



**HAL**  
open science

# Spécificités et évolution des chevaux de l'Igue du Gral : analyses morphométriques et inférences comportementales

Olivier Bignon-Lau

► **To cite this version:**

Olivier Bignon-Lau. Spécificités et évolution des chevaux de l'Igue du Gral : analyses morphométriques et inférences comportementales. Castel Jean-Christophe & Boudadi-Maligne Myriam. L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) : histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur, *Revue de Paléobiologie* (43(2)), Muséum de Genève, pp.193-204, 2024, 0253-6730. 10.5281/zenodo.13860561 . hal-04772181

**HAL Id: hal-04772181**

**<https://hal.science/hal-04772181v1>**

Submitted on 7 Nov 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

REVUE DE

43(2) – 2024

# PALÉOBIOLOGIE



**L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot):  
histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur**

Sous la direction de J.-C. Castel & M. Boudadi-Maligne

**Une institution  
Ville de Genève**

[www.museum-geneve.ch](http://www.museum-geneve.ch)





Préface.....	1-2
Préambule .....	3-4
Remerciements.....	5-8
Castel J.-C., Camus H. & Muth X. - L'Igue du Gral et son contexte .....	9-23
Castel J.-C., Boudadi-Maligne M. & Mallye J.-B. - Historique et méthodologie des recherches....	25-42
Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. - Eléments de contexte, taphonomie et informations contextualisant l'analyse des corpus osseux de l'Igue du Gral.....	43-59
Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Castel J.-C. avec la collaboration de F. Lacrampe-Cuyaubère F., Muth X. & Luret M. - Les remplissages paléontologiques de l'aven : description, définition des ensembles et cadre chronologique .....	61-85
Sitzia L. - Etude préliminaire du remplissage sédimentaire de l'Igue du Gral et implications pour l'accumulation des restes fauniques .....	87-105
Camus H. - Caractérisation morphokarstique de l'Igue du Gral .....	107-149
Brugal J.-P. - Les grands bovidés de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France) et les bisons de la fin du Pléistocène.....	151-191
Bignon-Lau O. - Spécificités et évolution des chevaux de l'Igue du Gral : analyses morphométriques et inférences comportementales .....	193-204
Castel J.-C. & Coumont M.-P. - Le cheval de l'Igue du Gral. 2023. Compléments d'analyses.....	205-214
Castel J.-C. Le cerf de l'Igue du Gral .....	215-233
Castel J.-C. & Kuntz D. - Le renne de l'Igue du Gral .....	235-300
Castel J.-C. - Les herbivores rares de l'Igue du Gral : du chamois au mammoth.....	301-315
Boudadi-Maligne M. - Les grands carnivores (à l'exception du loup) de l'Igue du Gral .....	317-327
Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. - Les loups ( <i>Canis lupus</i> ) de l'Igue du Gral : bilan de l'analyse taphonomique et paléontologique .....	329-352
Mallye J.-B. & Pelletier M. - Les léporidés et les petits carnivores de l'Igue du Gral.....	353-415
Laroulandie V. - Taphonomie des restes aviaires de l'Igue du Gral (Lot). Considérations méthodologiques et paléoenvironnementales.....	417-436
Jeannet M. - La microfaune de l'Igue du Gral.....	437-449
Studer J. - Les poissons de l'Igue du Gral .....	451-456
Chaix L. & Castel J.-C. - La malacofaune de l'Igue du Gral .....	457-464
Couture C., Escola M., Desrue A. & Castel J.-C. - Etude anthropologique des vestiges humains protohistoriques de l'Igue du Gral et des pièges naturels de Monclar (Sauliac-sur-Célé).....	465-474
Ducasse S., Renard C., Constans G., Villeneuve Q. & Mourre V. - Des chasseurs en embuscade? Les témoins de la présence humaine autour de l'Igue du Gral : caractérisation des vestiges lithiques «piégés» par l'aven et hypothèses d'introduction .....	475-488
Castel J.-C. - Archéozoologie du renne en aven: comparaison des profils squelettiques entre accumulation naturelle et sites archéologiques .....	489-507
Rendu W., Pubert E., Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. - Saisonnalité d'accumulation des carcasses dans l'Igue du Gral: résultats cémentochronologiques .....	509-516
Gauthier J., Bachmann Salvy M., Orlando L. & Alvarez N. - Paléogénomique de l'Igue du Gral, ou comment les populations de mégafaune ont traversé la dernière grande Glaciation .....	517-520
Boudadi-Maligne J., Castel J.-C., Ducasse S. & Mallye J.-B. avec la contribution de Bignon-Lau O., Brugal J.-P., Laroulandie V. & Pelletier M. - Synthèse paléoenvironnementale et biochronologique de l'Igue du Gral (Lot). Entre nature et culture... ..	521-534



## Spécificités et évolution des chevaux de l'Igue du Gral : analyses morphométriques et inférences comportementales

Olivier BIGNON-LAU

UMR 8068 CNRS – TEMPS « Technologie et Ethnologie des Mondes Préhistoriques, MSH Mondes - Bât. René Ginouvès, 21 allée de l'Université, F-92023 Nanterre Cedex, France ; [olivier.bignon-lau@cnrs.fr](mailto:olivier.bignon-lau@cnrs.fr)

### Résumé

Cette étude vise à caractériser les spécificités anatomiques des chevaux de l'Igue du Gral grâce à des analyses morphométriques. Ces données permettent d'inférer certains traits comportementaux, notamment ceux relatifs à la locomotion et aux habitudes alimentaires. Ces comportements sont particulièrement vitaux, surtout lorsque l'on considère la période chronologique de la séquence du site qui couvre une grande partie du Paléolithique supérieur. La présence des chevaux est d'ailleurs attestée tout au long de la séquence. Cependant, nos analyses paléodémographiques (profils de mortalité par Ensemble chronostratigraphique) montrent une abondance fluctuante de ces spécimens. Si ces observations pourraient évoquer des densités fluctuantes, il faut remarquer que ces équidés étaient particulièrement bien représentés durant le Dernier Maximum Glaciaire, et ceci tout au long de l'année comme l'indiquent nos indices de saisonnalité.

Les phalanges III, antérieures et postérieures, permettent d'indiquer le milieu fréquenté par ces équidés. Les grandes dimensions de ces éléments caractérisent plus vraisemblablement des animaux évoluant sur des sols meubles des fonds de vallée. Toutefois, on ne peut exclure que ces morphologies des chevaux de l'Igue du Gral correspondent à une caractéristique très marquée chez les spécimens du Paléolithique supérieur.

L'examen de différents éléments du squelette appendiculaire grâce à la méthode du Log Size Index a été réalisé. Ces analyses tendent à montrer de faibles variations de taille au cours de la séquence chronologique de l'Igue du Gral. Malgré des effectifs fluctuants et souvent très faibles, les variations morphométriques avec d'autres données évoquent une fragmentation des populations à l'échelle régionale.

### Mots-clés

Cheval, Paléolithique supérieur, morphométrie, évolution, profil de mortalité, saisonnalité.

### Abstract

**Igue du Gral Horses specificities and evolution: morphometric analysis and behavioral inferences.**- This study aims to characterise the anatomical specificities of the horses of the Igue du Gral through morphometric analyses. These data allow us to infer some behavioural traits, particularly those relating to locomotion and feeding habits. These behaviours are particularly vital, especially when one considers the chronological period of the site sequence, which covers a large part of the Upper Palaeolithic. Besides, the presence of horses is attested throughout the sequence. However, our palaeodemographic analyses (mortality profiles by chrono-stratigraphic Ensembles) show an unstable abundance of these specimens. Although these observations could suggest fluctuating densities, it should be noted that these equids were particularly well represented during the Last Glacial Maximum, and this throughout the year, as indicated by our seasonality indices.

The anterior and posterior phalanges III indicate the environment frequented by these equids. The large dimensions of these elements more likely characterise animals evolving on the loose soil of the bottom of valleys. However, we cannot exclude that these morphologies of the horses of the Igue du Gral correspond to a very marked characteristic in the specimens of the whole Upper Palaeolithic.

The examination of different elements of the appendicular skeleton using the Log Size Index method was carried out. These analyses tend to show little variation in size during the chronological sequence of the Igue du Gral. Despite fluctuating and often very small numbers, the morphometric variations with other data suggest the fragmentation of populations at the regional scale.

### Keywords

Horse, Upper Palaeolithic, morphometry, behaviours, evolution, mortality profile, seasonality.

## 1. INTRODUCTION

Les critères morphologiques et morphométriques sont des outils précieux pour les archéozoologues désireux d'établir ou de préciser la classification taxinomique de leurs vestiges osseux, ou les environnements fréquentés (Cucchi *et al.*, 2015). Au-delà d'une caractérisation biométrique, l'étude morphométrique vise, en travaillant sur différentes parties squelettiques et sur les composantes des formes (taille, conformations; Cucchi *et al.*, *ibid.*), à mettre en lumière toute une série d'inférences comportementales. Ainsi, à l'image des chevaux, anatomies cursoriales par excellence, les organismes ne sont pas des êtres passifs subissant simplement des forces externes (environnementales au sens large). Au contraire, par leurs comportements, ces animaux modifient et créent le milieu dans lequel ils évoluent et en cela, tous participent activement aux transformations permanentes de l'environnement (Lewontin, 1978, 1983, 2000). Par définition, le comportement renvoie à toutes les réponses observables qu'un être va mettre en œuvre en réponse à des *stimuli* interne ou externe (Doré, 1983; Lewontin, 1983). Ces réponses concernent en premier lieu la locomotion ou l'alimentation. Les constantes interactions entre les gènes, les organismes et leur environnement conduisent à des ajustements variables du comportement des espèces en lien avec les fluctuations du climat, de l'environnement et des communautés écologiques.

Parce qu'il est admis que la plupart des modifications morphologiques sont précédées par des modifications de comportement (Boucot, 1990), les recherches archéozoologiques sont fondées à rechercher à travers les témoins osseux, les relations significatives entre les traits anatomiques et les conditions environnementales. Dans le cadre de cette étude sur les chevaux de l'Igue du Gral, les analyses morphométriques veulent apporter une contribution à ce type de recherche. Plusieurs séances de travail ont été nécessaires pour enregistrer les données et examiner les témoins de chevaux de l'Igue du Gral, entre août 2013 et janvier 2016. Les objectifs généraux de cette recherche, décrits ci-dessous, portent essentiellement sur les séries dentaires et les os longs des membres :

- caractérisation des morphologies des chevaux, à l'aide des outils de morphologie classique (pied à coulisse, statistiques multivariées), en vue d'appréhender leur évolution;
- inférences comportementales de ces équidés, à partir de certaines parties squelettiques;

Plusieurs ensembles chronostratigraphiques ont été identifiés grâce aux nombreuses datations radiocarbone et aux observations sédimentaires et stratigraphiques (cf. *infra*). Nos groupes de témoins de chevaux s'appuient donc sur ces observations : Ensemble 2 (Tardiglaciaire), Ensembles 3+4 (Dernier Maximum Glaciaire), Ensemble 4+inter (témoins du DMG non distinguables de vestiges intercalés plus anciens), Ensemble 5+6 (témoins pléni-glaciaires supérieurs).

Cette subdivision par ensembles chronostratigraphiques servira finalement à discuter l'identification des taxons de chevaux en présence à l'Igue du Gral. Théoriquement d'après les observations de Jean-Luc Guadelli (1991), *Equus caballus arcelini* est attesté à partir de 15 000 ans BP (soit le Tardiglaciaire de l'Ensemble 2), et il succède à *E. c. gallicus* (tous les autres ensembles) dont l'émergence date d'environ 35 000 ans BP. En Europe, la tendance d'une réduction de la taille débutant entre les grands chevaux «antéwürmiens» et les chevaux würmiens du Pléistocène supérieur est manifeste (Forsten, 1991; Eisenmann, 1991a, b, 1994). Cette variabilité des morphologies caballines dans le temps a été mesurée entre *E. c. germanicus*/*E. c. gallicus*, puis à nouveau, mais dans une moindre mesure, entre *E. c. gallicus*/*E. c. arcelini* (Guadelli, 1991). Pour autant, des travaux en morphométrie géométrique sur les chevaux du Tardiglaciaire à l'échelle européenne ont démontré l'existence de morphotypes régionaux et une forte variabilité de leur taille (Bignon, 2003; Bignon *et al.*, 2005, 2013; Bignon & Eisenmann, 2006). Ces résultats ont finalement conduit à relativiser la dénomination des chevaux tardiglaciaires d'Europe avec le terme *E. c. arcelini sensu lato*. Cette variabilité géographique est rendue encore plus complexe par la survivance régionale d'anciennes lignées, comme le montre la découverte d'*E. c. germanicus* au Tardiglaciaire en Provence (Brugal *et al.*, 2001).

## 2. PALÉODÉMOGRAPHIE ET SAISONNALITÉ

L'élaboration d'un profil de mortalité, à partir des éléments dentaires, est envisagée de façon à renseigner si certaines classes d'âge sont plus particulièrement représentées (Fernandez & Legendre, 2003; Fernandez *et al.*, 2006; Bignon, 2008). Nous avons attribué dans la mesure du possible les éléments/séries dentaires aux ensembles chronostratigraphiques, afin de les comparer entre eux, mais aussi à un profil de mortalité global à l'échelle du site construit à partir de la somme des NMIC de chaque ensemble (voir détails *infra*). Ces informations ont un intérêt direct dans la perspective des études morphométriques, en renvoyant à la question de l'échantillonnage des spécimens analysés. L'intérêt est plus généralement de disposer de ces informations pour comparer les profils de mortalité des autres herbivores du site, et pour faire des rapprochements avec la présence/abondance relative des carnivores.

En outre, les indices de saisonnalité seraient en mesure de mettre en lumière comment l'aven-piège de l'Igue du Gral a pu fonctionner. La chute d'animaux a-t-elle eu lieu de façon privilégiée à certaines périodes (l'automne ou l'hiver, lorsque la neige masque l'ouverture), ou au contraire assez régulièrement toute l'année? Là aussi, la comparaison avec d'autres espèces permettrait de documenter ce qui relève plus particulièrement des chevaux et de leurs comportements par rapport aux autres espèces mammaliennes. Du point de vue méthodologique, des

modèles pour estimer l'âge de mort des poulains (d'après la hauteur de couronne) ont été réalisés spécifiquement pour les chevaux tardiglaciaires (Bignon, 2006 + erratum 2007). L'application de cette méthode aux chevaux de l'Igue du Gral ne peut apporter qu'une extrapolation vraisemblable, parce qu'*E. c. gallicus* (Ensembles 3 à 6) était légèrement plus grand en moyenne (environ 5 cm au garrot; Guadelli, 1991).

A la suite des premiers travaux (Coumont, 2009), un réexamen des éléments dentaires nous a permis d'effectuer un travail de remontages des séries dentaires. Chacune des dents jugales inférieures comme supérieures a été testée systématiquement avec celles des rangs adjacents potentiels. Ces regroupements visaient à identifier le plus possible d'individus et à avoir pour ceux-ci la meilleure estimation de l'âge dentaire, au sein des différents ensembles chronostratigraphiques. A l'issue de ce travail, il a été possible de répartir des dents isolées/couples dentaires/séries jugales inférieures et supérieures par classes d'âges (Bignon, 2003, 2008) : juvéniles (0-2 ans), subadultes (2-5 ans), adultes (5-10 ans), vieux adultes (10-15 ans), très vieux adultes (plus de 15 ans). En fonction des déterminations de l'âge dentaire, des individus ont été identifiés et numérotés (séparément pour les inférieures et les supérieures). Sur cette base, l'établissement d'un NMI de comparaison (NMIC) a été réalisé pour chacun des ensembles chronostratigraphiques (Fig. 1), en intégrant des critères morphologiques ou pathologiques. Les dents n'ayant pu être rapportées à un ensemble particulier ont été regroupées dans la catégorie des spécimens « non attribués » (N/A). Nous avons choisi les histogrammes pour représenter les profils de mortalité parce que les cinq classes d'âge permettent des observations plus détaillées, que l'attribution d'âge dentaire est précise pour le cheval, et enfin que les altérations post-dépositionnelles affectant les juvéniles sont très limitées (Steele & Weaver, 2002; Steele, 2005). L'interprétation selon les grands types de profils (attrition, population naturelle) reste toutefois toujours délicate lorsque les effectifs sont inférieurs à moins de 30 spécimens (voir discussions, Steele & Weaver, *ibid.*; Steele, *ibid.*; Fernandez, 2009; Fernandez *et al.*, 2017). Afin d'avoir une image globale du profil paléodémographique à l'échelle de tous les ensembles du site, nous avons additionné les NMIC de ces derniers. Cette construction théorique n'a qu'une valeur illustrative, car seuls les individus possédant une attribution certaine aux divers ensembles ont un véritable sens archéologique (soit 41/61). Néanmoins, on peut remarquer que ce profil de mortalité globalisé offre une image très similaire à la composition d'une population naturelle (Fig. 1), avec cependant une surreprésentation des subadultes. En cela, on peut sans nul doute souligner le poids prépondérant des spécimens plus nombreux des Ensembles 3+4 (Dernier Maximum Glaciaire; NMIC = 27), mais aussi de ceux classés en « N/A » (NMIC = 20) malgré une légère surreprésentation des adultes. A côté de ces deux contingents, les autres Ensembles (2, 4-6-inter et 5+6) ont

un NMIC beaucoup plus modeste, ce qui relativise l'interprétation de leurs profils respectifs. Pour cette raison, il nous est difficile d'évaluer si le profil de l'Ensemble 2 qui s'apparenterait au modèle « *prime age adult* » est significatif, de même que celui de l'Ensemble 5+6 qui évoquerait le modèle de mortalité attritionnelle (Levine, 1983; Stiner, 1991). Enfin, le profil paléodémographique de l'Ensemble 4+6 inter est similaire à l'Ensemble 3+4 (ou aux profils global et celui des N/A).

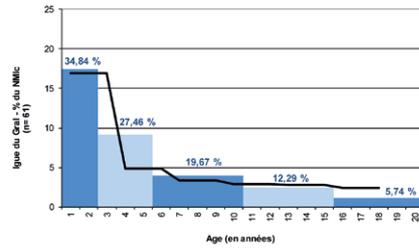
Pour tenter de mieux cerner ces profils de mortalité, leurs différences, et le fonctionnement général de l'aven-piège pour les chevaux, nous avons tenté d'établir la saisonnalité des « apports ». Les indices de saisonnalité ont été calculés uniquement à partir des dents jugales déciduales et de séries dentaires de juvéniles (voir Bignon, 2006+2007, 2008). Ces estimations livrent un âge assorti d'un intervalle de confiance (plus ou moins un mois) et distinguent les jugales inférieures et supérieures, mais sont associées aux regroupements précédemment décrits (Fig. 2). Si l'on admet que lors de la dernière période glaciaire, la période hivernale englobait la fin de l'automne et le début du printemps, alors on considérera que la majeure partie des chevaux de l'Igue du Gral a été « recrutée » à cette période de l'année. Malgré cela, nos estimations permettent d'observer un relatif étalement de la date de mort de ces équidés, ce qui va finalement assez bien dans le sens de profils de mortalité de population naturelle. Cette hypothèse paraît cohérente avec les données de l'Ensemble 3+4 ou du groupe des spécimens « N/A ». En revanche, l'absence ou l'indigence des indices de saisonnalité des Ensembles 2, 5+6 ou 4+6-inter, ne permet pas de statuer sur le fonctionnement annuel de l'aven-piège à ces périodes ou sur les particularités de certains profils de mortalité.

Nous observons en définitive la présence de chevaux tout au long de la séquence chronologique de l'Igue du Gral. L'abondance relative de spécimens pourrait évoquer des densités fluctuantes chez les populations de chevaux de la région. Cependant, les indices de saisonnalité, notamment ceux de l'Ensemble 3+4 se rapportant au Dernier Maximum Glaciaire, montrent que même pendant les périodes froides, les chevaux évoluaient tout au long de l'année dans l'environnement direct du site.

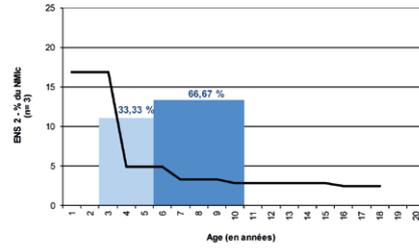
### 3. MORPHOMÉTRIE DES PHALANGES UNGUÉALES (III)

Les phalanges unguéales (ou phalanges III) renvoient directement à la forme des sabots, puisque ces éléments correspondent au fort développement de l'ongle entourant l'extrémité des doigts III. Ces phalanges ont donc une grande importance dans l'anatomie fonctionnelle des équidés : sur elles, repose toute la locomotion, puisqu'elles sont la terminaison distale de l'unique doigt de chaque membre. A partir de la morphométrie conventionnelle et de l'écologie comparée des équidés contemporains, Vera Eisenmann a réussi à mettre en lumière

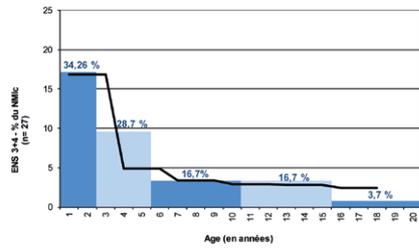
Totalité  
des ensembles  
de l'Igüe du Gral  
(NMic = 61 ; NR = 243)



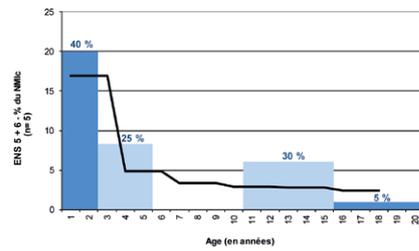
Ensemble 2  
Tardiglaciaire  
(NMic = 3 ; NR = 15)



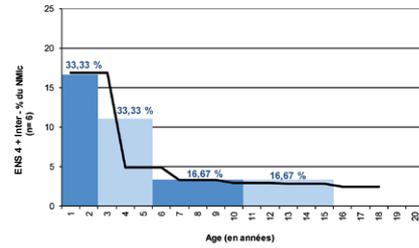
Ensembles 3+4  
Dernier Maximum Glaciaire  
(NMic = 27 ; NR = 142)



Ensembles 5+6  
Pléniglaciaire supérieur hors DMG  
(NMic = 5 ; NR = 7)



Ensembles 4+Inter  
DMG & Pléniglaciaire supérieur anté-DMG  
(NMic = 6 ; NR = 14)



Spécimens non attribués  
à l'un des ensembles  
(NMic = 20 ; NR = 65)

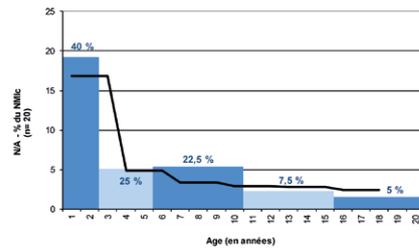
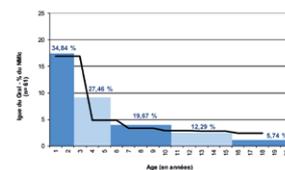
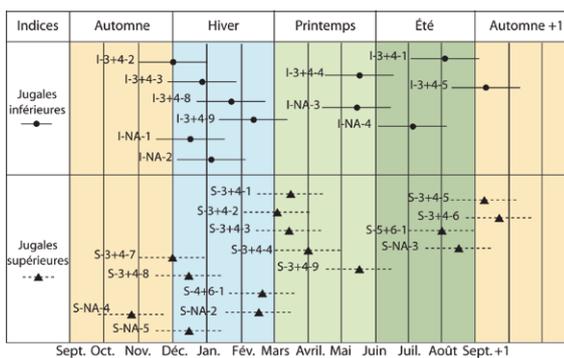
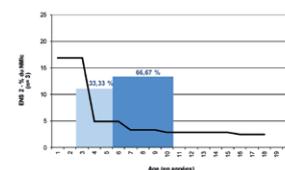
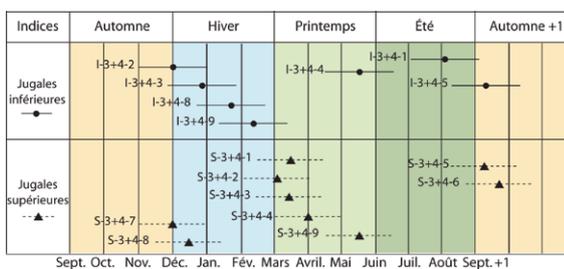


Fig. 1: Profils de mortalité de cheval des ensembles chronostratigraphiques de l'Igüe du Gral. Dans les histogrammes, les courbes reflètent la structure d'une population naturelle (Pryor Mountain, voir Fernandez *et al.*, 2005).

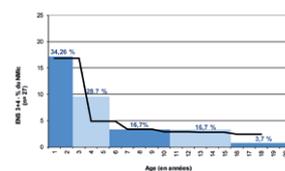
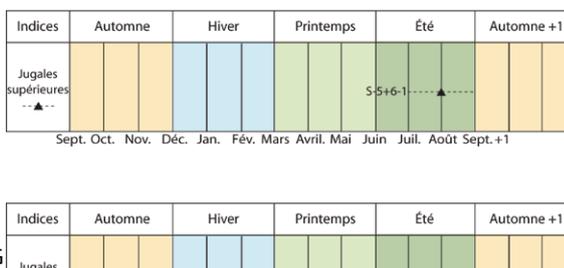
Totalité  
des ensembles  
de l'Igüe du Gral  
(NMIc = 61 ; NR = 243)



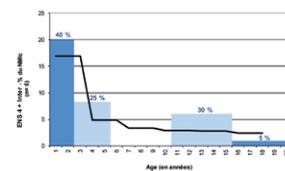
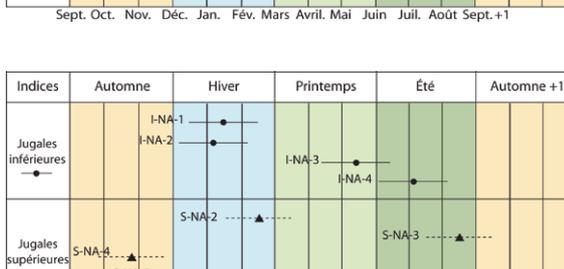
Ensemble 2  
Tardiglaciaire  
(NMIc = 3 ; NR = 15)



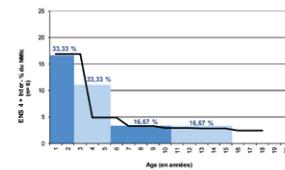
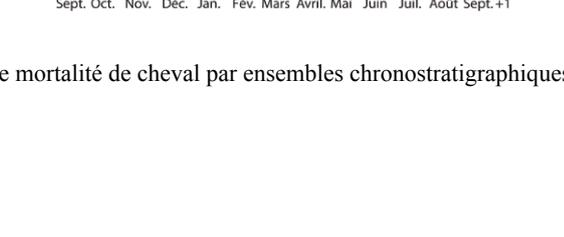
Ensembles 3+4  
Dernier Maximum Glaciaire  
(NMIc = 27 ; NR = 142)



Ensembles 5+6  
Pléniglaciaire supérieur hors DMG  
(NMIc = 5 ; NR = 7)



Ensembles 4+Inter  
DMG & Pléniglaciaire supérieur anté- DMG  
(NMIc = 6 ; NR = 14)



Spécimens non attribués  
à l'un des ensembles  
(NMIc = 20 ; NR = 65)

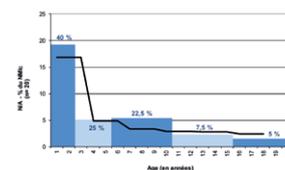


Fig. 2: Indices de saisonnalité et profils de mortalité de cheval par ensembles chronostratigraphiques de l'Igüe du Gral.

des correspondances entre certains traits anatomiques et des caractères de l'environnement (Eisenmann, 1984; Eisenmann & Guérin, 1984). C'est notamment le cas de la relation entre la forme des phalanges unguéales et la qualité du sol. Il est admis que le sabot est d'autant plus large chez ces animaux qu'ils sont amenés à se déplacer sur un terrain meuble, quelle que soit sa nature : boue, mousse, neige, sable. A l'inverse, le sabot est clairement plus étroit dans les contextes où la texture des sols est dure, ou lorsque les animaux ont à évoluer sur des reliefs escarpés.

Nos objectifs visent les relations entre les équidés et leur environnement, ce qui nécessite la prise en compte de spécimens actuels ou subactuels dont les caractéristiques du milieu sont connues (Tabl. 1). Des espèces n'ayant pas fait l'objet d'un processus de domestication ont été choisies au sein des collections d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Groves, 1974) : cheval de Przewalski (*Equus c. przewalskii*, originaire du désert du Gobi, Mongolie), deux zèbres de plaine (*E. quagga burchellii*, zèbre de Burchell d'Afrique

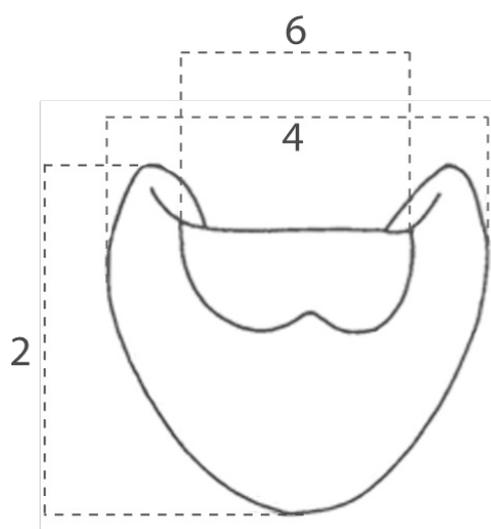


Fig. 3 : Mesures biométriques standards des phalanges unguéales (d'après V. Eisenmann, 1986) : (2) diamètre antéro-postérieur maximal; (4) largeur maximale; (6) largeur articulaire.

Tableau 1 : Effectifs de phalanges unguéales pris en considération dans l'étude (d'après Bignon, 2003, 2005; Bignon-Lau *et al.*, 2013; Bignon-Lau, inédit).

Espèces/ Aires-sites	Antérieurs (mesures 4/6)	Postérieurs (mesures 4/6)	Total
<b>Equidés sauvages actuels</b>	<b>51</b>	<b>52</b>	<b>103</b>
Cheval de Przewalski ( <i>E. c. przewalskii</i> )	14	13	27
Zèbre de Burchell ( <i>E. quagga burchellii</i> )	6	8	14
Zèbre de Grévy ( <i>E. grevyi</i> )	7	7	14
Zèbre des montagnes ( <i>E. zebra</i> )	9	8	17
Hémione ( <i>E.h. hemionus</i> )	9	10	19
Onagre ( <i>E. h. onager</i> )	6	6	12
<b>Chevaux Igue du Gral</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>9</b>
<b>Chevaux tardiglaciaires</b>	<b>53</b>	<b>60</b>	<b>113</b>
<i>Bassin parisien (France)</i>			
Tureau-des-Gardes 5-6	2	1	3
Tureau-des-Gardes 10		1	1
<i>Charente (France)</i>			
Le Quéroy (I)	1	1	2
Le Quéroy (IV-V)	9	7	16
<i>Belgique</i>			
Chaleux	8	15	23
Trou Da Somme	1	2	3
<i>Allemagne</i>			
Gönnersdorf	21	20	41
<i>Plateau suisse/Haute-Savoie</i>			
Monruz	10	11	21
Veyrier	1	2	3
<b>Total phalanges III</b>	<b>107</b>	<b>118</b>	<b>225</b>

de l'Est et du Sud ; *E. grevyi*, zèbre de Grévy d'Afrique de l'Est), un zèbre de montagne (*E. zebra*, Afrique du Sud), deux sous-espèces d'hémionides (*E. hemionus hemionus* et *E. h. onager*, steppes eurasiatiques). Rappelons que tous ces équidés ont en moyenne une masse corporelle sensiblement identique (environ 300 kg) et une taille au garrot comparable (entre 1,30 m et 1,40 m ; Bignon, 2005). Les chevaux tardiglaciaires (*E. c. arcelini sensu lato*) de différents sites européens du Magdalénien supérieur sont également pris en compte, notamment pour les comparer aux rares témoins de l'Igüe du Gral actuellement retrouvés et mesurables (voir Tabl. 1).

La figure 3 illustre les différentes mesures prises en compte dans nos analyses ; les données biométriques sont exprimées en millimètres. Du fait de la très rare conservation intégrale des phalanges unguéales archéologiques (la face dorsale de l'extrémité distale étant très spongieuse), les comparaisons des équidés actuels et préhistoriques se sont limitées à la largeur maximale (4) et la largeur articulaire (6). En conséquence, ces mesures (4) et (6) sont les plus nombreuses pour cet élément anatomique dans les collections archéologiques. A partir de phalanges d'équidés actuels, nous avons par ailleurs montré le caractère isométrique entre les mesures de diamètre antéro-postérieur (2) et de largeur maximale (4 ; Bignon, 2003, 2005).

En ne considérant que notre référentiel d'équidés sauvages actuels ou subactuels, il est apparu que les chevaux avaient les phalanges III plus grandes (Figs 4 et 5 ; Bignon, 2003, 2005 ; Bignon *et al.*, 2013). En

comparaison, par rapport à ces chevaux actuels, il ressort que les chevaux préhistoriques possédaient des sabots encore plus développés.

Les phalanges III antérieures de l'Igüe du Gral, peu nombreuses, se situent globalement dans la moitié basse des valeurs des chevaux tardiglaciaires (Fig. 4) : celle qui possède les valeurs les plus élevées provient de l'Ensemble 5+6, les deux autres sont non attribuées. Ces résultats en deçà de ce à quoi nous aurions pu nous attendre ne sont peut-être qu'un effet lié au faible effectif. C'est ce qui pourrait en effet être suggéré par les données des phalanges postérieures (Fig. 5) : celles-ci présentent des valeurs dans la moitié supérieure des chevaux magdaléniens, voire même légèrement plus grandes. L'interprétation de ces dernières phalanges très larges conduit à exclure la fréquentation régulière des plateaux endurcis par le gel et les franges paysagères les plus escarpées, qui tendent à générer des sabots étroits (Eisenmann, 1984 ; Eisenmann & Guérin, 1984). Ces caractéristiques morphologiques sont donc plutôt interprétées comme une adaptation aux sols meubles des fonds de vallée (Bignon, 2003, 2005 ; Bignon *et al.*, 2013). La richesse en ressources végétales des habitats de cette frange du paysage semble avoir été attractive pour ces chevaux qui en ont probablement fait leur habitat préférentiel. Au demeurant, on ne peut exclure que, de surcroît, ces larges surfaces de contact avec le sol soient un caractère morphologique partagé par les différents taxons de chevaux du Pléistocène supérieur.

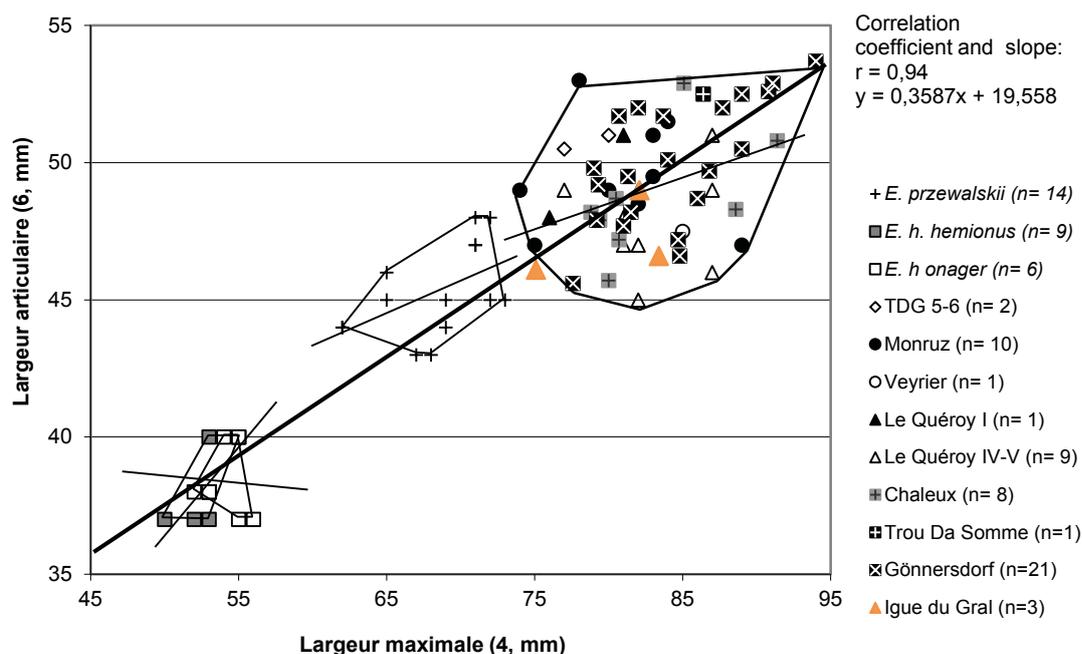


Fig. 4 : Diagramme de dispersion des phalanges unguéales antérieures des hémionides, des chevaux de Przewalski, des chevaux du Tardiglaciaire et de l'Igüe du Gral : largeur maximale (4) et largeur articulaire (6) (d'après Bignon, 2003, 2005 ; Bignon-Lau *et al.*, 2013).

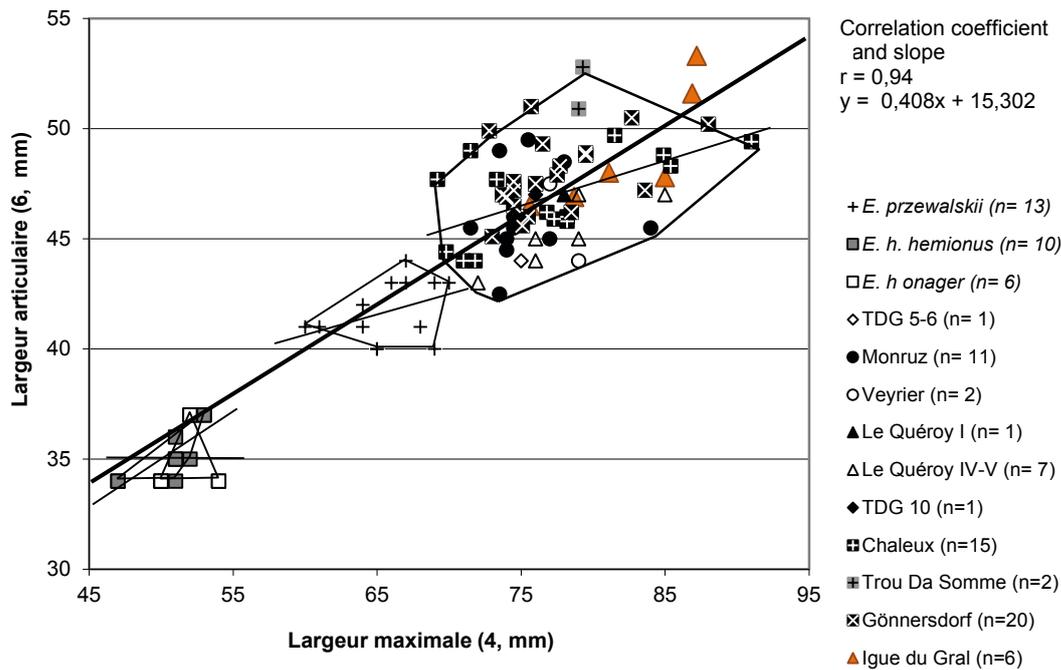


Fig. 5: Diagramme de dispersion des phalanges unguéales postérieures des hémiones, des chevaux de Przewalski, des chevaux du Tardiglaciaire et de l'Igue du Gral : largeur maximale (4) et largeur articulaire (6) (d'après Bignon, 2003, 2005 ; Bignon-Lau *et al.*, 2013).

#### 4. COMPARAISONS DES ÉLÉMENTS DU SQUELETTE APPENDICULAIRE PAR LA MÉTHODE DU LOG SIZE INDEX

Dans cette section, nous nous intéresserons au squelette appendiculaire sur des chevaux de l'Igue du Gral sur lequel des mesures de largeurs distales ont été prises sur différentes parties anatomiques. La méthode de *LSI* (*Log Size Index*) permet de combiner et d'analyser, sur un même graphique, les mensurations des différentes parties du squelette et de les comparer à un standard (Meadow, 1999). A l'instar de l'application de la méthode du *Size Index* sur les chevaux (Uerpman, 1986), les parties squelettiques prises en compte appartiennent :

- au membre antérieur (scapula, humérus, radius, métacarpe, phalange I) ;
- au membre postérieur (tibia, talus – tarse, métatarse, phalange I) ;
- aux deux confondus (phalange II).

Comme l'a signalé Marjan Mashkour (2001), les mesures de longueur des os longs ne doivent pas être intégrées pour limiter le plus possible les effets allométriques. Moins sensibles à ce phénomène, les mesures de largeurs ont donc été préférées. En cela, les résultats des profils *LSI* représenteront plus des différences de poids entre nos ensembles ou groupes de spécimens, les longueurs permettant quant à elles d'accéder plutôt à des différences de hauteur au garrot (Meadow, 1999).

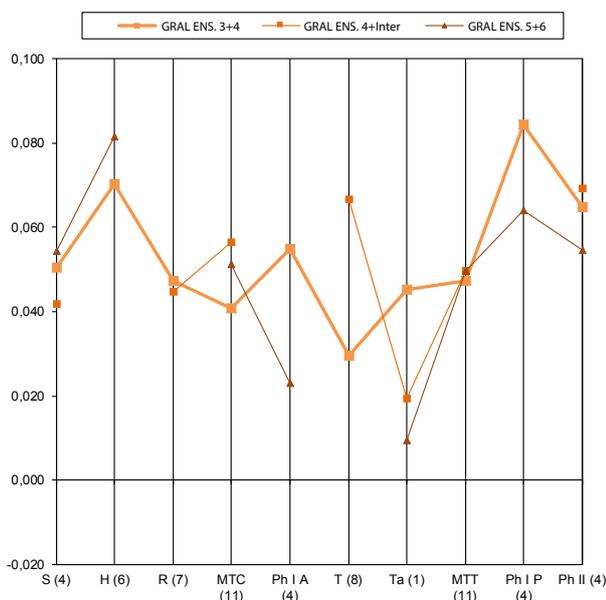
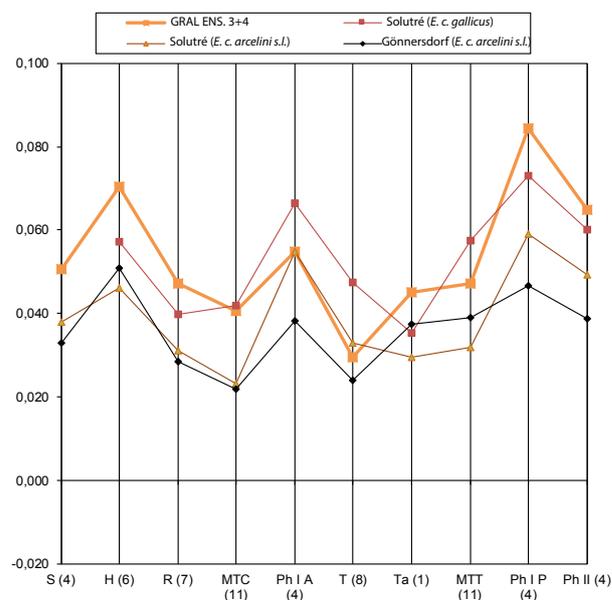
La méthode de *LSI* est inspirée en partie par la méthode de Simpson (1951), dans la mesure où la comparaison

des morphologies et des tailles est facilitée par la technique graphique que cet auteur décrit sous le nom de *ratio diagrams*. Les mesures morphométriques utilisées correspondent aux standards et aux numéros de mesures définies par Vera Eisenmann (1986). Les moyennes des mesures sont converties en logarithmes décimaux. Nous avons choisi de prendre comme espèce standard les mesures d'*Equus przewalskii* (com. pers. V. Eisenmann ; Tabl. 2), dont les valeurs logarithmiques nous serviront comme référence et seront représentées par la ligne 0. Concrètement, le *LSI* est la différence entre le logarithme décimal de la mesure moyenne archéologique « X » et celui de la mesure moyenne standard « S » ( $LSI = \log_{10} X - \log_{10} S$ ). Les graphiques obtenus ont l'avantage de permettre une comparaison immédiate des tailles et des proportions relatives (Eisenmann, 1979 ; Meadow, 1999) : (1) plus deux points sont éloignés, plus les mesures qu'ils représentent sont différentes ; (2) plus deux profils de points sont parallèles, plus les os correspondants ont des proportions voisines.

En dépit des NMIC relativement élevés, au moins pour l'Ensemble 3+4, force est de constater que les effectifs de tous les ensembles de l'Igue du Gral sont particulièrement faibles et parfois non disponibles (Tabl. 2). Si l'Ensemble 3+4 possède des effectifs (restreints) pour toutes les parties anatomiques, ce n'est pas le cas pour les Ensembles 4+inter et 5+6 (avec des effectifs encore faibles). Malheureusement, pour étayer une réelle comparaison, il aurait fallu de plus nombreuses données disponibles pour obtenir des résultats statistiquement

Tableau 2 : Valeurs métriques (mm) moyennes et effectifs des parties anatomiques des chevaux de l'Igüe du Gral et d'*Equus przewalskii* (Eisenmann, com. pers.) pris en compte pour les *LSI* (mesures, d'après Eisenmann, 1986).

Parties squelettiques	Mesures	<i>Equus c. przewalskii</i>	Igüe du Gral Ensemble 3+4	Igüe du Gral Ensemble 4+Inter	Igüe du Gral Ensemble 5+6
Scapula	LG (4)	51,39 (n=39)	57,73 (n=6)	56,60 (n=1)	58,25 (n=2)
Humerus	BT (6)	68,48 (n=42)	80,52 (n=9)		82,60 (n=1)
Radius	Bd (7)	70,18 (n=42)	78,24 (n=7)	77,80 (n=4)	
Métacarpe III	Bd (11)	45,65 (n=51)	50,14 (n=9)	52,00 (n=4)	51,35 (n=2)
Phalange I (ant.)	Bp (4)	49,8 (n=43)	56,50 (n=5)		52,50 (n=2)
Tibia	Bd (8)	69,14 (n=44)	74,01 (n=7)	80,60 (n=3)	
Talus	GL (1=GH)	55,79 (n=45)	61,90 (n=4)	58,33 (n=3)	57,00 (n=1)
Métatarse III	Bd (11)	45,48 (n=50)	50,71 (n=12)	51,00 (n=1)	51,00 (n=1)
Phalange I (post.)	Bp (4)	50,15 (n=41)	60,90 (n=4)		58,10 (n=3)
Phalange II	Bp (4)	49,03 (n=85)	56,91 (n=8)	57,50 (n=3)	55,60 (n=3)

Fig. 6 : *Log Size Index* des chevaux de l'Igüe du Gral (mesures, d'après Eisenmann, 1986) : Ensemble 3+4, Ensemble 4+6-inter, Ensemble 5+6 (voir détails *LSI* et mesures dans le texte).Fig. 7 : *Log Size Index* des chevaux de l'Igüe du Gral (Ensemble 3+4) comparée à d'autres sites (mesures, d'après Eisenmann, 1986) : *E. c. gallicus* et *E. c. arcelini s. l.* de Solutré (Guadelli, 1991); *E. c. arcelini s. l.* de Gönnersdorf (Allemagne; Bignon-Lau *et al.*, 2013).

fiables. La figure 6, qui illustre les analyses de *LSI* entre différents ensembles chronostratigraphiques, doit donc être reçue avec une certaine prudence. D'ailleurs, les profils obtenus pour les Ensembles 4+inter et 5+6 paraissent parfois énigmatiques (métacarpes, phalanges I, tibia, talus) lorsqu'ils sont comparés avec l'Ensemble 3+4. Tout au plus nous pouvons dire que ces valeurs montrent que les chevaux de l'Igüe du Gral évoluent dans une gamme de taille relativement proche à l'échelle du squelette appendiculaire.

Nous avons fait le choix de ne garder que l'Ensemble

3+4 pour les comparaisons avec d'autres sites (Fig. 7, Tabl. 3) : tout d'abord les chevaux de Solutré, *E. c. gallicus* et *E. c. arcelini s. l.* (Guadelli, 1991), mais aussi les chevaux relatifs à *E. c. arcelini s. l.* de Gönnersdorf (Allemagne; Bignon *et al.*, 2013). Ces différentes collections possèdent des effectifs beaucoup plus étoffés, ce qui permet une plus grande sécurité dans notre analyse comparative (bien que toutes les parties anatomiques n'atteignent pas le seuil minimum de 30 individus).

D'emblée, il est possible d'observer que les chevaux appartenant à *E. c. gallicus*, de l'Igüe du Gral (Ensemble

Tableau 3 : Valeurs métriques (mm) moyennes et effectifs des parties anatomiques des chevaux de l'Igüe du Gral, de Solutré (Guadelli, 1991) et de Gönnersdorf (Bignon *et al.*, 2013) pris en compte pour les *LSI* (mesures, d'après Eisenmann, 1986).

Parties squelettiques	Mesures	Solutré	Solutré	Gönnersdorf (Allemagne)
		<i>E.c. gallicus</i>	<i>E.c. arcelini s.l.</i>	
Scapula	LG (4)		56,08 (n=25)	55,46 (n=14)
Humerus	BT (6)	78,1 (n=5)	76,15 (n=18)	76,98 (n=8)
Radius	Bd (7)	76,94 (n=26)	75,39 (n=28)	74,93 (n=10)
Métacarpe III	Bd (11)	50,27 (n=36)	48,17 (n=41)	48,00 (n=26)
Phalange I (ant.)	Bp (4)	58,02 (n=71)	56,51 (n=57)	54,38 (n=47)
Tibia	Bd (8)	77,13 (n=19)	74,6 (n=28)	73,06 (n=20)
Talus	GL (1=GH)	60,53 (n=49)	59,7 (n=79)	60,83 (n=30)
Métatarse III	Bd (11)	51,91 (n=16)	48,94 (n=25)	49,77 (n=33)
Phalange I (post.)	Bp (4)	59,35 (n=54)	57,47 (n=53)	55,83 (n=44)
Phalange II	Bp (4)	56,3 (n=153)	54,94 (n=133)	53,61 (n=129)

3+4) et de Solutré, tendent effectivement à avoir généralement des valeurs plus élevées que ceux d'*E. c. arcelini s. l.* de Solutré et de Gönnersdorf (Fig. 7). Par ailleurs, si les deux profils de Solutré sont relativement proches malgré une différence de taille, en revanche ils se distinguent de leurs homologues supposés :

- pour *E. c. gallicus*, les spécimens de l'Igüe du Gral semblent avoir un haut de membre antérieur plus développé (humérus-radius), à l'inverse de l'autopode antérieur (métacarpe-phalange IA); pour le membre postérieur, les variations semblent moins claires, globalement la région de l'autopode postérieur paraît avoir des proportions plus larges (talus, phalanges IP et II) chez les chevaux de l'Igüe du Gral, cependant il faut noter des valeurs moins élevées ponctuellement (tibia, métatarse);
- pour *E. c. arcelini s. l.*, les chevaux de Gönnersdorf ont des valeurs assez proches pour le membre antérieur (à l'exception des phalanges IA), mais des différences de proportions plus nettes et variables se font jour là encore pour le membre postérieur, offrant deux profils se croisant très régulièrement;
- le squelette appendiculaire des chevaux de l'Ensemble 3+4 de l'Igüe du Gral se distingue assez nettement de celui des chevaux de Solutré, qu'il renvoie à *E. c. gallicus* ou *E. c. arcelini s. l.*, en termes de taille et/ou de proportions.

De façon plus inattendue, les spécimens de l'Igüe du Gral montrent une plus grande proximité dans leurs proportions morphométriques avec les chevaux magdaléniens du site de Gönnersdorf (Fig. 7). En dépit d'une différence de taille quasi constante, les deux profils offrent une grande similarité, même si elles partagent des valeurs proches ponctuellement (phalange I antérieure, tibia).

## 5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les analyses morphométriques menées sur les chevaux de l'Igüe du Gral conduisent à un premier ensemble de résultats, qui permettent de mieux envisager les comportements et l'évolution de ces animaux, en dépit des limitations imposées par des effectifs souvent trop faibles. En premier lieu, il faut remarquer la présence de chevaux tout au long de la séquence chronologique de l'Igüe du Gral. Leur abondance relative suggérerait des densités fluctuantes dans la région, même si les indices de saisonnalité de l'Ensemble 3+4 tendraient à montrer que les chevaux étaient présents dans l'environnement immédiat du site toute l'année au cours du Dernier Maximum Glaciaire. Les Ensembles 5+6, plus pauvres que les précédents et fouillés sur une faible surface, fournissent un corpus trop limité pour être réellement mis en comparaison avec les Ensembles 3+4.

L'examen des phalanges III, bien que celles-ci soient très peu nombreuses, nous apporte un début d'explication sur la présence continue des chevaux dans le paysage environnant de l'Igüe du Gral. Seulement protégés par la kératine du sabot du contact direct avec le sol, ces éléments squelettiques sont révélateurs des franges du paysage préférentiellement fréquenté. Leur très grande largeur est interprétée comme une adaptation aux sols meubles des fonds de vallée, relativisant la fréquentation régulière des plateaux endurcis par le gel ou les zones les plus escarpées du paysage. Les vallées pourraient avoir été privilégiées pour la richesse en ressources végétales et l'abri qu'elles procurent. On observe que ces larges surfaces exprimant le contact avec le sol constituent aussi un caractère morphologique général chez les chevaux du Pléistocène supérieur.

L'analyse de différents éléments du squelette appendiculaire à l'aide de la méthode du *Log Size Index* n'a pas

permis de comparer l'évolution diachronique des taxons en fonction des ensembles chronostratigraphiques. En effet, seul l'Ensemble 3+4 du DMG possède des effectifs couvrant toutes les parties anatomiques, et pour cette raison, nous avons cherché à le comparer avec les standards d'*E. c. gallicus* et *E. c. arcelini s. l.* de Solutré (Guadelli, 1991), et les chevaux magdaléniens de Gönnerdorf (Bignon *et al.*, 2013). D'après nos observations, il y aurait bien une différence de taille entre les *E. c. gallicus* de l'Igue du Gral et de Solutré, par rapport aux *E. c. arcelini s. l.* de Solutré et de Gönnerdorf. Mais nous avons aussi observé des variations dans les proportions des éléments du squelette appendiculaire entre les chevaux de l'Igue du Gral et les deux taxons de Solutré. Ce résultat incite à penser que, comme dans le cas des chevaux du Tardiglaciaire, la fragmentation des populations du DMG a pu favoriser une grande variabilité des morphotypes d'*E. c. gallicus* (Bignon, 2003 ; Bignon *et al.*, 2005, 2013 ; Bignon & Eisenmann, 2006). De façon surprenante, au regard des seules profils de proportions anatomiques, les chevaux de l'Igue du Gral se rapprochent beaucoup plus clairement de ceux de Gönnerdorf.

Les perspectives de nos futures investigations sur les chevaux de l'Igue du Gral s'attacheront donc plus particulièrement à la caractérisation de cette variabilité grâce à l'utilisation de la morphométrie géométrique des métapodes (méthode des points repères homologues ; Bignon *et al.*, 2005, 2013). Un éclairage sur les comportements alimentaires et leurs fluctuations pourra également être développé par les analyses texturales des micro-usures dentaires (Bignon *et al.*, 2021). En parallèle, les études paléogénétiques en cours d'élaboration apporteront un éclairage décisif dans l'identification et l'évolution des lignées des chevaux du Pléistocène supérieur. Ce sera alors l'occasion pour nous de confronter nos observations morphométriques et comportementales aux résultats paléogénétiques afin de déterminer si notre perception de l'évolution des morphes est ou non en lien avec l'évolution génétique des lignées de chevaux.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bignon O. 2003. *Diversité et exploitation des équidés au Tardiglaciaire en Europe occidentale – Implication pour les stratégies de subsistance et les modes de vie au Magdalénien et à l'Azilien dans le Bassin parisien*. Thèse de doctorat en Préhistoire, Université Paris X-Nanterre, 856 pp.
- Bignon O. 2005. Habitat préférentiel et connectivité des chevaux tardiglaciaires d'Europe occidentale (*Equus caballus arcelini*, Guadelli, 1991). *Archaeofauna*, 14: 267-284.
- Bignon O. 2006. Approche morphométrique des dents décimales d'*Equus caballus arcelini* (*sensu lato*, Guadelli 1991): critères de détermination et estimation de l'âge d'abattage. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences - Palevol*, 5(8): 1005-1020. + Erratum 2007, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences - Palevol*, 6(3): 235-239.
- Bignon O. 2008. *Chasser les chevaux à la fin du Paléolithique dans le Bassin parisien. Stratégies de subsistance et des modes de vie au Magdalénien et à l'Azilien ancien*. British Archaeological Reports, Oxford, International Series 1741, 170 pp.
- Bignon O. & Eisenmann V. 2006. Western European Late Glacial Horses Diversity and its Ecological implication. In: Mashkour M. (ed.), *Equids in the Ancient World Vol. III - Proceedings of 9th ICAZ "Equid Session" (Durham, G.B., August 2002)*. Oxbow Books, New York, pp. 161-171.
- Bignon O., Baylac M., Vigne J.-D. & Eisenmann V. 2005. Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*): phylogeographic and anthropological implications. *Journal of Archaeological Science*, 32: 375-391.
- Bignon-Lau O., Cornette R. & Baylac M. 2013. From Bones to Behavior: A morphometrical approach to horse palaeoecology. In: Street M. & Turner E. (eds), *The Faunal Remains from Gönnersdorf*. Monographien des Römisch-Germanisches Zentralmuseums – Band 104, Mainz: 253-275.
- Bignon-Lau O., Catz N., Bemilli C., Bodu P., Hinguant S., Lacarrière J., Merceron G., Montoya C. & Paris C. 2021. The Last Glacial Maximum and the Late Glacial in northern France - Palaeoecological implications of animal community structuration and feeding behaviours based on dental microwear texture analysis. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 118: 195-219.
- Boucot A. J. 1990. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo, 725 pp.
- Brugal J.-P., Buisson-Catil J. & Helmer D. 2001. L'aven des fourches II (Sault, Vaucluse): les derniers chevaux sauvages en Provence. *Paleo*, 3: 73-88.
- Coumont M.-P. 2009. Etude des dents jugales de cheval. In: Castel J.-C. *et al.*, *Igue du Gral Saulliac-sur-Célé, Lot (46) - Rapport de fouille programmée 2009, 1<sup>re</sup> année d'opération pluriannuelle*. Service régional archéologique de Midi-Pyrénées, Toulouse, pp. 133-140.
- Cucchi T., Baylac M., Evin A., Bignon-Lau O., Vigne J.-D. 2015. Chapitre 14: Morphométrie géométrique et archéozoologie: Concepts, méthodes et applications. In: Balasse M., Brugal J.-P., Dauphin Y., Geigl E.-M., Oberlin C. & Reiche I. (eds), *Messages d'os - Archéométrie du squelette animal et humain*. Editions des archives contemporaines, Collection Sciences archéologiques, Paris, pp. 197-216.
- Doré F. Y. 1983. *L'Apprentissage – Une approche psycho-éthologique*. Maloine, Paris, 344 pp.
- Eisenmann V. 1979. Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 288 (série D): 497-500.
- Eisenmann V. 1984. Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléocologiques. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4<sup>e</sup> série, 6, section C (2): 185-195.
- Eisenmann V. 1986. Comparative osteology of modern and fossil horses, half asses, and asses. In: Meadow R. H. & Uerpmann H.-P. (eds), *Equids in the Ancient World*. Dr. Ludwig Reichert Verlag, Weisbaden, pp. 67-116.
- Eisenmann V. 1991a. Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla), taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. *Geobios*, 24: 747-759.

- Eisenmann V. 1991b. Proportions squelettiques de chevaux quaternaires et actuels. *Geobios*, M. S., 13: 25-32.
- Eisenmann V. 1994. Les équidés. L'autre Padirac. *Spelunca mémoires, Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 20(31): 150-160.
- Eisenmann V. & Guérin C. 1984. Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. *Geobios*, 8: 69-74.
- Fernandez P. 2009. De l'estimation de l'âge individuel dentaire au modèle descriptif des structures d'âge des cohortes fossiles: l'exemple des Equidae et du time-specific model en contextes paléobiologiques pléistocènes. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 106(1): 5-14.
- Fernandez P. & Legendre S. 2003. Mortality curves for horses from the Middle Palaeolithic site of Bau de l'Aubener (Vaucluse, France): Methodological, palaeo-ethnological, and palaeo-ecological approaches. *Journal of Archaeological Science*, 30(12): 1577-1598.
- Fernandez P., Guadelli J.-L. & Fosse P. 2005. Applying dynamics and comparing life tables for Pleistocene Equidae in anthropic (Bau de l'Aubesier, Combe-Grenal) and carnivore (Fouvent) contexts with modern feral horses populations (Akagera, Pryor Mountain). *Journal of Archaeological Science*, 33(2): 176-184.
- Fernandez P., Bonenfant C., Gaillard J.-M., Legendre S. & Monchot H. 2017. Life tables and Leslie matrices for mammalian cohorts in different paleobiological contexts during the Pleistocene. In: Brugal J.-P. (ed.), *TaphonomieS*. Paris, Editions des archives contemporaines, Collection "Sciences archéologiques", pp. 477-497.
- Forsten A. 1991. Size decrease in Pleistocene-Holocene true or caballoid horses of Europe. *Mammalia*, 55(3): 407-419.
- Groves C. P. 1974. *Horses, Asses and Zebras in the Wild*. David & Charles, Devon, 176 pp.
- Guadelli J.-L. 1991. Les chevaux de Solutré (Saône et Loire, France). In: Raynal J.-P. & Miallier D. (eds), Datation et caractérisation des milieux pléistocènes, Actes des Symposiums 11 et 17 de la 11<sup>e</sup> R. S. T., Clermont-Ferrand, 1986. Paris, CNRS Editions, *Cahiers du Quaternaire*, 16: 261-336.
- Levine M. 1983. Mortality models and the interpretation of horse population structure. In: Bailey G. N. (ed), *Hunter-Gatherer Economy in Prehistory: A European Perspective*. Cambridge University Press, Cambridge: 23-46.
- Lewontin R. C. 1978. Adaptation. *Scientific American*, 239(3): 212-222.
- Lewontin R. C. 1983. The organism as the subject and object of evolution. *Scientia*, 188: 65-82.
- Lewontin R. C. 2000. *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*. Harvard University Press, Cambridge, 144 pp.
- Mashkour M. 2001. *Chasse et élevage du Néolithique à l'Age du Fer dans la plaine de Qazvin (Iran). Etude archéozoologique des sites Zagheh, Qabrestan et Sagzabad*. Thèse d'Histoire de l'Art et d'Archéologie, Université de Paris 1 - Panthéon Sorbonne, 2 volumes, 738 pp.
- Meadow H. 1999. The use of size index scaling techniques for research on archaeozoological collections from the Middle East Richard, Cambridge MA. In: Driesch A. von den (Ed.), *Historia Animalium ex Ossibus*. Beitrage zur Palaoanatomie, Archäologie, Ägyptologie, Ethnologie und Geschichte der Tiermedizin. Rahden/Westf. Leidorf, Internationale Archaologie.
- Simpson G. G. 1951. *Horses*. Oxford University Press, Oxford, New York, 247 pp.
- Steele T. E. 2005. Comparing Methods for Analysing Mortality Profiles in Zooarchaeological and Palaeontological Samples. *International Journal of Osteoarchaeology*, 15: 404-420.
- Steele T. E. & Weaver T. D. 2002. The Modified Triangular Graph: A Refined Method for Comparing Mortality Profiles in Archaeological Samples. *Journal of Archaeological Science*, 29: 317-322.
- Stiner M. C. 1991. *Human Predators & Prey Mortality*. Westview Press, Colorado, 277 pp.
- Uerpmann H.-P. 1986. Halafian equid remains from Shams ed-Din Tannira in Northern Syria. In: Meadow R.H., Uerpmann H.P. (Eds), *Equids in the ancient world*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A., Wiesbaden: 246-265.