash) have also been analysed to test the reliability of the protocol. The expected isotopic value of SRM 1400 calculated from literature is $-1.10 \pm 0.17\text{‰}$ ($\pm 2\text{SE}$; Tacail *et al.*, 2014; Romaniello *et al.*, 2015; Lanping *et al.*, 2018; Koutamanis *et al.*, 2021; Weber *et al.*, 2025). The Ca isotopic value measured in the present study is $-1.06 \pm 0.08\text{‰}$ ($\pm 2\text{SD}$, $n = 16$), which agrees with the literature overview.

Statistical analysis

In the present study, all statistical analyses were performed using the statistical program R, version 3.1.12

Les analyses isotopiques du Ca ont ensuite été réalisées à l'aide d'un spectromètre de masse multi-collecteur à source plasma (MC-ICP-MS) Neptune Plus (Thermo Scientific, Brême, Allemagne) au LGL-TPE (Lyon). Le protocole et la configuration des cages sont détaillés dans Tacail *et al.* (2014). L'étalon « ICP-Ca Lyon », utilisé en routine à Lyon, a été employé pour la procédure d'encadrement échantillon-standard-échantillon : les résultats peuvent être exprimés en fonction du standard certifié SRM915a (carbonate de calcium) en utilisant la différence de valeur de -0,518 ‰ établie par Tacail *et al.* (2016). La notation delta de la composition isotopique en Ca est donnée par :

$$\delta^{44/42}\text{Ca}_{\text{ICP-Ca Lyon}} = \left[\frac{(^{44}\text{Ca}/^{42}\text{Ca})_{\text{échantillon}}}{(^{44}\text{Ca}/^{42}\text{Ca})_{\text{ICP-Ca Lyon}}} - 1 \right] \times 1000$$

Ici, le $\delta^{44/42}\text{Ca}_{\text{ICP-Ca Lyon}}$ est simplement noté $\delta^{44}\text{Ca}$. La composition isotopique en Ca de l'étalon international SRM 1400 (cendres d'os) a également été analysée pour tester la fiabilité du protocole. La valeur attendue du SRM 1400, calculée à partir de la littérature, est de $-1,10 \pm 0,17$ ‰ ($\pm 2\text{SE}$: Tacail *et al.*, 2014 ; Romaniello *et al.*, 2015 ; Lanping *et al.*, 2018 ; Koutamanis *et al.*, 2021 ; Weber *et al.* 2025). La composition isotopique du Ca mesurée ici est de $-1,06 \pm 0,08$ ‰ ($\pm 2\text{SD}$, $n = 16$), ce qui est en accord avec les données issues de la littérature.

Analyses statistiques

Dans la présente étude, toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R, version 3.1.12 (R Core Team, 2020). La contribution relative des différentes catégories alimentaires au régime des Néandertaliens des Pradelles est estimée à l'aide du modèle de mélange bayésien MixSIAR (Stock et Semmens, 2016 ; Stock *et al.*, 2018). L'algorithme SIAR (méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov) est exécuté avec le paramètre prédéfini « extreme ». Trois types de données sont nécessaires pour estimer la contribution d'une source au régime alimentaire à l'aide d'un modèle de mélange bayésien : (1) les valeurs et incertitudes associées aux consommateurs, (2) les valeurs et incertitudes associées aux sources potentielles et (3) les valeurs et incertitudes associées du Facteur d'Enrichissement Trophique (FET, noté Δ par la suite).

Les valeurs associées aux consommateurs

Elles sont basées sur la composition isotopique des échantillons néandertaliens et des incertitudes associées. En pratique, aucune correspondance ne peut être établie entre les spécimens osseux échantillonnés dans cette étude et ceux échantillonnés pour les analyses précédentes des isotopes C et N. Ainsi, lorsque l'on considère les trois systèmes isotopiques, les individus sont considérés comme représentatifs d'une même population, et la valeur moyenne de chaque système isotopique est utilisée.

(R Core Team, 2020). The relative contribution of the different food categories to the diet of the Neandertal at Les Pradelles is estimated using the Bayesian mixing model MixSIAR (Stock and Semmens, 2016; Stock *et al.*, 2018). The SIAR Markov chain Monte-Carlo algorithm is run with the predefined parameter 'extreme'. Three types of data are necessary to estimate the contribution of a potential source in the diet using a Bayesian mixing model: (1) the values and associated uncertainties of the consumers of interest; (2) the values and associated uncertainties of potential sources; and (3) the values and associated uncertainties of the Trophic Enrichment Factor (TEF, hereafter denoted Δ).

The values associated to the consumers

The values associated to the consumers are based on the isotopic composition of Neandertal samples and the associated uncertainties. In practice, no correspondence can be established between bone specimens sampled in this study and those sampled for the previous analyses of C and N isotopes. Thus, when considering the three isotopic systems, the individuals are considered to be representative of the same population, and the mean value of each isotopic system is used.

Potential animal dietary sources

We focused on the taxa that have provided isotopic Ca data (this study) and C and N data (Bocherens *et al.*, 1991, 2005; Fizet *et al.*, 1995). Animal taxa were aggregated into three distinct groups: monogastric herbivores, including mainly horse and also the unique mammoth sample and two distinct ruminant herbivore groups according to the family taxonomic rank, reindeer and bovid. No carnivorous taxa were included in the potential animal dietary sources. Although there are examples of carnivore exploitation by Neandertal during MIS 4 and 3 such a behavior appears to be very rare (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018). Regarding potential vegetal dietary sources, we have used Ca isotopic data obtained on European plants, in particular on the herb/grass types, or above-ground biomass (AGB, Skulan and DePaolo, 1999; Chu *et al.*, 2006; Hindshaw *et al.*, 2013; Christensen *et al.*, 2018). For the reconstruction using C and N isotopes, it is important to note that the proportion of plant proteins is difficult to estimate. This is due to the higher protein concentration in meat relative to plants, such that even a small amount of meat consumption results in a major increase of the bone collagen $\delta^{15}\text{N}$ values (Bocherens, 2009). A plant source is considered, in addition to animal sources, when the dietary Bayesian mixing model is tested using Ca isotopes only. No plant source is considered when using all three isotope systems (C, N and Ca). This simplification induces a bias in the model which could overestimate sources whose Ca isotopic compositions are close to that of plants (such as monogastric species).

Les sources alimentaires potentielles

Nous nous sommes concentrés sur les taxons pour lesquels des données isotopiques Ca (cette étude) et C et N (Bocherens *et al.*, 1991, 2005 ; Fizet *et al.*, 1995) étaient disponibles. Les taxons fauniques ont été regroupés en trois groupes distincts : les herbivores monogastriques – incluant principalement le cheval ainsi que l'unique vestige de mammoth – ainsi que deux groupes d'herbivores polygastriques selon leur famille, à savoir les rennes et les *Bos*/bisons. Aucune espèce carnivore n'a été prise en compte dans les sources alimentaires animales potentielles. De fait, s'il existe des exemples d'exploitation de carnivores par les Néandertaliens durant le MIS 4 et 3 (Gómez-Olivencia *et al.*, 2018), une telle pratique reste très rare. En ce qui concerne les sources végétales potentielles, nous avons utilisé les données isotopiques Ca obtenues sur des plantes européennes, en particulier sur les herbes/graminées ou sur la biomasse aérienne (AGB ; Skulan et DePaolo, 1999 ; Chu *et al.*, 2006 ; Hindshaw *et al.*, 2013 ; Christensen *et al.*, 2018). Pour la reconstruction utilisant les isotopes C et N, il est important de noter que la part des protéines végétales est difficile à estimer en raison de la concentration plus élevée de protéines dans la viande par rapport aux végétaux. Ainsi, même une faible consommation de viande entraîne une augmentation majeure des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ du collagène osseux (Bocherens, 2009). Une source végétale est considérée, en plus des sources animales, lorsque le modèle est testé en utilisant uniquement les isotopes du Ca. Aucune source végétale n'est considérée lorsque les trois systèmes isotopiques (C, N et Ca) sont utilisés. Cette simplification induit un biais dans le modèle, qui pourrait surestimer les sources dont les compositions isotopiques en Ca sont proches de celles des plantes (comme les espèces monogastriques).

Les valeurs et incertitudes associées du FET

Nous avons utilisé des valeurs de FET de $-0,27 \pm 0,1 \text{ ‰}$ pour $\Delta^{44}\text{Ca}$ (Martin *et al.*, 2018), $+1,1 \pm 0,2 \text{ ‰}$ pour $\Delta^{13}\text{C}$ and $+3,8 \pm 1,1 \text{ ‰}$ pour $\Delta^{15}\text{N}$ (Naito *et al.*, 2016 ; Wißing *et al.*, 2019) entre herbivores et carnivores et, enfin, une valeur de FET de $+0,57 \pm 0,1 \text{ ‰}$ pour le décalage isotopique du Ca entre les plantes et les os (Tacail *et al.*, 2020).

L'outil MixSIAR fournit des distributions de probabilité relative pour différentes quantités de ressources. Afin d'améliorer la clarté, nous avons construit un diagramme en violon représentant la distribution, la dispersion et la symétrie des résultats pour chacune des ressources considérées.

RÉSULTATS

Effet possible du sevrage

L'analyse des compositions isotopiques du Ca présente des limites lors de l'étude des individus juvéniles

Values and uncertainties of the TEF

We used a TEF values of $-0.27 \pm 0.1\text{‰}$ for $\Delta^{44}\text{Ca}$ (Martin *et al.*, 2018), $+1.1 \pm 0.2\text{‰}$ for $\Delta^{13}\text{C}$ and $+3.8 \pm 1.1\text{‰}$ for $\Delta^{15}\text{N}$ (Naito *et al.*, 2016; Wißing *et al.*, 2019) between herbivores and carnivores and a TEF value of $+0.57 \pm 0.1\text{‰}$ for the Ca isotopic offset between plant and bone (Tacail *et al.*, 2020).

The MixSIAR tool provides relative probability distribution for different amounts of resources. In order to improve clarity, we have constructed a violin plot representing the distribution, dispersion and symmetry of the data for each of the resources considered here.

RESULTS

Possible effect of weaning

The analysis of Ca isotopic compositions has limitations when studying juvenile individuals because of its high sensitivity to milk consumption (Tacail *et al.*, 2017; Hassler *et al.*, 2021a; 2021b). This is an advantage for studying weaning, but it can be challenging when reconstructing dietary strategies. Indeed, breast milk has a low Ca isotopic composition (Chu *et al.*, 2006), which results in a dramatic decrease of the isotopic composition in tissues of young individuals consuming milk (Hassler *et al.*, 2021). In this study three immature individuals were sampled, a hyena and two reindeer specimens, these three specimens showing $\delta^{44}\text{Ca}$ values generally -0.2 ‰ lower than those of mature individuals (Annex I). This difference is close to what is observed between milk-formed teeth and teeth formed during adult diet for reindeer (Hassler *et al.*, 2021). For these three specimens, the breastfeeding impact is suspected, therefore, these will not be considered further in the study.

General comments

We observe a species-specific distribution of the $\delta^{44}\text{Ca}$ values comparable to other European food webs (Fig. 2; Martin *et al.*, 2017; Dodat *et al.*, 2021, 2023; Guiserix *et al.*, 2023), but with a more pronounced overlapping. In all cases, monogastric herbivores have the highest $\delta^{44}\text{Ca}$ values. Here, horse and mammoth are the representative taxa of this group (with mean $\delta^{44}\text{Ca}$ values of -0.84‰ and -0.9‰ respectively; Fig. 2). Because the mammoth sample is unique, the single $\delta^{44}\text{Ca}$ value cannot be used to characterize this species. Ruminant herbivores always have lower $\delta^{44}\text{Ca}$ values, sometimes overlapping those of carnivores. Bovids have the highest $\delta^{44}\text{Ca}$ values among ruminants and cervids the lowest (Martin *et al.*, 2017; Dodat *et al.*, 2021, 2023; Guiserix *et al.*, 2023), as it is the case here (with $\delta^{44}\text{Ca}$ mean values of $-0.92 \pm 0.26\text{‰}$, $\pm 2\text{SD}$, $n = 7$ and $-1.03 \pm 0.2\text{‰}$, $\pm 2\text{SD}$, $n = 11$, respectively; Fig. 2). Finally, carnivores have the lowest $\delta^{44}\text{Ca}$ values. In most of the studies, there is a distinction so far among carnivorous species (Martin *et al.*, 2018; Dodat

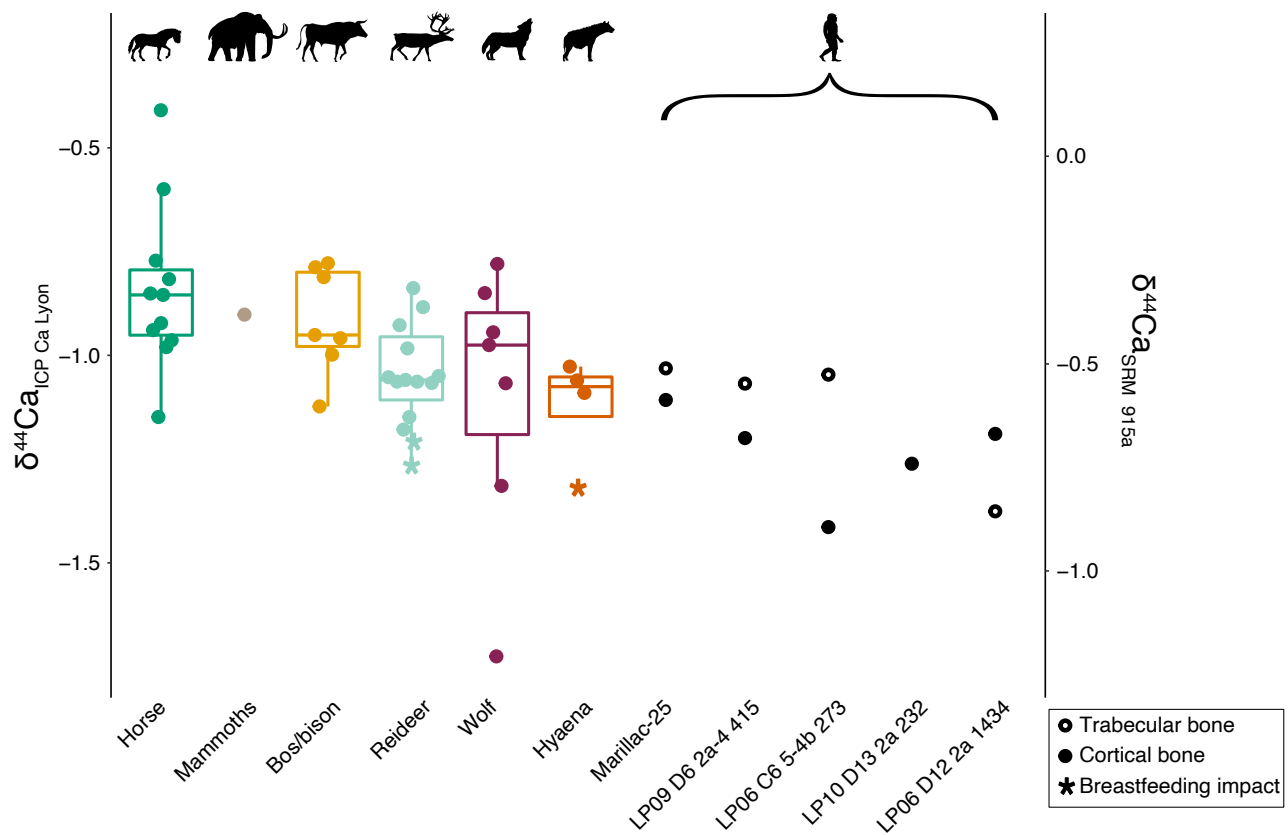


Fig. 2 – Valeurs de $\delta^{44}\text{Ca}$ des restes fossiles des Pradelles (‰ exprimé par rapport à ICP Ca Lyon et SRM 915a). Les points représentent les données sur l'os cortical, les cercles représentent les données sur l'os spongieux et les étoiles représentent les individus juvéniles pour lesquels l'impact de l'allaitement est suspecté.

Fig. 2 – Fossil remains $\delta^{44}\text{Ca}$ values from les Pradelles (‰ relative to ICP Ca Lyon and SRM 915a). Dots represent cortical bone data, circles represent trabecular bone data and stars represent juvenile individual data for which a breastfeeding impact is suspected.

en raison de sa forte sensibilité à la consommation de lait (Tacail *et al.*, 2017 ; Hassler *et al.*, 2021a, 2021b). Cela constitue un avantage pour l'étude du sevrage, mais peut être problématique lors de la reconstitution des stratégies alimentaires. En effet, le lait maternel possède une composition isotopique en Ca basse (Chu *et al.*, 2006), ce qui entraîne une diminution importante de la composition isotopique dans les tissus des individus consommant du lait (Hassler *et al.*, 2021). Dans cette étude, trois individus immatures ont été échantillonnés : une hyène et deux rennes. Ces trois spécimens présentent des valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ inférieures d'au moins -0,2 ‰ à la moyenne des individus matures (annexe I). Cette différence est proche de ce qui est observé entre les dents de lait et les dents permanentes chez le renne (Hassler *et al.*, 2021). Pour ces trois spécimens, l'impact de l'allaitement est suspecté : ils ne seront donc pas considérés dans la suite de l'étude.

Commentaires généraux

Nous observons une distribution spécifique des valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ comparable à celle d'autres réseaux trophiques européens (fig. 2 : Martin *et al.*, 2017 ; Dodat *et al.*, 2021, 2023 ; Guiserix *et al.*, 2023), mais avec un chevauchement plus prononcé. Dans tous les cas, les herbivores monogastriques

et al., 2021, 2024; Hu et al., 2022; Weber et al., 2025), with wolf having intermediate values overlapping those of herbivores, mostly cervids ($-1.09 \pm 0.6\text{‰}$, $\pm 2\text{SD}$, $n = 7$). However, at Les Pradelles wolf also shows the highest variability among analysed species, which should be attributed to the diversity of prey and the proportion of ingested bone. Hyenas, as usual for a bone-eating species, have the lowest $\delta^{44}\text{Ca}$ values ($-1.06 \pm 0.06\text{‰}$, $\pm 2\text{SD}$, $n = 3$).

Specific comments for carnivores

The isotopic similarity between wolves and herbivores (primarily polygastric species) does not support the idea that wolves hunt this group intensively. Consumption of monogastric (mainly horse) is more in agreement with the theoretical values of -0.3‰ between the bone of a prey and that of its predator (Table 2 : Martin et al., 2018). However, the extended range of wolf Ca isotopic composition (from -0.78‰ to -1.31‰; Fig. 2) suggests marked diversity in prey, or in the proportion of bone consumption from these preys, which limits our interpretation for this group. Regarding hyenas, known to be a bone-eating carnivore and one of the species having the lowest $\delta^{44}\text{Ca}$ values (Martin et al., 2017; Hu et al., 2022; Guiserix et al., 2023), the conclusion do not vary as much as for wolf.

	Equus	Mammoth	Bos/bison	Reindeer	Herbivores
Hyena	-0,22	-0,16	-0,14	-0,03	-0,11
Wolf	-0,25	-0,19	-0,18	-0,07	-0,14
Neandertal	-0,35	-0,29	-0,27	-0,16	-0,24
Carnivores	-0,24	-0,18	-0,17	-0,06	-0,13

Tabl. 2 – Écart moyen de $\delta^{44}\text{Ca}$ entre les différentes espèces ou groupes.
Les échantillons de rennes et de hyène des cavernes avec un impact probable d’allaitement ont été exclus.

Table 2 – $\delta^{44}\text{Ca}$ average offset between species or groups of species.
The reindeer and cave hyena specimens with probable nursing impact were excluded.

présentent les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ les plus élevées. Ici, le cheval et le mammoth sont les taxons représentatifs de ce groupe (avec des valeurs moyennes respectives de $\delta^{44}\text{Ca}$ de -0,84 ‰ et -0,90 ‰ : fig. 2). Le mammoth n’étant représenté que par un unique échantillon, il est prudent de ne pas utiliser cette seule valeur $\delta^{44}\text{Ca}$ pour caractériser l’espèce. Les herbivores polygastriques ont toujours des valeurs de $\delta^{44}\text{Ca}$ plus basses, recoupant parfois celles des carnivores. Les bovidés ont généralement les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ les plus élevées parmi les espèces polygastriques, et les cervidés les plus basses (Martin *et al.*, 2017 ; Dodat *et al.*, 2021, 2023 ; Guiserix *et al.*, 2023), comme c’est le cas ici (valeurs moyennes $\delta^{44}\text{Ca}$ de $-0,92 \pm 0,26$ ‰, $\pm 2\text{SD}$, $n = 7$ pour les bovidés et de $-1,03 \pm 0,20$ ‰, $\pm 2\text{SD}$, $n = 11$ pour les cervidés : fig. 2). Enfin, les carnivores ont les valeurs de $\delta^{44}\text{Ca}$ les plus basses. Dans la plupart des études, il existe une distinction au sein des carnivores (Martin *et al.*, 2018 ; Dodat *et al.*, 2021, 2024 ; Hu *et al.*, 2022 ; Weber *et al.*, 2025), le loup présentant des valeurs intermédiaires recoupant celles des herbivores, principalement des cervidés ($-1,09 \pm 0,60$ ‰, $\pm 2\text{SD}$, $n = 7$). Les hyènes, comme attendu pour une espèce consommatrice d’os, ont les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ les plus basses ($-1,06 \pm 0,06$ ‰, $\pm 2\text{SD}$, $n = 3$). Cependant, aux Pradelles, le loup présente la plus grande variabilité parmi les espèces analysées, ce qui pourrait être attribué à une grande diversité de proies et à la proportion d’os ingérés. Les hyènes, comme attendu pour une espèce consommatrice d’os, ont les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ les plus basses ($-1,06 \pm 0,06$ ‰, $\pm 2\text{SD}$, $n = 3$).

Commentaires spécifiques pour les carnivores

La similitude isotopique entre les loups et les herbivores (principalement polygastriques) n’est pas en faveur d’une chasse intensive de ce groupe par les loups. La consommation d’espèces monogastriques (principalement le cheval) est plus en accord avec les valeurs théoriques de -0,3 ‰ entre l’os d’une proie et celui de son prédateur (tabl. 2 : Martin *et al.* 2018). Cependant, la large gamme de composition isotopique du Ca identifiée chez le loup (de -0,78 ‰ à -1,31 ‰ : fig. 2) suggère une diversité marquée dans les proies ou dans la proportion de consommation d’os de ces proies, ce qui limite notre interprétation pour ce groupe. Concernant les hyènes, connues pour être des carnivores consommateurs d’os et faisant partie des espèces ayant les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ les plus

First, hyenas are isotopically too close from reindeer to be their main predator (Table 2). Second monogastric herbivores are also the most likely prey candidates of hyenas. The Ca isotope values excluded reindeer and probably bovids from the diet of the two main carnivores of Marillac (hyena and most of wolves). This conclusion agrees with the archeological evidence, as these exclude carnivores from being the accumulator agent of the reindeer (Costamagno *et al.*, 2006) except for some wolf specimens.

The Neandertal individuals LP09 D6 2a-4#415, LP06 D12 2a #1434 and LP10 D13 2a #232

Individuals LP09 D6 2a-4 #415, LP06 D12 2a #1434 and LP10 D13 2a #232 (hereafter simplified to LP09, LP06-D et LP10, respectively) are all considered mature Neandertal individuals, although LP06-D is not considered fully adult because of its small diaphysis diameters, albeit he/she could also be a gracile adult like the La Ferrassie 2 individual (Maureille *et al.*, 2013). Therefore, it is considered that all these Neandertal specimens have a cortical and trabecular bone renewal rate corresponding to that of an adult. Bone renewal rate depends on several biological parameters, including age, as well as sex or health (Cho *et al.*, 2006). In the absence of such information here, we will use the generally accepted average bone renewal rate of $\pm 10\%$ per year (Tsutaya and Yoneda, 2013). Trabecular renews more rapidly than cortical bone, the isotopic data thus obtained here testifies to the diet of the last 5-10 years of the individual’s life). The individuals LP09 and LP06 D have both cortical bone $\delta^{44}\text{Ca}$ values close to those of trabecular bone (respectively +0.13‰ and -0.19‰ compared to their cortical bone). Along with the individual LP10 (cortical bone $\delta^{44}\text{Ca} = -1.26\%$), these Neandertal individuals fall within a range of Ca isotopic composition values comparable to the low part of the range of carnivores (Fig. 2) and which also overlaps slightly with the low part of the range of digastric species (reindeer and bovid).

Marillac 25 Individual

Marillac 25 individual (also known as M67 c10 G12 3) is described as a young immature individual whose age can be estimated between 9 and 10 years (Garraalda *et al.*, 2014a). At 10 years old, bone turnover is still relatively

basses (Martin *et al.*, 2017 ; Hu *et al.*, 2022 ; Guiserix *et al.*, 2023), la conclusion n'est pas très différente de celle formulée pour le loup. Premièrement, les hyènes sont trop proches des rennes sur le plan isotopique pour en être les principaux prédateurs (tabl. 2). Deuxièmement, les herbivores monogastriques sont également les proies les plus probables pour les hyènes. Les valeurs isotopiques du Ca excluent le renne et probablement également les bovidés du régime alimentaire des deux principaux carnivores de Marillac (c.-à-d. la hyène et la plupart des loups), à l'exception de certains spécimens de loups. Cette conclusion est en accord avec les indices archéologiques, qui excluent les carnivores comme agents accumulateurs des rennes (Costamagno *et al.*, 2006).

Les individus néandertaliens LP09 D6 2a-4#415, LP06 D12 2a #1434 et LP10 D13 2a #232

Les individus LP09 D6 2a-4 #415, LP06 D12 2a #1434 et LP10 D13 2a #232 (simplifiés par la suite en LP09, LP06-D et LP10) sont tous considérés comme des individus néandertaliens matures, bien que LP06-D ne soit pas considéré comme pleinement adulte en raison de ses diamètres diaphysaires réduits : il pourrait également s'agir d'un adulte gracile, comme l'individu de La Ferrassie 2 (Maureille *et al.*, 2013). Par conséquent, nous considérons ici que l'ensemble de ces spécimens néandertaliens ont un taux de renouvellement de l'os cortical et trabéculaire correspondant à celui d'un adulte. Le taux de renouvellement osseux dépend de plusieurs paramètres biologiques, comme l'âge, le sexe ou l'état de santé (Cho *et al.*, 2006). En l'absence de telles informations, nous utiliserons le taux moyen de renouvellement osseux généralement accepté de $\pm 10\%$ par an (Tsutaya et Yoneda, 2013). Comme l'os trabéculaire se renouvelle plus rapidement que l'os cortical, les données isotopiques obtenues ici témoignent du régime alimentaire des 5 à 10 dernières années de la vie de l'individu. Les individus LP09 et LP06-D ont des valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os cortical proches de celles de l'os trabéculaire (respectivement $+0,13\%$ et $-0,19\%$ par rapport à leur os cortical). Avec l'individu LP10 (os cortical $\delta^{44}\text{Ca} = -1,26\%$), ces Néandertaliens se situent dans une gamme de valeurs de composition isotopique du Ca comparable à la partie basse de la gamme des carnivores (fig. 2) et recoupant légèrement la partie basse de la gamme des espèces polygastriques (renne et bovidé).

L'individu « Marillac 25 »

L'individu Marillac 25 (également connu sous le nom de « M67 c10 G12 3 ») est décrit comme un jeune individu immature dont l'âge peut être estimé entre 9 et 10 ans (Garrauda *et al.*, 2014a). À 10 ans, le renouvellement osseux est encore relativement élevé (de 20% par an à presque 50% par an selon les études, par ex. Hedges *et al.*, 2007 ; Tsutaya et Yoneda, 2013). En raison de ce renouvellement rapide, lié à la croissance de l'individu,

high (from 20% per year to almost 50% per year depending on the study considered, e.g. Hedges *et al.*, 2007; Tsutaya et Yoneda, 2013). Because of this rapid renewal, linked to the growth of the individual, cortical bone and trabecular bone do not reflect a long-term diet, but rather correspond to a snapshot in the individual's last year of life. Although he/she has the highest average isotopic composition of all the Neandertals ($\delta^{44}\text{Ca}_{\text{mean}} = -1.07\%$), this averaged $\delta^{44}\text{Ca}$ value falls within the low part of the carnivores, like for the three adult (or potentially adult) individuals described above (Fig. 2).

LP06 C6 5-4b #273 individual

LP06 C6 5-b2 #73 individual (simplified LP06-C afterwards) exhibits the highest difference in isotopic composition between cortical bone and trabecular bone (-1.41% and -1.07% , respectively, or a difference of 0.34%). This difference encompasses all the range of $\delta^{44}\text{Ca}$ values measured for Neandertals at Les Pradelles (Fig. 2). Despite this significant difference between the two samples, these fall within the variability observed for other Neandertal values.

Simultaneous analyses of cortical and trabecular bone are rare and have been conducted only at Les Pradelles and on the two Neandertal individuals from Regourdou (Dodat *et al.* 2024). Given the limited number of hominin samples, we decided to include in Fig. 3 available archaeological and modern animal data in order to better constrain the variability between those two bone compartments (Dodat *et al.*, 2021, 2024; Kodaira *et al.*, 2023). Among these, LP06-C has the greatest difference between cortical and trabecular bone. On average, the difference in absolute value observed between cortical and trabecular bone is $0.1 \pm 0.05\%$ (± 1 SE, excluding LP06-C). The cortical-trabecular difference of LP06-C is four times higher than expected. Only a brown bear from Regourdou (Dodat *et al.*, 2021) has a comparable difference ($\Delta\text{Ca}_{\text{cortical-trabecular}} = 0.28\%$, about three times more than usual). However, the dietary and hibernation habits of brown bears may have affected the Ca isotopic value in a different way from that which impacted Neandertals at Les Pradelles (Dodat *et al.*, 2021). This unusual difference between the two bone types raises questions and may reflect either dietary variation or recent biological changes. Such results deserve more research in the future.

DISCUSSION

Estimating the diet of Les Pradelles Neandertals

The Ca isotopic composition of all individuals reflects a homogeneous population, with no clear evidence of dietary differences between individuals. No outliers are observed, as all individuals fall within the lower range of carnivore values. Then we chose to analyze the individuals collectively when estimating the proportion of

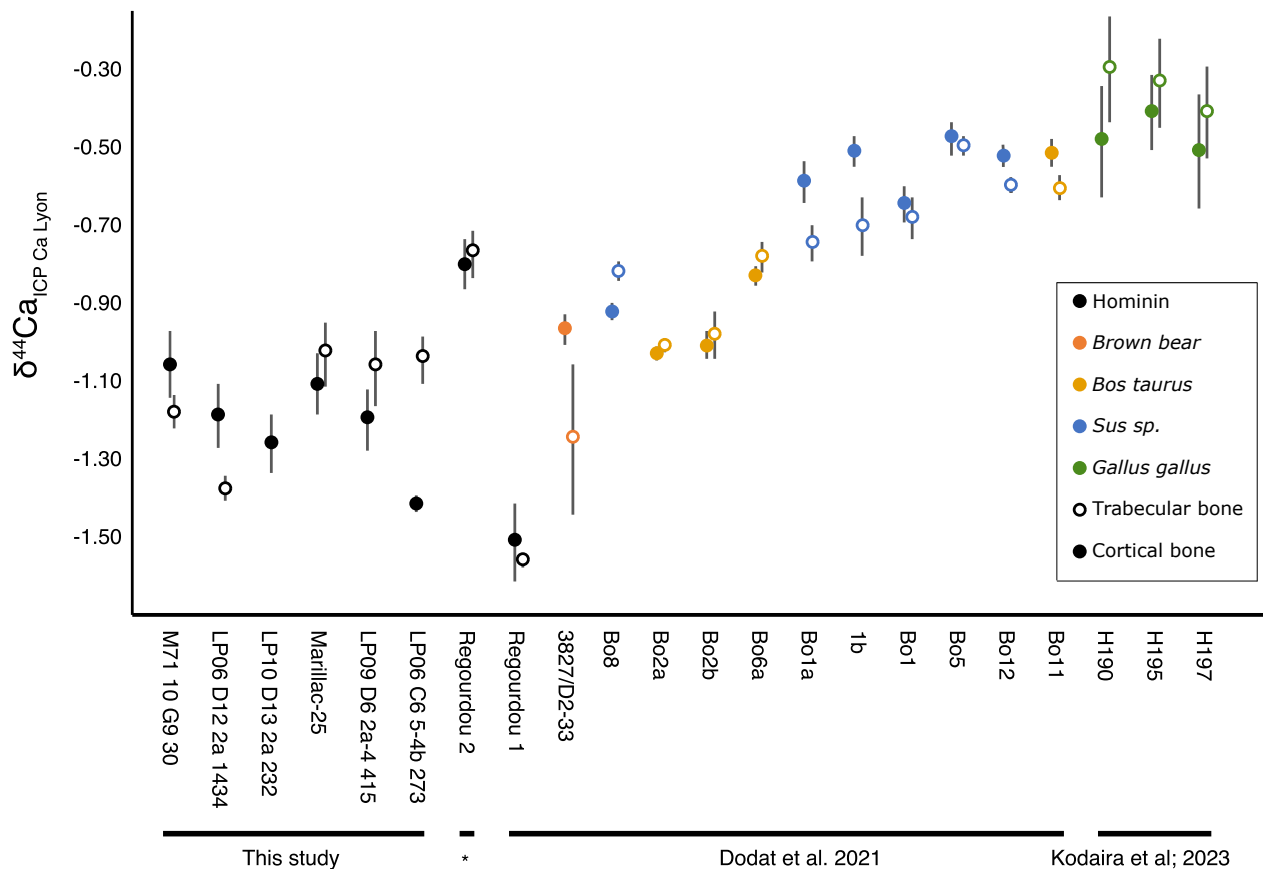


Fig. 3 – Comparaison des $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os cortical et de l'os spongieux, compilés d'après la littérature (Dodat *et al.*, 2021, 2024 ; Kodaira *et al.*, 2023). Le symbole * représente une donnée de Dodat *et al.*, 2024.

Fig. 3 – Comparison of $\delta^{44}\text{Ca}$ values (‰ relative to ICP Ca Lyon) from cortical bone and trabecular bone compiled from the literature (Dodat *et al.*, 2021; 2024 ; Kodaira *et al.*, 2023; Dodat *et al.* 2024). The * symbol represent data from Dodat *et al.* 2024.

l'os cortical et l'os trabéculaire ne reflètent pas un régime alimentaire à long terme, mais plutôt un instantané de la dernière année de la vie de l'individu. Bien qu'il/elle ait livré la composition isotopique moyenne la plus élevée de tous les Néandertaliens analysés ici ($\delta^{44}\text{Ca}$ moyen = -1,07 ‰), cette valeur $\delta^{44}\text{Ca}$ se situe dans la partie basse des carnivores, comme pour les trois individus adultes (ou potentiellement adultes) décrits ci-dessus (fig. 2).

L'individu « LP06 C6 5-4b #273 »

L'individu LP06 C6 5-4b #273 (simplifié en LP06-C par la suite) présente la plus grande différence de composition isotopique entre l'os cortical et l'os trabéculaire (-1,41 ‰ et -1,07 ‰, respectivement, soit une différence de 0,34 ‰). Cette différence englobe toute la gamme des valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ mesurées pour les Néandertaliens des Pradelles (fig. 2). Malgré cette différence significative entre les deux échantillons, chacun d'entre eux se situe dans la variabilité observée pour les autres valeurs néandertaliennes.

Les analyses simultanées de l'os cortical et de l'os trabéculaire sont rares et n'ont été réalisées qu'aux Pradelles ainsi que sur les deux individus néandertaliens du Regourdou (Dodat *et al.*, 2024). Compte tenu du nombre limité d'échantillons d'hominines, nous avons décidé d'inclure dans la figure 3 les données archéologiques

diétary sources using the MixSIAR model described in "Statistical analysis". Three different models were tested:

The first model considers both cortical and trabecular bone values of Neandertals and three sources: digastric herbivore, monogastric herbivore and AGB (Fig 4. A.)

The second model includes only cortical bone values of Neandertal and three sources: digastric herbivore, monogastric herbivore and AGB (Fig 4. B.)

The third model includes only trabecular bone values of Neandertal and three sources: digastric herbivore, monogastric herbivore and AGB (Fig 4. C.).

The MixSIAR model confirms that Neandertals at Les Pradelles occupied a top predator trophic position, with close to 70% of diet derived from animals (Fig. 4A). This is consistent with both the archaeological and isotopic evidence reported for Neandertals. When considering the proportion of more specific resources, the model lacks the ability to correctly estimate proportion of different herbivore groups, although polygastric contribution look slightly more important when all the data are considered (Fig. 4A), this proportion varies according to the bone type considered. This tendency is even more pronounced when considering cortical bone only (Fig. 4B), whereas both mono- and poly-gastric have similar contribution when considering trabecular bone only (Fig. 4C). This difference could indicate a change in the diet during the last years of life, which are best recorded in trabecular

et modernes disponibles sur les espèces animales afin de mieux contraindre la variabilité entre ces deux compartiments osseux (Dodat *et al.*, 2021, 2024 ; Kodaira *et al.*, 2023). Parmi ceux-ci, LP06-C présente la plus grande différence entre l'os cortical et l'os trabéculaire. En moyenne, la différence en valeur absolue observée entre l'os cortical et l'os trabéculaire est de $0,1 \pm 0,05 \%$ (± 1 SE, à l'exclusion de LP06-C). La différence cortical-trabéculaire de LP06-C est donc quatre fois supérieure à la normale. Seul un ours brun de site de Regourdou (Dodat *et al.*, 2021) présente une différence comparable ($\Delta\text{Ca}_{\text{cortical-trabéculaire}} = 0,28 \%$, soit environ trois fois plus que la normale). Cependant, les habitudes alimentaires et d'hibernation des ours bruns peuvent avoir affecté la valeur isotopique du Ca de manière différente de celle ayant impacté les Néandertaliens des Pradelles (Dodat *et al.*, 2021). Cette différence inhabituelle entre les deux types d'os soulève des questions et pourrait refléter soit une variation alimentaire, soit des changements biologiques récents. De tels résultats mériteront à l'avenir des recherches approfondies.

DISCUSSION

Estimation du régime alimentaire des Néandertaliens des Pradelles

La composition isotopique du Ca de l'ensemble des vestiges reflète une population homogène, sans indices clairs de différences alimentaires entre les individus. Aucune valeur aberrante n'est observée, tous les individus se situant dans la partie basse des valeurs des carnivores. Nous avons donc choisi d'analyser les individus collectivement lors de l'estimation de la proportion des sources alimentaires à l'aide du modèle MixSIAR décrit plus haut. Trois modèles différents ont été testés :

Le premier modèle prend en compte les valeurs de l'os cortical et de l'os trabéculaire des Néandertaliens ainsi que trois sources alimentaires que sont : les herbivores polygastriques, les herbivores monogastriques et la biomasse végétal aérienne (AGB ; fig. 4A).

Le deuxième modèle inclut uniquement les valeurs de l'os cortical des Néandertaliens ainsi que les trois mêmes sources (fig. 4B).

Le troisième modèle inclut uniquement les valeurs de l'os trabéculaire des Néandertaliens ainsi que les trois mêmes sources (fig. 4C).

Le modèle MixSIAR confirme que les Néandertaliens des Pradelles occupaient une position trophique de super prédateur, avec près de 70 % de leur régime alimentaire issu de sources animales (fig. 4A). Cela est cohérent avec les indices archéologiques et isotopiques associés aux Néandertaliens. Lorsque l'on tente de considérer des proportions plus spécifiques de ressources, le modèle peine à estimer correctement la proportion des différents groupes d'herbivores, bien que la contribution des polygastriques semble légèrement plus importante lorsque toutes les données sont prises en compte (fig. 4A). Cette proportion

bone (Fig. 4C) comparée avec earlier periods, which are still recorded in cortical bone (Fig. 4B), the diet being first dominated by polygastric animals and then more balanced with monogastric and polygastric animals. However, the large difference in $\delta^{44}\text{Ca}$ values observed between the cortical and trabecular bone of individual LP06-C may modulate the importance of a given source without reflecting a change at a group scale. Test runs excluding LP06-C have the same profile as those including LP06-C (Annex III), confirming that LP06-C does not influence the difference between the cortical model (Fig. 4A) and the trabecular model (Fig. 4C). Moreover, the low trabecular $\delta^{44}\text{Ca}$ values of LP06-D compared with the two other individuals (M-25 and LP09-D) may explain the difficulty encountered by the model to estimate the diet when only trabecular bone $\delta^{44}\text{Ca}$ values are used.

The MixSIAR model does not manage to clearly distinguish the different sources in the diet of Les Pradelles Neandertals. However, based on the theoretical trophic offset of -0.3‰ between a prey and its predators established by Martin *et al.* (2018), it is possible to exclude reindeer as a major dietary source since the average difference in Ca isotopic composition between reindeer and Neandertals is only -0.16‰ (Table 2). Horses and bovids appear to be the most likely candidates (respectively -0.35‰ and -0.27‰ compared with Neandertal). Two Neandertal samples are compatible with a diet based on reindeer (LP06-C cortical samples and LP06-D trabecular samples with respective difference of -0.39‰ and -0.35‰, Table 2; Annex I). The isotopic overlap between horse and bovids as well as their dispersal contributes to the low reliance of the mixing model. This conclusion is consistent with the C and N data, raising doubts on the hypothesis that these five individuals were the primary accumulators of the reindeer remains. It therefore allows us to hypothesise that these individuals belong to a different group or subgroup from the one responsible for the accumulation of reindeer, such results open the question of the existence of an exo-cannibalism (White, 1992; Boulestin, 1999) at Les Pradelles. Nevertheless, the difference observed between the cortical and the trabecular $\delta^{44}\text{Ca}$ values could indicate a change in the diet during the last years of life. This shift appears to be from a “polygastric” to a “monogastric” based diet for M25, LP09-D and LP06-C whereas the opposite pattern is observed for LP06-D. This support the idea of seasonal variation in the diet.

The LP06-C case

If both cortical and trabecular bone $\delta^{44}\text{Ca}$ values place the individual LP06-C within the higher part of the food web, consistent with a carnivorous diet, there is a significant and noticeable difference between cortical and trabecular bone $\delta^{44}\text{Ca}$ values for this individual. This difference corresponds to a trophic level enrichment or a change in major prey species. Considering these results and our knowledge, it is yet impossible to identify the mechanism underlying this large difference, but several hypotheses can be explored.

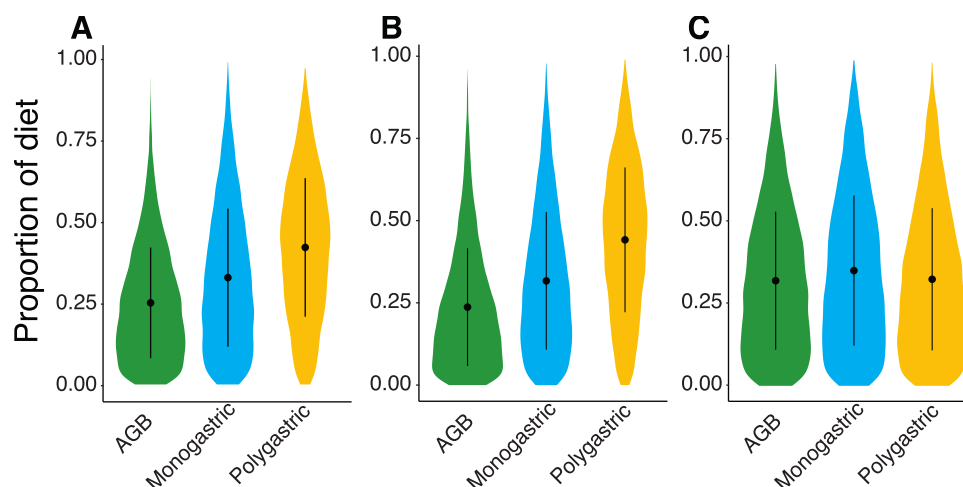


Fig. 4 – Diagrammes en violon représentant l'estimations des différentes sources alimentaires pour l'ensemble des échantillons néandertaliens des Pradelles (A), pour les valeurs d'os corticales uniquement (B) et pour les valeurs d'os trabéculaires uniquement (C). Le modèle considère trois sources alimentaires, telles que décrites en section 2.4 (Analyse statistique) : deux sources dérivées des valeurs de $\delta^{44}\text{Ca}$ des os de la faune fossile et une source basée sur la valeur moyenne de l'AGB des plantes européennes modernes. Les points indiquent les probabilités moyennes et la ligne verticale est tracée entre le deuxième et troisième quartiles.

Fig. 4 – Violin plots showing diet proportion estimates for all Neandertal samples from Les Pradelles (A); for cortical values only (B); for trabecular values only (C). The model considers three dietary sources, as describe in 2.4 (Statistical analysis), two derived from fossil fauna bone $\delta^{44}\text{Ca}$ values and one from $\delta^{44}\text{Ca}$ AGB mean value of moderne European plants. Dots indicate mean probabilities and the vertical line is drawn between the second and third quartiles.

varie cependant en fonction du type d'os considéré. Cette tendance est encore plus marquée lorsque l'on ne considère que l'os cortical (fig. 4B), alors que les herbivores mono- et polygastriques ont une contribution similaire lorsque l'on ne considère que l'os trabéculaire (fig. 4C). Cette différence pourrait indiquer un changement dans le régime alimentaire au cours des dernières années de la vie, mieux enregistré dans l'os trabéculaire (fig. 4C) par rapport aux périodes antérieures, encore enregistrées dans l'os cortical (fig. 4B), le régime étant d'abord dominé par les animaux polygastriques, puis plus équilibré entre monogastriques et polygastriques. Cependant, la grande différence des valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ observée entre l'os cortical et l'os trabéculaire de l'individu LP06-C pourrait influencer le modèle sans refléter un changement à l'échelle du groupe. Des tests excluant LP06-C présentent le même profil que ceux incluant LP06-C (annexe III), confirmant que LP06-C n'influence pas la différence entre le modèle cortical (fig. 4A) et le modèle trabéculaire (fig. 4C). Par ailleurs, les faibles valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os trabéculaire de LP06-D par rapport aux deux autres individus (M-25 et LP09-D) pourraient expliquer la difficulté rencontrée par le modèle pour estimer le régime alimentaire lorsque seules les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os trabéculaire sont utilisées.

Le modèle MixSIAR ne parvient pas à distinguer clairement les différentes sources dans le régime alimentaire des Néandertaliens des Pradelles. Cependant, sur la base du décalage trophique théorique de -0,3 ‰ entre une proie et son prédateur, établi par Martin *et al.* (2018), il est possible d'exclure le renne comme source alimentaire majeure, car la différence moyenne de composition isotopique du Ca entre le renne et les Néandertaliens n'est que de -0,16 ‰ (tabl. 2). Les chevaux

A physiological modification

The body's Ca cycle is intense and highly regulated, with various alterations occurring depending on the stage of life, which can be:

After puberty, marked by a major acceleration and throughout most of the adult stage there is a balance between resorption and formation. Finally bone mass declines after menopause for women or after 65 years for men (Heaney *et al.*, 2001).

Pregnancy and breastfeeding are periods during when maternal Ca distribution is disturbed. Recent studies show that there is a decrease of the $\Delta^{44}\text{Ca}_{\text{feed-bone}}$ values from -0.57 ‰ to -0.28‰ for pregnant sow (Hassler *et al.*, 2021).

Many pathologies influence bone resorption either increasing (hypermineralising) or decreasing (hypomineralising) bone mass balance. At Les Pradelles, at least one individual, mainly represented by a left part of the frontal bone (M78 D08 9a (ie 2a) # 94), had a grade 2 of hyperostosis frontalis interna (Garraïda *et al.*, 2014b). Unfortunately, it is for the moment impossible to know if LP06-C (LP06 C6 5-4b # 273) and M78 D08 9a (ie 2a) # 94 belong to the same individual (even if this does not seem to be the simplest hypothesis considering the morphological differences between the two fossils).

The absence of precise age and sex estimation for the LP06-C individual, does not allow to state whether the body Ca cycle of the Neandertal was at equilibrium or not, so the hypothesis of an unbalanced Ca cycle cannot be ruled out. It is important to note that for one of us (BM), the morphology of LP06-C seems in adequation to the one of a non-adult but a peri- to early post-puberty

et les bovidés apparaissent ici comme les candidats les plus probables (respectivement -0,35 ‰ et -0,27 ‰ par rapport aux Néandertaliens), bien que deux échantillons néandertaliens soient compatibles avec un régime alimentaire basé sur le renne (LP06-C pour l'os cortical et LP06-D pour l'os trabéculaire, avec des différences respectives de -0,39 ‰ et -0,35 ‰ : tabl. 2 ; annexe I). Le chevauchement isotopique entre le cheval et les bovidés, ainsi que leur dispersion, contribuent à la faible fiabilité du modèle de mélange. Cette conclusion est cohérente avec les données C et N, remettant en question l'hypothèse selon laquelle ces cinq individus étaient les principaux accumulateurs des restes de rennes. Elle permet donc d'envisager que ces individus appartiennent à un groupe ou sous-groupe distinct de celui responsable de l'accumulation des rennes, ouvrant la question de l'existence d'un exocannibalisme (White, 1992 ; Boulestin, 1999) aux Pradelles. Néanmoins, la différence observée entre les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os cortical et de l'os trabéculaire pourrait indiquer un changement dans le régime alimentaire au cours des dernières années de la vie. Le régime semble passer d'une diète « polygastrique » à une diète « monogastrique » pour M25, LP09-D et LP06-C, tandis qu'un schéma inverse est observé pour LP06-D. Cela soutient l'idée d'une variation saisonnière dans le régime alimentaire.

Le cas de « LP06-C »

Si les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os cortical et de l'os trabéculaire placent l'individu LP06-C dans la partie supérieure de la chaîne trophique, résultat cohérent avec un régime carnivore, il existe, nous l'avons vu, une différence significative et notable entre les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os cortical et de l'os trabéculaire pour cet individu. Cette différence correspond à un enrichissement de niveau trophique ou à un changement de proie principale. En considérant ces résultats à l'aune des connaissances actuelles il est impossible d'identifier le mécanisme sous-jacent à une telle différence. Toutefois plusieurs hypothèses peuvent être explorées.

Une modification physiologique

Le cycle du Ca dans le corps est intense et hautement régulé, avec diverses modifications selon le stade de la vie :

Après la puberté, marquée par une accélération majeure, et pendant la majeure partie de l'âge adulte, il existe un équilibre entre la résorption et la formation osseuse. Enfin, la masse osseuse diminue après la ménopause chez les femmes, ou après 65 ans chez les hommes (Heaney *et al.*, 2001).

La grossesse et l'allaitement sont des périodes où la distribution du Ca maternel est perturbée. Des études récentes montrent une diminution des valeurs $\Delta^{44}\text{Ca}_{\text{alim-ent}}$ de -0,57 ‰ à -0,28 ‰ chez la truie gestante (Hassler *et al.*, 2021).

individual and may support the hypothesis of a non-equilibrium in the body Ca cycle.

A major change in diet

Since bone Ca isotopic composition is directly linked to the diet and because trabecular turnover is faster than cortical turnover, any recent dietary change would first be reflected in trabecular bone. In this case, a change from a highly carnivorous diet with polygastric species consumption to a more monogastric or less carnivorous diet would have increased the trabecular bone $\delta^{44}\text{Ca}$ value more than that of the cortical bone $\delta^{44}\text{Ca}$ value.

Integration of Ca with C and N isotopic data

To refine the dietary reconstruction of Les Pradelles Neandertal individuals, we combined the Ca isotopic data with previously published C and N isotopic data (Bocherens *et al.*, 1991, 2005; Fizet *et al.*, 1995). Mean values for each group are used, because no direct correspondence could be established between the specimens analysed for C and N and those analysed for Ca (Annex II). Taxa lacking data for at least one of the isotopic systems were excluded from the analysis. Finally, only three herbivorous species – reindeer, horse, and bovid – were used for diet reconstruction.

Figure 5 presents the $\delta^{44}\text{Ca}$ values as a function of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, represented by the mean values and standard deviations for the considered groups. The $\delta^{15}\text{N}$ values in combination with the $\delta^{44}\text{Ca}$ values allow a clear distinction between the different trophic groups (herbivorous and carnivorous) in agreement with the previous conclusion reached by considering $\delta^{44}\text{Ca}$ values alone or the combination of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (Fig. 5. A. Bocherens *et al.*, 2005). In contrast, $\delta^{13}\text{C}$ values combined with $\delta^{44}\text{Ca}$ values do not allow clear distinction even if a common pattern is observed, i.e., hyena, wolf and Neandertals having the highest $\delta^{13}\text{C}$ values and the lowest $\delta^{44}\text{Ca}$ values (Fig. 5B). Previous studies on extra-European sites have demonstrated that the joint use of Ca and C isotopic composition succeeds in distinguishing the ecological niche partitioning (Martin *et al.*, 2018; Hu *et al.*, 2022). This has also been observed in Europe for Cueva de los Moros 1 (Gabasa, Spain, Jaouen *et al.*, 2022; Dodat *et al.*, 2025) where $\delta^{44}\text{Ca}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values separate the cave species from the others. The absence of clear Ca and C partitioning at Les Pradelles suggests a less specialised living area for the studied groups. However, in the absence of direct correspondence between the samples, these conclusions should be treated with caution. Multiple MixSIAR models have been used for reconstructing both Neandertal and carnivorous diets at Les Pradelles using $\delta^{44}\text{Ca}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. Reaching a clear conclusion regarding wolf diet is challenging, as each isotopic system identifies a different primary food source (Annex IV). This discrepancy between isotopic systems, combined with the high variability observed for $\delta^{44}\text{Ca}$ values – in contrast to the low variability observed for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values

De nombreuses pathologies influencent la résorption osseuse, soit en augmentant (hyperminéralisation), soit en diminuant (hypominéralisation) l'équilibre de la masse osseuse. Aux Pradelles, au moins un individu, principalement représenté par une partie gauche d'os frontal (M78 D08 9a [2a] #94), présentait un grade 2 d'hyperostose frontale interne (Garraïda *et al.*, 2014b). Malheureusement, il est pour l'instant impossible de savoir si LP06-C et « M78 D08 9a (2a) #94 » appartiennent au même individu (même si cela ne semble pas être l'hypothèse la plus évidente au regard des différences morphologiques existant entre les deux fossiles).

L'absence d'estimation précise de l'âge et du sexe pour l'individu LP06-C ne permet pas d'affirmer si le cycle du Ca de ce Néandertalien était à l'équilibre ou non, de sorte que l'hypothèse d'un déséquilibre du cycle du Ca ne peut être écartée. Il est important de noter que pour l'un d'entre nous (B. Maureille), la morphologie de LP06-C semble compatible avec celle d'un individu non adulte, mais péri- ou post-pubère précoce, ce qui pourrait soutenir l'hypothèse d'un déséquilibre (liée à la croissance) dans le cycle du Ca corporel.

Un changement majeur dans le régime alimentaire

Dans la mesure où la composition isotopique du Ca osseux est directement liée au régime alimentaire et que le renouvellement de l'os trabéculaire est plus rapide que celui de l'os cortical, tout changement récent du régime alimentaire serait d'abord visible dans l'os trabéculaire. Dans ce cas, le passage d'un régime très carnivore avec consommation d'espèces polygastriques à un régime plus monogastrique ou moins carnivore aurait pu faire augmenter la valeur $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os trabéculaire plus significativement que celle de l'os cortical.

Intégration des données isotopiques Ca avec C et N

Pour affiner la reconstruction alimentaire des individus néandertaliens des Pradelles, nous avons combiné les données isotopiques Ca avec les données isotopiques C et N précédemment publiées (Bocherens *et al.*, 1991, 2005 ; Fizet *et al.*, 1995). Les valeurs moyennes pour chaque groupe ont été utilisées, car aucune correspondance directe n'a pu être établie entre les spécimens analysés pour le C et N et ceux analysés pour le Ca (annexe II). Les taxons pour lesquels des données manquaient pour au moins un des systèmes isotopiques ont été exclus de l'analyse. Ainsi, seules trois espèces d'herbivores (renne, cheval et bovidé) ont été utilisées pour la reconstruction alimentaire.

La figure 5 présente les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ en fonction des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, représentées par les valeurs moyennes et les écarts-types pour les groupes considérés. Les valeurs $\delta^{15}\text{N}$, combinées aux valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$, permettent une distinction claire entre les différents niveaux trophiques (herbivores et carnivores), en accord avec les conclusions précédentes, atteintes en considérant

– is noteworthy (Fig. 5). One possible explanation lies in the difference in sample sizes: while $\delta^{44}\text{Ca}$ values were obtained from seven specimens, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were available from only three wolf specimens. The small sample size for C and N isotopic composition may not represent the wolf group at Les Pradelles, thus limiting dietary interpretations. The combined use of all three isotopic systems, strongly influenced by the Ca isotopic composition, reveals significant dietary variability for wolves. Compared to the wolf, the hyena collection of specimens was smaller and more homogeneous, consisting of two $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values and three $\delta^{44}\text{Ca}$ values. All isotopic systems indicate that reindeer represented only a minor component of the hyena diet, with the equid/mammoth group constituting the major dietary component in three out of four models (Annex III).

To reconstruct Neandertals prey selection, we focused exclusively on $\delta^{44}\text{Ca}$ values of cortical bone, as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values are obtained from cortical bone collagen and are more reflective of a long-term diet. Four different models were tested using the three isotopic systems together (Fig. 6A-C). As previously highlighted, N isotopic composition is the most discriminant (Fig. 6A-C), indicating a preferential consumption of bovids, followed by horse, reindeer being an occasional or even absent dietary component. C and Ca isotopic compositions together also suggested a slight preference for horse and bovid over reindeer (Fig. 6D). It is important to note that this model does not consider plant sources, which could lead to an over-representation of certain sources (mainly horses), particularly for Ca isotopes.

While C, N, and Ca isotopic compositions consistently place the Les Pradelles Neandertals at the top of the food chain, the limited impact of reindeer in their diet remains striking. Similarly, carnivores – wolves and hyenas – exhibited a low reliance on reindeer, except for some wolf specimens, with a preference for horses and bovids.

CONCLUSION

The use of Ca isotopic compositions supports the conclusion previously drawn from C and N isotopic compositions regarding the dietary reconstruction of Les Pradelles Neandertals. Our results indicate that they had a diet dominated by animal products. Using Ca isotopic compositions only, it is difficult to identify a preference for one of the animal sources, but reindeer appears to be the least likely candidate. The compilation of Ca, C and N isotopic data points to a preference for horse and bovid consumption. All the individuals appear to share a similar diet, with no distinction observed between age groups. The Marillac-25 is immature (a pre-puberty individual following extant standards) and does not show any difference in Ca isotopic composition compared to the other individuals. The similarity between the cortical bone and the trabecular bone for this immature and two mature individuals suggests a relative dietary stability over time for

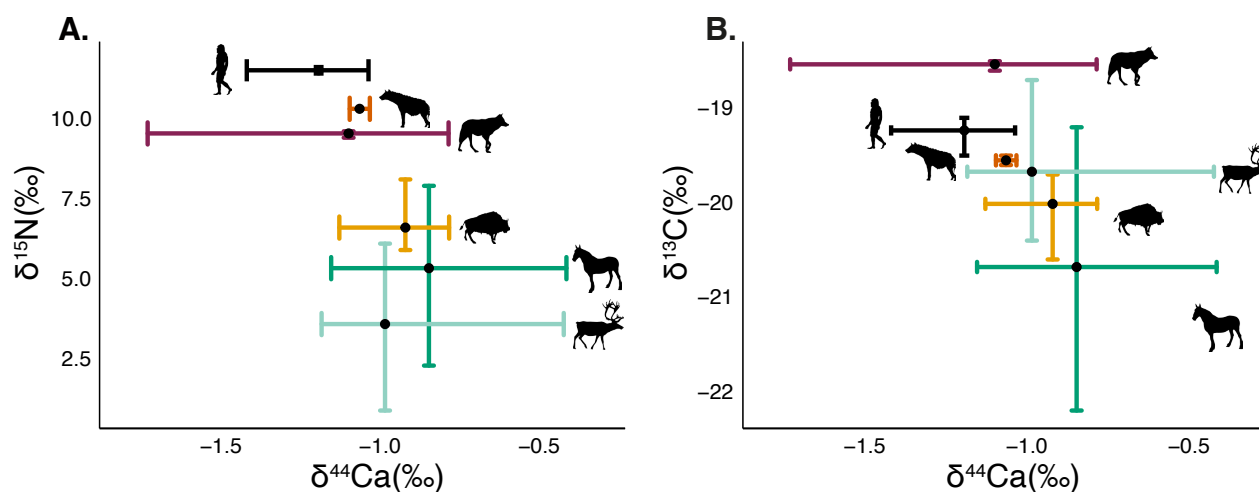


Fig. 5 – Comparaison de $\delta^{15}\text{N}$ (A) et $\delta^{13}\text{C}$ (B) avec $\delta^{44}\text{Ca}$ aux Pradelles.

Comme aucune correspondance n'a pu être établie entre nos échantillons et les précédents, une estimation a été réalisée par taxon.

Fig. 5 – Comparison of $\delta^{15}\text{N}$ (A) and $\delta^{13}\text{C}$ (B) values with Ca values at Les Pradelles.

As no correspondence between ours and previous samples is possible, an estimated average value by taxa is calculated.

uniquement les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ ou la combinaison des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (fig. 5A : Bocherens *et al.*, 2005). En revanche, les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ combinées aux valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ ne permettent pas une distinction claire, bien qu'un schéma commun puisse être observé, à savoir que l'hyène, le loup et les Néandertaliens montrent les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ les plus élevées et les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ les plus basses (fig. 5B). Des études antérieures sur des sites extra-européens ont démontré que l'utilisation conjointe des compositions isotopiques du Ca et C permet de distinguer un partitionnement des niches écologiques (Martin *et al.*, 2018 ; Hu *et al.*, 2022). Cela a également été observé en Europe pour la Cueva de los Moros 1 (Gabasa, Espagne : Jaouen *et al.*, 2022 ; Dodat *et al.*, 2025), où les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ et $\delta^{13}\text{C}$ permettent de distinguer les espèces de cavernicole des autres espèces. L'absence de structuration claire avec Ca et C aux Pradelles suggère une moindre spécialisation de l'aire de vie pour les groupes étudiés. Cependant, en l'absence de correspondance directe entre les échantillons, ces conclusions doivent être traitées avec prudence. Plusieurs modèles MixSIAR ont été utilisés pour reconstituer les régimes alimentaires des Néandertaliens et des carnivores des Pradelles à l'aide des valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Parvenir à une conclusion claire concernant le régime alimentaire du loup est complexe, car chaque système isotopique identifie une source alimentaire principale différente (annexe IV). Cette discordance entre les systèmes isotopiques, combinée à la forte variabilité observée pour les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ – en opposition avec la faible variabilité observée pour les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ – est particulièrement notable (fig. 5). Une explication possible réside dans la différence de taille des échantillons : alors que les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ ont été obtenues à partir de sept spécimens, les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ n'étaient disponibles que pour trois spécimens de loup. Ainsi, la petite taille de l'échantillon disponible pour les compositions isotopiques C et N du groupe de loups des Pradelles restreint sans doute sa représentativité, limitant ainsi les

these individuals. However, the large difference between cortical and trabecular bone for the individual LP06-C is noteworthy, reflecting a change in feeding behavior or physiological changes, although neither hypothesis can yet be preferred. Except for the cortical bone of LP06-C and the trabecular bone of LP06-D, none of the Neanderthal samples is suitable with the hypothesis of extensive reindeer consumption. This is consistent with the hypothesis of exocannibalism, whereby the individuals recovered at the site do not belong to the group responsible for the reindeer accumulation but instead belong to a different group or subgroup. This interpretation is consistent with observations reported from other Neanderthal sites documenting cannibalism (e.g. Cosnefroy *et al.*, 2025). However, alternative hypothesis should be considered. The seasonal exploitation of reindeer could explain these results; reindeer may have provided an abundant food source over a short period while the group was passing through the site without representing the main component of this population's long-term diet. Other resources may have been exploited once the group moved on; the overall diet consisted of a combination of reindeer and additional, unidentified, food sources. The hypothesis of a recent change in diet may be particularly supported for individual LP06-C and to some extent by LP06-D. For instance, even if Chez Pinaud (Jonzac, Southwest of France; Airvaux, 2004; Jaubert *et al.*, 2008) Upper Pleistocene site has Quina human occupations probably chronologically a little bit earlier, new fieldwork and research have demonstrated the importance of large ungulates (horses and bison) in the hunted faunal spectrum (ie 30% of the ungulate NISP; Rendu *et al.*, 2023) and to the Neanderthal diet in a kill site dominated by reindeer. This observation brings the two sites into closer alignment and calls for a reassessment of interpretations made at other sites where the faunal assemblage is dominated by reindeer.

More generally, our results demonstrate the complementarity of Ca, C and N isotopes in providing information

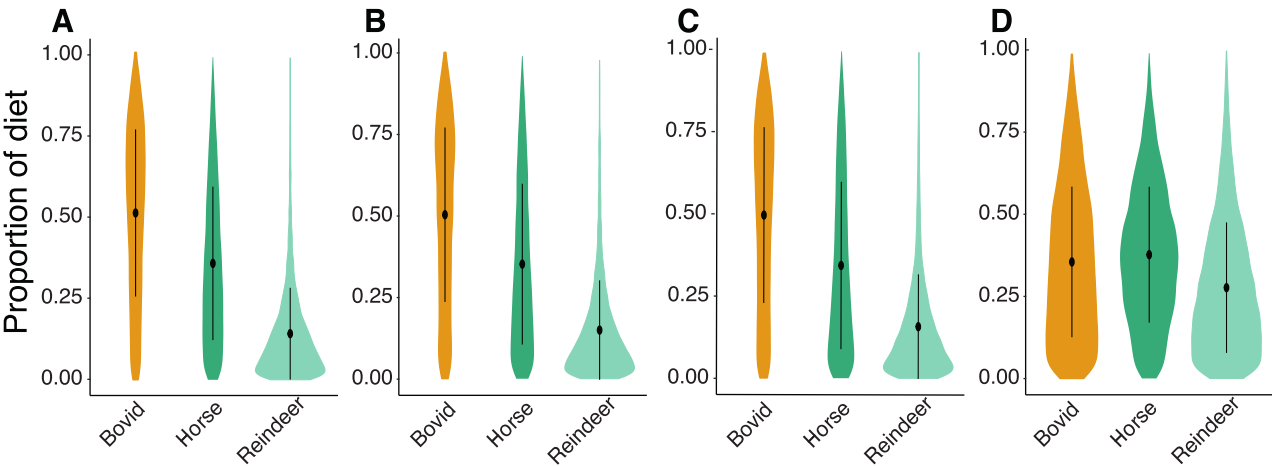


Fig. 6 – Diagrammes en violon représentant les proportions de l'alimentation des Néandertaliens des Pradelles en utilisant : A) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$; B) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$; C) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$; D) les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$.

Fig. 6 – Violin plots presenting diet proportion estimates for Les Pradelles Neandertals using: A) $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values; B) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values; C) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values; D) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values.

interprétations. L'utilisation conjointe des trois systèmes isotopiques, fortement influencée par la composition isotopique du Ca, révèle une variabilité alimentaire importante pour les loups. En comparaison, l'échantillonnage des hyènes était plus restreint et homogène, composé de deux valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ et de trois valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$. Tous les systèmes isotopiques indiquent que le renne ne représentait qu'une composante mineure du régime alimentaire de l'hyène, le groupe équidé/mammouth constituant la composante majeure dans trois des quatre modèles (annexe V).

Pour reconstituer la sélection des proies par les Néandertaliens, nous nous sommes concentrés exclusivement sur les valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ de l'os cortical, car les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont obtenues à partir du collagène de l'os cortical et reflètent avant tout un régime alimentaire sur le long terme. Quatre modèles différents ont été testés en utilisant les trois systèmes isotopiques ensemble (fig. 6A-C). Comme souligné précédemment, la composition isotopique de l'azote est la plus discriminante (fig. 6A-C), indiquant une consommation préférentielle de bovidés, suivie du cheval, le renne n'étant qu'une composante occasionnelle, voire absente. Les compositions isotopiques en C et Ca suggèrent également une légère préférence pour le cheval et les bovidés par rapport au renne (fig. 6D). Il est important de noter que ce modèle ne tient pas compte des sources végétales, ce qui pourrait conduire à une surreprésentation de certaines sources (principalement les chevaux), en particulier pour les isotopes du Ca.

Bien que les compositions isotopiques C, N et Ca placent sans ambiguïté les Néandertaliens des Pradelles au sommet de la chaîne alimentaire, la faible implication du renne dans leur régime alimentaire reste frappante. De même, les carnivores (loups et hyènes) ont montré une faible dépendance au renne – à l'exception de certains spécimens de loup – et une préférence pour les chevaux et les bovidés.

on Neandertal diet, while also highlighting certain technical issues. To maximise the NMI, we focused our sampling on the femoral diaphysis of human remains, preventing any direct comparison with samples previously analysed for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, which limits our interpretation. Despite the contribution of this new study, questions remain regarding the origin of the Neandertals recovered at Les Pradelles. Geochemical analyses of indicators of regional origin, such as strontium or sulphur, could greatly improve our understanding of the site. Furthermore, if new research is conducted on collagen samples, recent advances in compound-specific isotope analysis of collagen amino acids may offer additional insights.

Acknowledgments. Les Pradelles (2002–2012) fieldwork, led by B. Maureille and A. E. Mann, was carried out with support from the Ministry of Culture (DRAC Poitou-Charentes), the CNRS (Centre National de Recherche Scientifique), Bordeaux 1 University and Princeton University as part of the "Princeton in Bordeaux" Summer School (A. E. Mann and B. Maureille, Co-PI). We thank the Service Régional de l'Archéologie Nouvelle Aquitaine for permission to sample the faunal and Neandertal collections from Les Pradelles. B.M. and P.-J.D. received support from the Research Program of the Nouvelle Aquitaine Region: ICAP Isotopes du calcium et anthropo-biologie au Paléolithique moyen (convention n° 2019-1R40208). V.B. and P.-J.D. received support from the project 80|Prime of the CNRS. P.-J.D. researches have been funded by the CNRS Mission pour les initiatives transverses et interdisciplinaires. Neandertal researches of B.M. also received supports from the Nouvelle-Aquitaine regional project: 'ADNER', convention no. AAPR2021-2020-11779310 and by the French Government in the framework of the University of Bordeaux's IdEx 'Investments for the Future' program/GPR 'Human Past'. This publication also contributes to the results of the Quina World project (G. Guérin, PI) funded by the European Research Council (ERC, grant agreement no 851793) in the framework of the program innovation Horizon 2020 of the European Union. Finally, we thank the two anonymous reviewers for their very helpful comments, which have enhanced the scientific quality of our contribution.

CONCLUSION

L'utilisation des compositions isotopiques du Ca confirme les conclusions précédemment tirées des compositions isotopiques C et N concernant la reconstruction alimentaire des Néandertaliens des Pradelles. Nos résultats convergent pour définir un régime alimentaire dominé par des produits animaux. En utilisant les seules compositions isotopiques du Ca, il est difficile d'identifier une préférence pour l'une ou l'autre des sources animales, mais le renne semble être le candidat le moins probable. La compilation des données isotopiques Ca, C et N pointe vers une préférence pour la consommation de cheval et de bovidés. Tous les individus semblent partager un régime similaire, sans distinction observée entre les groupes d'âge. L'échantillon « Marillac-25 », bien qu'immature (ou « pré-pubère » selon les normes actuelles), ne montre aucune différence dans la composition isotopique du Ca par rapport aux autres individus. La similitude entre l'os cortical et l'os trabéculaire pour cet individu immature et deux individus matures suggère une stabilité alimentaire relative dans le temps pour ces individus. Cependant, la grande différence entre les mesures réalisées sur l'os cortical et l'os trabéculaire pour l'individu LP06-C doit être soulignée ; elle pourrait refléter un changement de comportement alimentaire ou des changements physiologiques, bien qu'aucune de ces hypothèses ne puisse être privilégiée. À l'exception de l'os cortical de LP06-C et de l'os trabéculaire de LP06-D, aucun des échantillons néandertaliens n'est compatible avec l'hypothèse d'une consommation intensive de renne. Pour nous, cela pourrait être cohérent avec l'hypothèse de l'exocannibalisme, selon laquelle les individus découverts sur le site n'appartiendraient pas au groupe responsable de l'accumulation des rennes, mais plutôt à un groupe ou sous-groupe distinct. Cette interprétation est cohérente avec les observations rapportées sur d'autres sites néandertaliens documentant le cannibalisme (ex. Cosnefroy *et al.*, 2025). Cependant, des hypothèses alternatives doivent être envisagées. Parmi elles, l'exploitation saisonnière du renne pourrait expliquer ces résultats : le renne aurait ainsi pu fournir une source alimentaire abondante sur une courte période, tandis que le groupe traversait le site, et ce sans représenter la composante principale du régime alimentaire de cette population sur le long terme. D'autres types de ressources pourraient avoir été exploités après leur séjour sur le site : le régime alimentaire global consisterait donc en une combinaison de renne et de ressources alimentaires complémentaires non identifiées. L'hypothèse d'un changement récent dans le régime alimentaire pourrait être particulièrement soutenue pour l'individu LP06-C et, dans une moindre mesure, pour LP06-D. Par ailleurs, bien que le site de Chez Pinaud à Jonzac (Charente-Maritime : Airvaux, 2004 ; Jaubert *et al.*, 2008) soit caractérisé par des occupations humaines également associées au technocomplexe Quina (mais dans une chronologie sans doute légèrement plus ancienne qu'aux

Pradelles), les nouveaux travaux de terrain et de recherche ont démontré l'importance des grands ongulés (chevaux et bisons) non seulement dans le spectre faunique chassé (soit 30 % du nombre de spécimens identifiés [NISP] pour les ongulés : Rendu *et al.*, 2023), mais aussi dans le régime alimentaire des Néandertaliens ayant séjourné sur ce « kill-site » dominé par le renne. Cette observation rapproche les deux sites et appelle à une réévaluation des interprétations faites sur d'autres sites où l'assemblage faunique est lui aussi dominé par le renne.

De manière plus générale, nos résultats démontrent la complémentarité des isotopes Ca, C et N et, malgré la mise en lumière de certaines limites techniques, leur capacité à fournir ensemble des informations sur le régime alimentaire des Néandertaliens. Afin de maximiser le nombre minimum d'individus (NMI), nous avons concentré notre échantillonnage sur les diaphyses fémorales des restes humains, empêchant toute comparaison directe avec les vestiges précédemment analysés pour les isotopes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ et limitant, de fait, nos interprétations. Malgré les apports de cette nouvelle étude, des questions subsistent concernant l'origine des Néandertaliens découverts aux Pradelles. Des analyses géochimiques d'indicateurs d'origine régionale, tels que le strontium ou le soufre, pourraient améliorer de manière significative notre compréhension du site. Par ailleurs, la poursuite des recherches menées notamment sur les échantillons de collagène pourra bénéficier des avancées récentes de l'analyse de la composition isotopique des acides aminés, approche susceptible d'offrir des éclairages supplémentaires sur les questions abordées ici.

Remerciements. Les fouilles conduites aux Pradelles (2002-2012), dirigées par B. Maureille et A. E. Mann, ont été réalisées avec le soutien du Ministère de la Culture (DRAC Poitou-Charentes), du CNRS, de l'Université Bordeaux 1 et de l'Université de Princeton, dans le cadre de la Summer School « Princeton in Bordeaux » (A. E. Mann et B. Maureille, dir.). Nous remercions le service régional de l'archéologie de Nouvelle-Aquitaine pour les autorisations d'échantillonnage des collections fauniques et anthropologiques des Pradelles. B. M. et P.-J. D. ont bénéficié du soutien du Programme de Recherche de la Région Nouvelle-Aquitaine « ICAP - Isotopes du calcium et anthropo-biologie au Paléolithique moyen » (convention n° 2019-1R40208). V. B. et P.-J. D. ont bénéficié du soutien du projet 80|Prime du CNRS. Les recherches de P.-J. D. ont été financées par le CNRS (Mission pour les initiatives transverses et interdisciplinaires). Les recherches de B. M. sur les restes néandertaliens ont également bénéficié du soutien du projet régional Nouvelle-Aquitaine « ADNER » (convention n° AAPR2021-2020-11779310) et du gouvernement français dans le cadre du programme « Investissements d'Avenir » de l'Université de Bordeaux/GPR « Human Past ». Cette publication contribue également aux résultats du projet « Quina World » (G. Guérin, dir.), financé par le Conseil Européen de la Recherche (ERC ; accord de subvention n° 851793) dans le cadre du programme Horizon 2020 de l'Union Européenne. Enfin, nous remercions les deux relecteurs anonymes pour leurs commentaires très utiles qui ont contribué à l'amélioration de la qualité scientifique de notre contribution.

DONNÉES SUPPLÉMENTAIRES / SUPPLEMENTARY DATA

Annexe I – Compositions isotopiques en calcium des échantillons de fossiles des Pradelles / *Calcium isotopic compositions of Les Pradelles fossil samples.*

DOI : <https://doi.org/10.34847/nkl.960f3hve>

Annexe II – Compositions isotopiques en carbone et en azote des échantillons de fossiles des Pradelles / *Compilation of carbon and nitrogen isotopic compositions at Les Pradelles fossil samples.*

DOI : <https://doi.org/10.34847/nkl.a1f42360>

Annexe III – Diagrammes en violon représentant les proportions de l'alimentation pour tous les échantillons néandertaliens des Pradelles, à l'exclusion des échantillons de l'individu LP06-C : A) pour les valeurs corticales uniquement ; B) pour les valeurs trabéculaires uniquement ; C) le modèle considère trois sources alimentaires (voir analyses statistiques) : deux dérivées des valeurs $\delta^{44}\text{Ca}$ des os de la faune fossile et une dérivée de la valeur moyenne $\delta^{44}\text{Ca}$ de la biomasse aérienne des plantes européennes modernes. Les points indiquent les probabilités moyennes et la ligne verticale est tracée entre le deuxième et le troisième quartile. / *Violin plots showing diet proportion estimates for all Neandertal samples from Les Pradelles excluding the LP06-C individual samples : A) for cortical values only; B); for trabecular values only; C) the model considers three dietary sources, as described in statistical analysis: two derived from fossil fauna bone $\delta^{44}\text{Ca}$ values and one from $\delta^{44}\text{Ca}$ AGB mean value of modern European plants. Dots indicate mean probabilities and the vertical line is drawn between the second and third quartiles.*

DOI : <https://doi.org/10.34847/nkl.8dc7896c>

Annexe IV – Proportions de l'alimentation du loup en utilisant : A) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$; B) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$; C) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$; D) les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$ / *Estimation of dietary proportion for wolf using: A) $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values; B) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values; C) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values; D) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values.*

DOI : <https://doi.org/10.34847/nkl.41b8qq94>

Annexe V – Proportions de l'alimentation de la hyène en utilisant : A) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$; B) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$; C) les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$; D) les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{44}\text{Ca}$ / *Estimation of dietary proportion for hyena using: A) $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values; B) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values; C) $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values; D) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{44}\text{Ca}$ values.*

DOI : <https://doi.org/10.34847/nkl.3f18bhj7>

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES / BIBLIOGRAPHICAL REFERENCES

- AIRVAUX J. (2004) – La campagne d'évaluation et de prospection par forages, in *Le site paléolithique de Chez-Pinaud à Jonzac, Charente-Maritime. Premiers résultats : études de la coupe gauche*, Cressensac, Préhistoire du Sud-Ouest (coll. Suppl. à *Préhistoire du Sud-Ouest*, 8), p. 181.
- BALTER V., SALIÈGE J.F., BOCHERENS H., PERSON A. (2002) – Evidences of physico-chemical and isotopic modifications in archaeological bones during controlled acid etching, *Archaeometry*, 44, p. 329-336.
- BOCHERENS H., FIZET M., MARIOTTI A., LANGE-BADRE B., VANDERMEERSCH B., BOREL J.P., BELLON G. (1991) – Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) of fossil vertebrate collagen: application to the study of a past food web including Neandertal man, *Journal of Human Evolution*, 20, 6, p. 481-492.
- BOCHERENS H., DRUCKER D., BILLIOU D., PATOU-MATHIS M., VANDERMEERSCH B. (2005) – Isotopic evidence for diet and subsistence pattern of the Saint-Césaire I Neandertal: review and use of a multi-source mixing model, *Journal of Human Evolution*, 49, 1, p. 71-87.
- BOCHERENS, H. (2009) – Neandertal dietary habits: review of the isotopic evidence, in J.-J. Hublin, M. P. Richards (dir.), *The Evolution of hominin diets: integrating approaches to the study of palaeolithic subsistence*, p. 241-250.
- BOULESTIN B. (1999) – *Approche taphonomique des restes humains : le cas des Mésolithiques de la grotte des Perrats et le problème du cannibalisme en préhistoire récente européenne*, Oxford, Archaeopress (coll. British Archaeological Reports International Series, 776).
- CHRISTENSEN J.N., QIN L., BROWN S.T., DEPAOLO D.J. (2018) – Potassium and Calcium Isotopic Fractionation by Plants (Soybean [*Glycine max*], Rice [*Oryza sativa*], and Wheat [*Triticum aestivum*]), *ACS Earth and Space Chemistry*, 2, 7, p. 725-752.
- CHO H., STOUT S., BISHOP T., (2006) – Cortical bone remodeling rates in a sample of African American and European American descent groups from the American Midwest: Comparisons of age and sex in ribs, *American Journal of Physical Anthropology*, 130, 2, p. 214-226.
- CHU N.-C., HENDERSON G.M., BELSHAW N.S., HEDGES R.E.M. (2006) – Establishing the potential of Ca isotopes as proxy for consumption of dairy products, *Applied Geochemistry*, 21, 10, p. 1656-1667.
- COSNEFROY Q., CREVECOEUR I., SEMAL P., HAJDINJAK M., BOSSOMS MESA A., KRAUSE J., GNECCHI-RUSCONE G.A., POSTH C., BOCHERENS H., DEVIÈSE T., ROUGIER H. (2025) – Highly selective cannibalism in the Late Pleistocene of Northern Europe reveals Neandertals were targeted prey, *Scientific Reports*, 15, 1, 40741.

- COSTAMAGNO S., BEAUVAL C., LANGE-BADRÉ B., MANN A., MAUREILLE B., VANDERMEERSCH B. (2009) – Homme ou carnivores ? Protocole d'études d'ensembles osseux mixtes : l'exemple du gisement moustérien des Pradelles (Marillac-Le-Franc, Charente), *Pal@thnologie*, 1, p. 372-400.
- COSTAMAGNO S., LILIANE M., CÉDRIC B., BERNARD V., BRUNO M. (2006) – Les Pradelles (Marillac-le-Franc, France): A mousterian reindeer hunting camp?, *Journal of Anthropological Archaeology*, 25, 4, p. 466-484.
- COSTAMAGNO S., BOURGUIGNON L., SOULIER M.-C., MEIGNEN L., BEAUVAL C., RENDU W., MUSSINI C., MANN A., MAUREILLE B. (2018) – Bone retouchers and site function in the Quina Mousterian: the case of Les Pradelles (Marillac-le-Franc, France), in J. Hudson (dir.), *The Origins of Bone Tool Technologies, Proceedings of the International Workshop Retouching the Palaeolithic: becoming human and the origins of bone tool technology, 21-23 octobre 2015, Hannover, Mainz, Römisch-Germanisches Zentralmuseums*, p. 165-196.
- DELAGNES A., RENDU W. (2011) – Shifts in Neandertal mobility, technology and subsistence strategies in western France, *Journal of Archaeological Science*, 38, 8, p. 1771-1783.
- DENIRO M.J., EPSTEIN S. (1978) – Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 5, 42, p. 495-506.
- DODAT P.-J., ALBALAT E., BALTER V., COUTURE-VESCHAMBRE C., HARDY M., HENRION J., HOLLIDAY T., MAUREILLE B. (2024) – Diverse bone-calcium isotope compositions in Neandertals suggest different dietary strategies, *Journal of Human Evolution*, 193, 103566.
- DODAT P.-J., GUISEIX D., JAOUEN K., MONTES L., UTRILLA P., VILLALBA-MOUCO V., MAUREILLE B., BALTER V. (2025) – Minimizing the impact of geochemical analysis on precious archeological remains through sample reuse: the case of the Neandertal from Gabasa, Spain, *Journal of Human Evolution*, 207, 103747.
- DODAT P.-J., MARTIN J.E., OLIVE S., HASSLER A., ALBALAT E., BOISSERIE J.-R., MERCERON G., SOURON A., MAUREILLE B., BALTER V. (2023) – Limits of calcium isotopes diagenesis in fossil bone and enamel, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 351, S0016703723001801.
- DODAT P.-J., TACAÏL T., ALBALAT E., GÓMEZ-OLIVENCIA A., COUTURE-VESCHAMBRE C., HOLLIDAY T., MADELAINE S., MARTIN J.E., RMOUTILOVA R., MAUREILLE B., BALTER V. (2021) – Isotopic calcium biogeochemistry of MIS 5 fossil vertebrate bones: application to the study of the dietary reconstruction of Regourdou 1 Neandertal fossil, *Journal of Human Evolution*, 151, 102925.
- FIZET M., MARIOTTI A., BOCHERENS H., LANGE-BADRÉ B., VANDERMEERSCH B., BOREL J.P., BELLON G. (1995) – Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen stable isotopes of collagen in a late pleistocene anthropic palaeoecosystem: Marillac, Charente, France, *Journal of Archaeological Science*, 22, 1, p. 67-79.
- FROUIN M., LAHAYE C., MERCIER N., GUIBERT P., COUCHOUD I., TEXIER J., ROYER A., COSTAMAGNO S., BEAUVAL C., BOURGUIGNON L., MEIGNEN L., BORDES J.-G., SEGUIN G., BOCHERENS H., LACRAMPE-CUYAUBÈRE F., MUTH X., GEIGL E.-M., GRÜN R., GARRALDA M. D., VANDERMEERSCH B., MANN A. E., MAUREILLE B. (2018) – Chronology of a Quina type mousterian site of Les Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente), *PALEO*, 28, p. 117-136.
- GARRALDA M.D. (2008) – Les Néandertaliens : d'autres gestes envers les défunts, in B. Vandermeersch, J.-J. Cleyet-Merle, J. Jaubert, B. Maureille, A. Turq (dir.), *Première humanité, gestes funéraires des Néandertaliens*, Paris, Réunion des musées nationaux, p. 42-51.
- GARRALDA M.D., GIACOBINI G., VANDERMEERSCH B. (2005) – Neanderthal cutmarks: Combe-Grenal and Marillac (France): a SEM Analysis, *Anthropologie*, 43, 2-3, p. 189-197.
- GARRALDA M.D., MAUREILLE B., VANDERMEERSCH B. (2014a) – Neanderthal infant and adult infracranial remains from Marillac (Charente, France), *American Journal of Physical Anthropology*, 155, 1, p. 99-113.
- GARRALDA M.D., MAUREILLE B., VANDERMEERSCH B. (2014b) – Hyperostosis frontalis interna in a Neandertal from Marillac (Charente, France), *Journal of human evolution*, 67, p. 76-84.
- GARRALDA M. D., MAUREILLE B., LE CABEC A., OXILIA G., BENAZZI S., SKINNER M. M., HUBLIN J.-J., VANDERMEERSCH B. (2020) – The Neanderthal teeth from Marillac (Charente, SW of France): morphology, comparisons and paleobiology, *Journal of Human Evolution*, 138, 102683.
- GÓMEZ-OLIVENCIA A., SALA N., NÚÑEZ-LAHUERTA C., SANCHIS A., ARLEGI M., RIOS-GARAZAR J. (2018) – First data of Neandertal bird and carnivore exploitation in the Cantabrian Region (Axlor; Barandiaran excavations; Dima, Biscay, Northern Iberian Peninsula), *Scientific Report*, 8, 1, 10551.
- GUILLAUD E., BÉAREZ P., DAUJEARD C., DEFLEUR A.R., DESCLAUX E., ROSELLÓ-IZQUIERDO E., MORALES-MUÑOZ A., MONCEL M.-H. (2021) – Neanderthal foraging in freshwater ecosystems: a reappraisal of the Middle Paleolithic archaeological fish record from continental Western Europe, *Quaternary Science Reviews*, 252, 106731.
- GUISEIX D., DODAT P.-J., JAOUEN K., ALBALAT E., MENDES CARDOSO J., MAUREILLE B., BALTER V. (2023) – Stable isotope composition and concentration systematics of Ca and trace elements (Zn, Sr) in single aliquots of fossil bone and enamel, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, S0016703723006440.
- HASSLER A., MARTIN JEREMY E., FERCHAUD S., GRIVAUT D., LE GOFF S., ALBALAT E., HERNANDEZ J.-A., TACAÏL T., BALTER V. (2021) – Lactation and gestation controls on calcium isotopic compositions in a mammalian model, *Metalomics*, 13, 6, mfab019.
- HASSLER A., MARTIN J.E., MERCERON G., GAREL M., BALTER V. (2021) – Calcium isotopic variability of cervid bioapatite and implications for mammalian physiology and diet, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 573, 110418.
- HEANEY R.P., ABRAMS S., DAWSON-HUGHES B., LOOKER A., LOOKER A., MARCUS R., MATKOVIC V., WEAVER C. (2001) – Peak bone mass, *Osteoporosis International*, 11, 12, p. 985-1009.
- HEDGES R.E.M., CLEMENT J.G., THOMAS D.D.L., O'CONNELL T.C. (2007) – Collagen turnover in the adult femoral mid-shaft: Modeled from anthropogenic radiocar-

- bon tracer measurements, *American Journal of Physical Anthropology*, 133, 2, p. 808-816.
- HENRY, A.G., BROOKS, A.S., PIPERNO, D.R. (2014) – Plant foods and the dietary ecology of Neanderthals and early modern humans, *Journal of Human Evolution*, 69, p. 44-54.
- HEUSER A., TÜTKEN T., GUSSONE N., GALER S.J.G. (2011) – Calcium isotopes in fossil bones and teeth: diagenetic versus biogenic origin, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 75, 12, p. 3419-3433.
- HINDSHAW R.S., REYNOLDS B.C., WIEDERHOLD J.G., KICZKA M., KRETZSCHMAR R., BOURDON B. (2013) – Calcium isotope fractionation in alpine plants, *Biogeochemistry*, 112, 1-3, p. 373-388.
- HU Y., JIANG Q., LIU F., GUO L., ZHANG Z., ZHAO L. (2022) – Calcium isotope ecology of early *Gigantopithecus blacki* (-2 Ma) in South China, *Earth and Planetary Science Letters*, 584, 117522.
- JAOUEN K., VILLALBA-MOUCO V., SMITH G.M., TROST M., LEICHLITER J., LÜDECKE T., MÉJEAN P., MANDROU S., CHMELEFF J., GUISEIX D., BOURGON N., BLASCO F., MENDES CARDOSO J., DUQUENOY C., MOUBTAHJ Z., SALAZAR GARCIA D.C., RICHARDS M., TÜTKEN T., HUBLIN J.-J., UTRILLA P., MONTES L. (2022) – A Neanderthal dietary conundrum: insights provided by tooth enamel Zn isotopes from Gabasa, Spain, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119, 43, e2109315119.
- JAUBERT J., HUBLIN J.-J., MCPHERRON S.P., SORESSI M., BORDES J.-G., CLAUD É., COCHARD D., DELAGNES A., MALLYE J.-B., MICHEL A., NICLOT M., NIVEN L., PARK S.-J., RENDU W., RICHARDS M., RICHTER D., ROUSSEL M., STEELE T.E., TEXIER J.P., THIÉBAUT C. (2008) – Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien à Jonzac (Charente-Maritime) : premiers résultats des campagnes 2004-2006, in *Les sociétés du Paléolithique du grand Sud-Ouest de la France : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes*, Paris, Société préhistorique française, p. 203-243.
- KODAIRA S., TANAKA Y., HAYASHI S., AOKI S., HIRATA T., ISHIGAKI S., AOKI K. (2023) – Calcium isotope and elemental differences between medullary and cortical bones in domestic chicken, *Journal of Hard Tissue Biology*, 32, 2, p. 127-132.
- KOUTAMANIS D., ROBERTS G.L., DOSSETO A. (2021) – Inter- and intra-individual variability of calcium and strontium isotopes in modern Tasmanian wombats, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 574, 110435.
- LANPING F., ZHOU L., YANG L., ZHANG W., WANG Q., SHUOYUN T., HU Z. (2018) – A rapid and simple single-stage method for Ca separation from geological and biological samples for isotopic analysis by MC-ICP-MS, *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, 33, 3, p. 413-421.
- MARTIN J.E., TACAIL T., BALTER V., SMITH A. (2017) – Non-traditional isotope perspectives in vertebrate palaeobiology, *Palaeontology*, 60, 4, p. 485-502.
- MARTIN J.E., TACAIL T., CERLING T.E., BALTER V. (2018) – Calcium isotopes in enamel of modern and Plio-Pleistocene East African mammals, *Earth and Planetary Science Letters*, 503, p. 227-235.
- MAUREILLE B., MANN A., BEAUVAL C., BORDES J.-G., BOURGUIGNON L., COSTAMAGNO S., COUCHOUD I., LACRAMPE-CUYAUBÈRE FR., LAROULANDIE V., MARQUET J.-CL., MEIGNEN L., TEXIER J.-P., VANDERMEERSCH B. (2007) – Le gisement moustérien des Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente) : passé, présent, futur, in J. Evin (dir.), *Un siècle de construction du discours scientifique en préhistoire, XXVI^e Congrès préhistorique de France, Avignon, 21-25 septembre 2004*, vol. III, Paris, Société préhistorique française, p. 249-262.
- MAUREILLE B., MANN A., BEAUVAL C., BORDES J.-G., BOURGUIGNON L., COSTAMAGNO S., COUCHOUD I., FAUQUIGNON J., GARRALDA M. D., GEIGL E.-M., GRÜN R., GUIBERT P., LACRAMPE-CUYAUBÈRE FR., LAROULANDIE V., MARQUET J.-CL., MEIGNEN L., MUSSINI C., RENDU W., ROYER A., SEGUIN G., TEXIER J.-P. (2010) – Les Pradelles à Marillac-le-Franc (Charente). Fouilles 2001-2007 : nouveaux résultats et synthèse, in J. Buisson-Catil, J. Primault (dir.), *Préhistoire entre Vienne et Charente. Hommes et sociétés du Paléolithique*, Chauvigny, Association des publications chavinoises (coll. Mémoires, XXXVIII), p. 145-162.
- MAUREILLE B., BOCHERENS H., COSTAMAGNO S., GARRALDA M. D., GRÜN R., LAHAYE CH., MANN A. E., ROYER A. et la collaboration de BENNETT E. A., LACRAMPE-CUYAUBÈRE FR., GRANGE TH., MUTH X., PENHOUEY Y., SOULIER M.-C., WILLMES M. (2013) (inédit) – *Les Pradelles (Commune de Marillac-le-Franc, Charente), numéro de site : 16 122 209 501 AP*, rapport de programme d'analyses (2013), programme P3, Ministère de la Culture et la Communication, p. 274.
- MAUREILLE B., FROUIN M., GARRALDA M. D., LAHAYE CH., LE VRAUX E., MANN A. E. et la collaboration de D'ERICO F., MASSET C., MATU M., MERCIER N. (2014) (inédit) – *Les Pradelles (Commune de Marillac-le-Franc, Charente), numéro de site : 16 122 209 501 AP*, rapport de programme d'analyses, programme P3, Ministère de la Culture et la Communication, p. 159.
- MAUREILLE B., COSTAMAGNO S., BEAUVAL C., MANN A. E., GARRALDA M. D., MUSSINI C., LAROULANDIE V., RENDU W., ROYER A., SEGUIN G., VANDERMEERSCH B. (2017) – The challenges of identifying partially digested human teeth: first description of Neandertal remains from the Mousterian site of Marillac (Marillac-le-Franc, Charente) and implications for Palaeoanthropological research, *Paleo*, 28, p. 201-214.
- MEIGNEN L. (1988) – Un exemple de comportement technologique différentiel selon les matières premières : Marillac couches 9 et 10, in L. Binford et J.-Ph. Rigaud (dir.), *L'Homme de Néandertal -IV- La technique*. Liège, ERAUL, p. 71-79.
- MEIGNEN L., VANDERMEERSCH B. (1987) – Le gisement moustérien de Marillac (Charente) couches 9 et 10. Caractéristiques des outillages. Economie des matières premières, *Préhistoire de Poitou-Charentes : problèmes actuels, Actes du III^e congrès des sociétés savantes, Poitiers, 1986*, Paris, Éd. du CTHS, p. 135-144.
- MEIGNEN L., COSTAMAGNO S., BEAUVAL C., BOURGUIGNON L., VANDERMEERSCH B., MAUREILLE B. (2007) – Gestion des ressources lithiques au Paléolithique moyen dans une halte de chasse spécialisée sur le renne: Les Pradelles (Maril-

- lac-le-Franc, Charente), *BAR International Series*, 1725, p. 127-139.
- MEIGNEN L., COSTAMAGNO S., BOURGUIGNON L., BEAUVAL C., MAUREILLE B. (2010) – Approche interdisciplinaire d’une halte de chasse au Paléolithique moyen, in J. Buisson-Catil, J. Primault (dir.), *Préhistoire entre Vienne et Charente. Hommes et sociétés du Paléolithique*, Chauvigny, Association des publications chauvinoises (coll. Mémoires, XXXVIII), p. 163-166.
- MEIGNEN L., BOURGUIGNON L., MANN A., MAUREILLE B. (2025) – La séquence du Moustérien Quina des Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente) : approche techno-économique des industries, *Bulletins de la Société préhistorique française*, 122, 3, p. 335-367.
- MORGAN J.L.L., ZWART S.R., HEER M., PLOUTZ-SNYDER R., ERICSON K., SMITH S.M. (2012) – Bone metabolism and nutritional status during 30-day head-down-tilt bed rest, *Journal of Applied Physiology*, 113, 10, p. 1519-1529.
- MUSSINI C. (2011) – *Les restes humains moustériens des Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente, France): étude morphométrique et réflexions sur un aspect comportemental des Néandertaliens*, Thèse de doctorat, Bordeaux 1.
- MUSSINI C., MANN A. E., GARRALDA M. D., MAUREILLE B. (2011) – Sur un occipital néandertalien des Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente) : étude morphométrique préliminaire, *Comptes Rendus Palevol*, 10, p. 589-595.
- MUSSINI C., CRÈVECOEUR I., GARRALDA M. D., MANN A., MAUREILLE B. (2012) – A new Neandertal femoral diaphysis from Les Pradelles (Marillac-le-Franc, Charente, France). *Periodicum Biologorum*, 114, 1, p. 117-123.
- NAITO Y.I., CHIKARAISHI Y., DRUCKER D.G., OHKOUCHI N., SEMAL P., WISSING C., BOCHERENS H. (2016) – Ecological niche of Neanderthals from Spy Cave revealed by nitrogen isotopes of individual amino acids in collagen, *Journal of Human Evolution*, 93, p. 82-90.
- PIVETEAU J. (1957) – Marillac, *Traité de Paléontologie*, vol. VII, Paris, Masson et Cie, p. 473-474.
- R CORE TEAM (2020) – R: A Language and Environment for Statistical Computing, *R Foundation for Statistical Computing*.
- RAGOUT A., BALOUT L. (1942) – Enquête sur le gisement moustérien de Marillac (Charente), *Bulletin de la Société préhistorique de France*, 39, 3/4, p. 105-113.
- RENDU W., RENOU S., KOLIASNIKOVA A., BAUMANN M., PLISSON H., DISCAMPS E., SOULIER M.-C., GICQUEAU A., AUGOYARD M., BOCQUEL M., GUERIN G., SHNAIDER S., KOLOBOVA K. (2023) – Neanderthal subsistence at Chez-Pinaud Jonzac (Charente-Maritime, France): a kill site dominated by reindeer remains, but with a horse-laden diet?, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 1085699.
- ROMANIELLO S.J., FIELD M.P., SMITH H.B., GORDON G.W., KIM M.H., ANBAR A.D. (2015) – Fully automated chromatographic purification of Sr and Ca for isotopic analysis, *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, 30, 9, p. 1906-1912.
- SCHOENINGER M.J., DENIRO M.J., TAUBER H. (1983) – Stable nitrogen isotope ratios of bone collagen reflect marine and terrestrial components of prehistoric human diet, *Science*, 220, 4604, p. 1381-1383.
- SCHOENINGER M.J., DENIRO M.J. (1984) – Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, p. 625-639.
- SKULAN J., DEPAOLO D.J. (1999) – Calcium isotope fractionation between soft and mineralized tissues as a monitor of calcium use in vertebrates, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 24, p. 13709-13713.
- STOCK B., SEMMENS B. (2016) – Mixsiar: V3.1.2.
- STOCK B.C., JACKSON A.L., WARD E.J., PARNELL A.C., PHILLIPS D.L., SEMMENS B.X. (2018) – Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models, *PeerJ*, 6, e5096.
- TACAIL T., ALBALAT E., TÉLOUK P., BALTER V. (2014) – A simplified protocol for measurement of Ca isotopes in biological samples, *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, 29, 3, p. 529-535.
- TACAIL T., LE HOUEDÉ S., SKULAN J.L. (2020) – New frontiers in calcium stable isotope geochemistry: perspectives in present and past vertebrate biology, *Chemical Geology*, 537, 119471.
- TACAIL T., THIVICHON-PRINCE B., MARTIN J.E., CHARLES C., VIRIOT L., BALTER V. (2017) – Assessing human weaning practices with calcium isotopes in tooth enamel, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 24, p. 6268-6273.
- TSUTAYA T., YONEDA M. (2013) – Quantitative reconstruction of weaning ages in archaeological human populations using bone collagen nitrogen isotope ratios and approximate Bayesian computation, *PLoS ONE*, 8, 8, e72327.
- VAN DEER MERWEN N., MEDINA E. (1991) – The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia, *Journal of Archaeological Science*, 18, 3, p. 249-259.
- VANDERMEERSCH B. (1980) – Poitou-Charentes, *Gallia Préhistoire*, 23, 2.
- VANDERMEERSCH B. (1986) – Le peuplement du Poitou-Charentes au Paléolithique inférieur et moyen, *Préhistoire de Poitou-Charentes : problèmes actuels, Actes du 111^e congrès des sociétés savantes, Poitiers, 1986*, Paris, Éd. du CTHS, p. 7-15.
- VOGEL J., VAN DEER MERWEN N. (1977) – Isotopic evidence for early maize cultivation in New York state, *American Antiquity*, 42, 2, p. 238-242.
- WEBER M., WEBER K., WINKLER D.E., TÜTKEN T. (2025) – Calcium and strontium isotopes in extant diapsid reptiles reflect dietary tendencies—a reference frame for diet reconstructions in the fossil record, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 292, 2038, p. 20242002.
- WHITE T. D. (1992) – *Prehistoric cannibalism at Mancos 5MTUMR-2346*, Princeton University Press, Princeton, 492 p.
- WISSING C., ROUGIER H., BAUMANN C., COMEYNE A., CREVECOEUR I., DRUCKER D.G., GAUDZINSKI-WINDHEUSER S., GERMONPRÉ M., GÓMEZ-OLIVENCIA A., KRAUSE J., MATTHIES T., NAITO Y.I., POSTH C., SEMAL P., STREET M., BOCHERENS H. (2019) – Stable isotopes reveal patterns of diet and mobility in the last Neandertals and first modern humans in Europe, *Scientific Reports*, 9, 1, 4433.

Pierre-Jean DODAT

LGL-TPE, UMR 5276
CNRS, École Normale Supérieure de Lyon
69342 Lyon Cedex 07, France

Université de Bordeaux, CNRS, MC
PACEA, UMR 5199
F-33600 Pessac, France

School of Chemistry
University of Bristol
Cantock's Close
Bristol BS8 1TS, UK
pjdodat@naturalsciences.be

Vincent BALTER

LGL-TPE, UMR 5276
CNRS, École Normale Supérieure de Lyon
69342 Lyon Cedex 07, France
vincent.balter@ens-lyon.fr

Alan E. MANN

Department of Anthropology
Princeton University, Princeton
NJ 08544, USA
mann@princeton.edu

Bruno MAUREILLE

Université de Bordeaux, CNRS, MC
PACEA UMR 5199
F-33600 Pessac, France
bruno.maureille@u-bordeaux.fr

traduction en français :

Sylvain DUCASSE

CNRS, UMR 5199-PACEA, Bordeaux
à partir d'un texte généré par Emmy
l'IA générative du CNRS
révision finale par les auteurs

révision de la version anglaise :

Rebecca PEAKE

INRAP, UMR 6298-ARTEHIS, Dijon

